



HAL
open science

Ecologie thermique et thermorégulation sociale des éléphants de mer austraux (*Mirounga leonina*) en phase de mue

Laureline Chaise

► To cite this version:

Laureline Chaise. Ecologie thermique et thermorégulation sociale des éléphants de mer austraux (*Mirounga leonina*) en phase de mue. Biologie animale. Museum national d'histoire naturelle - MNHN PARIS, 2017. Français. NNT : 2017MNHN0025 . tel-01951500

HAL Id: tel-01951500

<https://theses.hal.science/tel-01951500>

Submitted on 11 Dec 2018

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.



MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Ecole Doctorale Sciences de la Nature et de l'Homme – ED 227

Année 2017

N°attribué par la bibliothèque
□□□□□□□□□□□□□□

THESE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DU MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Spécialité : Ecophysiologie

Présentée et soutenue publiquement par

Laureline Chaise

Le 8 décembre 2017

**Ecologie thermique et thermorégulation sociale des
éléphants de mer austraux (*Mirounga leonina*) en phase
de mue**

Sous la direction de : **Monsieur Marc Théry, Directeur de Recherche, Monsieur André
Ancel, Chargé de Recherche et Madame Caroline Gilbert, Maître de Conférences**

JURY :

M. Allainé Dominique	Professeur, Université de Lyon 1, Lyon (69)	Président
M. Théry Marc	Directeur de Recherche, CNRS, Brunoy (91)	Directeur de Thèse
M. Ancel André	Chargé de Recherche, CNRS, Strasbourg (67)	Directeur de Thèse
Mme. Gilbert Caroline	Maître de Conférences, ENVA, Maisons-Alfort (94)	Directrice de Thèse
M. Cherel Yves	Directeur de Recherche, CNRS, Chizé (79)	Rapporteur
M. Roussel Damien	Maître de Conférences, Université de Lyon 1 (69)	Rapporteur
M. Robin Jean-Patrice	Directeur de Recherche, CNRS, Strasbourg (67)	Examineur
Mme. Bennett Kimberley	Lecturer, Abertay University, Dundee (UK)	Examineur

Remerciements

Je tiens, tout d'abord, à remercier M. Yves Cherel et M. Damien Roussel, ainsi que M. Dominique Allainé, M. Jean-Patrice Robin et Mme Kimberley Bennett pour avoir accepté d'évaluer ce travail.

Je tiens tout particulièrement à remercier Caroline Gilbert pour m'avoir fait confiance avec un projet qui lui tenait à cœur et m'avoir finalement permis de le faire mien. Merci de m'avoir donné cette chance et pour tout ce que tu m'auras appris et qui m'aura permis de grandir professionnellement.

Je remercie grandement André Ancel pour son encadrement, toujours présent, attentionné et posé. Merci pour ton accueil au DEPE et pour nos discussions, à la fois sur mon travail et l'après-thèse.

Je remercie Marc Théry pour l'intérêt porté à mon travail et à son avancement, et pour son calme, son efficacité et ses conseils.

Un grand merci à Dominic McCafferty pour son investissement dans ce projet et l'intérêt sincère porté au déroulement de ma thèse. Merci pour toutes les corrections d'articles et les conseils, toujours donnés avec sagesse et bonne humeur.

Je remercie Jean-Benoît Charrassin pour ses précieux conseils lors de mes comités de thèse.

Merci aussi à Susan Gallon pour les deux campagnes de terrain et les premières analyses thermographiques effectuées, et pour m'avoir tout appris sur le terrain. Merci de m'avoir fait découvrir Kerguelen et Pointe Suzanne.

Merci à Wully Paterson pour le travail accompli ensemble, la joyeuse camaraderie, pour m'avoir accueillie à St Andrews et m'avoir présenté le SMRU. Merci pour ton investissement dans ce projet, ta gentillesse et tes conseils avisés.

Un grand merci à Camille Toscani pour avoir initié à la fois la récolte de données et les analyses comportementales, et pour tout le travail accompli en amont. Merci infiniment pour les trois campagnes de terrain entreprises, toujours avec succès, et ton investissement sans faille dans ce projet. Merci enfin pour tous les bons moments passés ensemble, à Kerguelen ou à Paris, pour m'avoir fait découvrir Ratmanoff et pour avoir été une véritable amie.

Je remercie également Pauline Vuarin et Malcolm O'Toole, pour le superbe travail accompli sur le terrain.

Un grand merci aussi à Iris Prinnet pour sa joie de vivre, son sérieux et l'excellent travail accompli pendant son stage. Merci pour les traitements des GPS et tes belles cartes.

Merci à Lucas Delalande pour sa motivation, toujours le sourire aux lèvres, et la chouette campagne de terrain qu'on aura passé tous ensemble.

Un grand merci à Adélie Krellenstein pour toutes les analyses photos effectuées pendant sa thèse vétérinaire, le traitement des données d'impédancemétrie pendant son stage de M2 et son travail sur le terrain. Merci pour l'énorme travail accompli avec qualité, et pour ton humour et ton excellent caractère.

Merci aussi à Batshéva Bonnet pour sa bonne humeur communicative, sa gentillesse et son investissement dans cette dernière campagne de terrain.

Un grand merci à Christophe Guinet pour son accueil à Chizé, l'aide apportée et l'équipement prêté sur le terrain.

Je remercie les missions 65 et 66 de Ker pour les instants passés ensemble en campagne d'été, et plus particulièrement Erwan, David, Guillaume, Elodie, Stef', Joris, Michel, Yann et Rémi, sans oublier la logIPEV, dont Romu, Nina et Jeff', pour l'aide apportée sur le terrain et les bons moments passés en cabane. Merci aux TAAF pour l'aide logistique.

Merci à Audrey Bergouignan et Alexandre Zahariev, du DEPE, pour nos discussions et nos réflexions sur le traitement et l'analyse des données d'impédancemétrie. Merci pour le temps passé et les conseils octroyés, en vue d'améliorer notre protocole de terrain.

Merci à l'équipe du SMRU pour votre accueil, et en particulier à Simon Moss, Ryan Milne et Chris McKnight pour l'amélioration de nos techniques sur le terrain.

Merci à l'équipe « éthologie » de l'ENVA pour son accueil, et en particulier merci à Corinne et à Manu pour leur gentillesse.

Merci aussi à Paule Biaudet et à Geneviève Nifle pour leurs encouragements et leur accompagnement le long de mon projet professionnel et d'avenir.

Merci à Sara pour son amitié, chère à mon cœur, ses conseils, ses passions communicatives... Merci pour l'oreille et l'épaule prêtées lorsque j'en avais besoin.

Merci à Pauline pour nos trois années de colloc' de bureau et tout ce qu'on a partagé, les coups de rire comme les coups durs. Merci pour nos échanges de recettes et les sushi. Je n'aurais pu rêver meilleure co-thésarde !

Merci aussi à Manon, Nicolas, Thomas et Julie pour les bons moments passés ensemble à Brunoy entre étudiants. Merci pour votre accueil à mon arrivée en master.

Merci en particulier à Pierre-Yves Henry, Isabelle Hardy, Delphine Champeval et Fathia Djelti pour l'aide apportée au traitement et à l'analyse des données.

Un grand merci à toute l'équipe Mecadev BioAdapt de Brunoy et aux résidents des Grand et Petit Châteaux, dont Fabienne, Martine, Fabien, Jérémy, Jacques, Julie, Lauriane, Lauréline, François, Bruno, Manuela, Nadine, Yamso, Isabelle, Pascal, Justin, Céryl, Sandrine, Marielle et Éric, et aux nouveaux : Julie, Aude, Grégoire et Clara. Merci pour les conseils, les pauses café, les gâteaux, les repas du midi, le voisinage de bureau, les barbecues et les anecdotes.

Merci à toute la bande des copains, vieux, moins vieux et élargie, pour tous les super moments passés ensemble, les week-ends et les vacances. Merci pour votre patience, votre compréhension, votre soutien, votre intérêt, les petits mots d'encouragements, toutes les pensées et les ondes positives.

Je ne saurais trouver les mots et remercier suffisamment ma famille, mes parents et mon frère, pour leur présence, leur soutien constant et leur amour inconditionnel. C'est grâce à vous si j'en suis là aujourd'hui. Merci aussi à Myriam et au plus beau des cadeaux : Chloé.

Merci infiniment à ma belle-famille pour m'avoir fait me sentir chez moi, chez eux, dès le premier jour.

Enfin, merci à toi mon Benjamin, pour tout ton amour, de me rendre heureuse et pour être tel que tu es. Je n'y serais pas parvenu si ça n'avait été avec toi.

Je dédicace cette thèse à Rudolfe, Mamie Nova, Remuald, Prunelle, Princess, Belette, Kiwie, Marguerite, Eglantine, Cannelle, Erwanesse, Breizh, Peggy, Mirabelle, Prime, Mildred, Speedy Gonzales, Hotlips, Noopie, Chips, Quickie, Betty Boop, Cookie, Godzilla, Xena, Dolly, Agnes II, Kirsty, Atchoum et Indiana, mes éléphants de mer.

« Avant donc que d'écrire, apprenez à penser.

Ce que l'on conçoit bien s'énonce clairement,
Et les mots pour le dire arrivent aisément.

Hâtez-vous lentement, et sans perdre courage,
Vingt fois sur le métier remettez votre ouvrage,
Polissez-le sans cesse, et le repolissez,
Ajoutez quelquefois, et souvent effacez. »

Nicolas Boileau, *L'Art poétique*

Bienvenus aux Illuminations de ce 8 décembre,

Où les frères Lumière, à la Fête, ne feront pas leur cinéma,

Et entrons à notre tour, deux siècles après le Leur,

A la suite d'une élite Eclairée qui œuvre pour le progrès et contre l'oppression.

Ce travail de recherche a été réalisé grâce au soutien financier des institutions suivantes :

L'Institut polaire français Paule-Emile Victor (IPEV)

Le Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN)

Le Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS)

The Institute of Biodiversity, Animal Health & Comparative Medicine, University of Glasgow

The Sea Mammal Research Unit (SMRU), Scottish Oceans Institute, University of St Andrews

The Marine Alliance for Science and Technology for Scotland (MASTS)

The Carnegie Trust for the Universities of Scotland

ECOLOGIE THERMIQUE ET THERMOREGULATION SOCIALE DES ELEPHANTS DE MER AUSTRALUX (*MIROUNGA LEONINA*) AU COURS DE LEUR MUE

Ce travail est basé sur les articles suivants :

Article 1 :

Chaise L. L., Prinet I., Toscani C., Gallon S. L., Paterson W., McCafferty D. J., Théry M., Ancel A., Gilbert C. (accepté). Local weather and body condition influence habitat use and movements on land of moulting female southern elephant seals (*Mirounga leonina*). *Ecology and Evolution*.

Article 2 :

Chaise L. L., McCafferty D. J., Krellenstein A., Gallon S. L., Paterson W., Théry M., Ancel A., Gilbert C. (en préparation). Huddling behaviour and social thermoregulation of moulting female southern elephant seals (*Mirounga leonina*). *Physiology and Behavior*

Article 3 :

Chaise L. L., Paterson W., Laske T. G., Gallon S. L., McCafferty D. J., Théry M., Ancel A., Gilbert C. (2017). Implantation of subcutaneous heart rate data loggers in southern elephant seals (*Mirounga leonina*). *Polar Biology*. doi: 10.1007/s00300-017-2144-x

Communications orales, en premier auteur, effectuées dans le cadre de la thèse :

1. **Chaise L.**, Krellenstein A., Paterson W., Gallon S., McCafferty D., Ancel A., Gilbert C. Huddling and social thermoregulation of moulting female southern elephant seals at Kerguelen Island. *3^{ème} Edition Colloque d'Ecophysiologie Animale (CEPA), Strasbourg, France; 6-8 novembre 2017.*
2. **Chaise L.**, Paterson W., Delalande L., Gallon S., Laske T., McCafferty D., Ancel A., Gilbert C. Combination of heart rate, body temperature and accelerometry for behavioural study of Southern elephant seals during the moult. *12th Meeting Ecology and Behaviour, Lyon, France; 27 juin au 1^{er} juillet 2016.*
3. **Chaise L.**, Prinet I., McCafferty D., Toscani C., Gallon S., Vuarin P., Ancel A., Gilbert C. Huddling of Southern elephant seals during their moult. *11^{èmes} Journées Scientifiques du Comité National Français des Recherches Arctiques et Antarctiques (CNFRA), Paris, France ; 28-29 mai 2015.*

Communications en premier auteur affichées dans le cadre de la thèse :

1. **Chaise L.**, Prinet I., Toscani C., Gallon S., McCafferty D., Vuarin P., O'Toole M., Ancel A., Gilbert C. Movement patterns and habitat selection of Southern elephant seals during their moult. *11th Meeting Ecology and Behaviour, Toulouse, France; 18-21 mai 2015.*
2. **Chaise L.**, Toscani C., Gallon S., McCafferty D., Ancel A., Gilbert C. Habitat use and movement patterns of Southern elephant seals during their moult. *5th Bio-logging Science Symposium, Strasbourg, France; 22-26 septembre 2014.*

Communications, non présentées en premier auteur, basées sur ce travail de thèse :

Orales :

1. Toscani C., **Chaise L.**, Bonnet B., Krellenstein A., Paterson W., Delalande L., Ancel A., Gilbert C. Utilisation de l'habitat et déplacements à terre chez l'éléphant de mer austral (*Mirounga leonina*) au cours de la mue. *13^{èmes} Journées Scientifiques du Comité National Français des Recherches Arctiques et Antarctiques (CNFRA), Paris, France ; 11-12 mai 2017.*
2. Bonnet B., **Chaise L.**, Toscani C., Krellenstein A., Paterson W., Delalande L., Ancel A., Gilbert C. Implantation sous-cutanée d'enregistreurs de fréquence cardiaque chez l'éléphant de mer austral (*Mirounga leonina*) lors de la mue : aspects méthodologiques. *13^{èmes} Journées Scientifiques du Comité National Français des Recherches Arctiques et Antarctiques (CNFRA), Paris, France ; 11-12 mai 2017.*
3. Toscani C., Vuarin P., **Chaise L.**, Gallon S., McCafferty D., Ancel A., Gilbert C. Energetics of moult and huddling in Southern elephant seals. *10^{èmes} Journées Scientifiques du Comité National Français des Recherches Arctiques et Antarctiques (CNFRA), Rennes, France ; 26-27 mai 2014.*

Affichées :

1. Krellenstein A., **Chaise L.**, Bonnet B., Toscani C., McCafferty D., Ancel A., Gilbert C. Southern elephant seals' energetic reserves utilisation during moulting: methodological approach and preliminary results. *3^{ème} Edition Colloque d'Ecophysiologie Animale (CEPA), Strasbourg, France; 6-8 novembre 2017.*
2. Gallon S., **Chaise L.**, McCafferty D., Toscani C., Ancel A., Gilbert C. The moult in southern elephant seals : the cost of losing it all. *5th Bio-logging Science Symposium, Strasbourg, France; 22-26 septembre 2014.*

SOMMAIRE

I. INTRODUCTION	21
1. Mécanismes de la thermorégulation et adaptations au froid	21
1.1. Thermorégulation et métabolisme	21
1.2. Les adaptations physiologiques	24
1.3. Les adaptations morphologiques.....	25
1.4. Les adaptations comportementales	29
2. La mue chez les vertébrés : cas particulier des espèces semi-aquatiques.....	32
2.1. Rôle et déroulement	32
2.2. Déclencheurs et variations hormonales	35
2.3. Coût énergétique : la nécessité d'être à terre	38
3. Le modèle éléphant de mer austral : écologie et cycle de vie	39
3.1. Les phases de reproduction et de mue.....	43
3.2. Le jeûne.....	44
3.3. La recherche alimentaire en mer	44
4. Objectifs et hypothèses de travail	48
II. MATERIELS ET METHODES	55
1. Comptages populationnels : densité, sélection de l'habitat, « patterns » d'agrégation et conditions environnementales	58
2. Suivi individuel : utilisation de l'habitat, comportement d'agrégation, distances parcourues, vitesse de mue, température et condition corporelle.....	60
3. Mesures physiologiques : variations hormonales et des réserves énergétiques, dépense énergétique et métabolisme	63
3.1. Dépense énergétique : aspects méthodologiques	63
3.1.1. La fréquence cardiaque :.....	63
3.1.2. Les mesures massiques, morphométriques et échographiques :.....	64
3.1.3. Les variations hormonales :.....	64
3.1.4. La bio-impédancemétrie : théorie.....	64
3.2. Données récoltées :	65
III. RESULTATS	75
1. L'utilisation de l'habitat et les déplacements à terre de l'éléphant de mer austral au cours de la mue	75
1.1. Principaux résultats.....	76
1.2. Discussion et conclusion	81
2. La thermorégulation sociale de l'éléphant de mer austral au cours de la mue	115
2.1. Principaux résultats.....	115
2.2. Discussion et conclusion	121
3. La physiologie et l'énergétique de la mue chez l'éléphant de mer austral en lien avec le comportement d'agrégation	155
3.3. Principaux résultats : l'implantation d'enregistreurs de fréquence cardiaque chez l'éléphant de mer austral.....	155
3.4. Economie d'énergie : taux métabolique et comportement d'agrégation.....	173
3.4.1. Énergétique de la mue : résultats	173
3.4.1.1. Variations individuelles au cours de la mue :.....	173
a- Masse et réserves énergétiques	173
b- Fréquence cardiaque et température corporelle	174
c- Variations hormonales.....	178

d-	<i>Impédance et composition corporelle</i>	178
e-	<i>Dépense énergétique et métabolisme</i>	180
3.4.1.2.	Influence du comportement d'agrégation :	180
3.4.2.	Discussion et conclusion : influence de la mue et du comportement d'agrégation sur le métabolisme des éléphants de mer austraux femelles	183
3.4.2.1.	Variation de la masse et de la composition corporelle au cours de la mue :..	183
3.4.2.2.	Dépenses énergétiques et physiologie de la mue :	185
IV.	DISCUSSION, CONCLUSION ET PERSPECTIVES	189
1.	Discussion générale	189
1.1.	Confort thermique et plasticité comportementale des éléphants de mer femelles en mue	189
1.1.1.	Thermorégulation comportementale et zone de thermoneutralité :	189
1.1.2.	Mue et facteurs environnementaux :	191
1.1.3.	Stratégies individuelles et condition corporelle :	193
1.2.	Avantages de l'utilisation spécifique des souilles au cours de la mue	196
1.3.	Comportement d'agrégation, thermorégulation sociale et économie d'énergie	198
1.3.1.	Thermorégulation sociale par agrégation :	198
1.3.2.	Stratégies d'économie d'énergie au cours de la mue :	204
2.	Conclusion et perspectives	207
V.	REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	213
VI.	ANNEXE	229

INDEX DES FIGURES

Tableau 1 : TCI et TCS chez les Phocidés.....	22
Figure 1 : Zone de thermoneutralité.....	23
Encadré 1 : Le pannicule.....	27
Encadré 2 : Anastomoses et circulation à contre-courant.....	28
Figure 2 : Eléphant de mer austral femelle adulte en cours de mue.....	34
Tableau 2 : Résumé des variations hormonales chez les Phocidés	36
Figure 3 : Arbre phylogénétique.	40
Figure 4 : Distribution circumpolaire des sous-populations d'éléphant de mer austral.....	42
Figure 5 : Cycle de vie des éléphants de mer austraux.....	46
Encadré 3 : Evolution des traits d'histoire de vie chez les Phocidés.....	47
Tableau 3 : Détail des données récoltées par année.....	56
Figure 6 : Présentation des trois types d'habitat et de leur substrat.....	57
Figure 7 : Carte de l'Est de Kerguelen et du site du site d'étude.....	58
Figure 8 : Exemples de stades de mue.....	59
Figure 9 : Technique de capture, de pesée et de mesure.....	61
Figure 10 : Femelle équipée d'une bague d'identification à la nageoire caudale	61
Figure 11 : Femelle équipée d'un GPS CatTrack1®	63
Figure 12 : Schématisation de la composition corporelle.....	65
Figure 13 : Mesures morphométriques réalisées sur le terrain.....	66
Figure 14 : Mesure échographique de l'épaisseur de la couche de graisse sous-cutanée	67
Figure 15 Placement des électrodes lors d'une mesure test de bio-impédancemétrie	68
Figure 16 : Distribution des éléphants de mer par habitat au cours de la saison de mue.....	76
Figure 17 : Localisations des éléphants de mer femelles en fonction du stade de mue et de l'habitat.....	77
Figure 18 : Répartition des éléphants de mer entre les habitats herbe et plage en fonction des conditions météorologiques au cours de la mue.....	78
Figure 19 : Localisations des éléphants de mer femelles en mue équipés de GPS.....	79
Figure 20 : Distances moyennes parcourues à terre par les éléphants de mer.....	800
Tableau 4 : Variation des paramètres météorologiques entre les différents habitats.....	116
Figure 21 : Variation du gradient de température de surface corporelle au cours de la mue..	116
Figure 22 : Variations du comportement d'agrégation en fonction du type d'habitat et des conditions météorologiques..	118
Figure 23 : Variation du gradient de température de surface en fonction du statut d'agrégation....	119
Figure 24 : Variation de la température stomacale	1200
Figure 25 : Evolution de la vitesse en mue en fonction du taux d'agrégation individuel	121

Figure 26 : Distribution bimodale des fréquences cardiaque enregistrées	175
Figure 27 : Exemple de chute de la température sous-panniculaire enregistrée.....	176
Figure 28 : Exemples de chute de la température stomacale enregistrée	177
Figure 29 : Déplacement en mer enregistré.	179
Figure 30 : Variation de l'épaisseur du pannicule en fonction de la variation de masse grasse	180
Figure 31 : Variation de l'épaisseur du pannicule en fonction du taux d'agrégation individuel.	181
Figure 32 : Variation de T3 en fonction du taux d'agrégation individuel.....	182
Figure 33 : Variation du taux métabolique en fonction du taux d'agrégation individuel.....	183
Figure 34 : Exemples d'agrégations types formées par habitat.....	201

I. INTRODUCTION

Mue et thermorégulation chez un Phocidé, l'éléphant de mer austral (*Mirounga leonina*) : contraintes et adaptations



I. INTRODUCTION

Ce chapitre vise à exposer le contexte de ce travail de thèse à travers les différents mécanismes de thermorégulation des endothermes homéothermes ainsi que les caractéristiques et contraintes énergétiques liées à la mue chez les vertébrés semi-aquatiques. La famille des Phocidés sera citée en principal exemple pour introduire notre modèle d'étude, l'éléphant de mer austral (*Mirounga leonina*). Par la suite, les questions scientifiques, objectifs et hypothèses de travail seront exposés.

1. Mécanismes de la thermorégulation et adaptations au froid

1.1. Thermorégulation et métabolisme

La thermorégulation, chez les endothermes homéothermes, correspond à l'ensemble des mécanismes régulant la température corporelle (par contrôle de la production de chaleur métabolique et des pertes thermiques) et permettant de maintenir une température interne quasiment constante. Les animaux endothermes sont caractérisés par une forte production de chaleur métabolique. Les homéothermes maintiennent de plus une température corporelle indépendante du milieu extérieur (Schmidt-Nielsen 1997). Dans le cas de ces espèces, la thermorégulation est donc un processus coûteux énergétiquement, le taux métabolique qui lui est alloué, au repos, étant positivement corrélé aux pertes thermiques, soit au gradient entre la température corporelle et la température ambiante (loi de Fourier ; Scholander et al. 1950). Les échanges de chaleur entre un organisme et son environnement peuvent avoir lieu par conduction, convection, radiation ou évaporation (Schmidt-Nielsen 1997).

A partir de la variation du taux métabolique au repos en fonction de la température ambiante, la zone de thermoneutralité d'un animal est définie comme la fourchette de température située entre une température critique inférieure (TCI) et une température critique supérieure (TCS) : températures ambiantes respectivement au-dessous et au-dessus desquelles l'animal doit augmenter ses dépenses énergétiques pour maintenir sa température corporelle constante (**Figure 1** ; Scholander et al. 1950). La zone de thermoneutralité a été estimée chez différentes espèces de Pinnipèdes, à la fois dans l'air et dans l'eau (**Tableau 1**), mais n'a pas encore été établie chez l'éléphant de mer (*Mirounga sp.* ; Williams & Worthy 2002).

Espèce	Environnement	TCI et TCS estimées	Référence
Phoque gris (juvénile) (<i>Halichoerus grypus</i>)	Air	TCI $\leq -18^{\circ}\text{C}$ TCS $\geq +35^{\circ}\text{C}$	Boily & Lavigne 1996
Phoque du Groenland (<i>Pagophilus groenlandicus</i>)	Eau	TCI $\leq +1,8^{\circ}\text{C}$ TCS $\geq +28,2^{\circ}\text{C}$	Gallivan & Ronald 1979
Phoque commun (<i>Phoca vitulina</i>)	Air	TCI = $-5^{\circ}\text{C} / +3^{\circ}\text{C}$	Miller & Irving 1975 Miller et al. 1976
	Eau	TCI = $+12-19^{\circ}\text{C}$ TCS = $+25-31^{\circ}\text{C}$	
Phoque commun	Eau	TCI = $+2^{\circ}\text{C}$ TCS = $+20^{\circ}\text{C}$	Hart & Irving 1959
Phoque commun (juvénile)	Air	TCI = $-2,3^{\circ}\text{C}$ TCS = $+25^{\circ}\text{C}$	Hansen et al. 1995
Phoque commun (adulte)	Air	TCS $\geq +30-35^{\circ}\text{C}$	Matsuura & Whittow 1973
Phoque du Groenland	Air	TCI = -12°C TCS = $+15^{\circ}\text{C}$	Ochoa-Acuña et al. 2009
Phoque commun	Air	TCI = $+5^{\circ}\text{C}$ TCS = $+25^{\circ}\text{C}$	
Phoque annelé (<i>Pusa hispida</i>)	Air	TCI $\leq 5^{\circ}\text{C}$ TCS $\geq +5^{\circ}\text{C}$	
Phoque commun	Eau	TCI = $+10^{\circ}\text{C}$	Irving & Hart 1957
	Air	TCI $\leq -10^{\circ}\text{C} (-30^{\circ}\text{C})$	

Tableau 1 : Résumé des estimations de la zone de neutralité thermique chez différentes espèces de Phocidés.

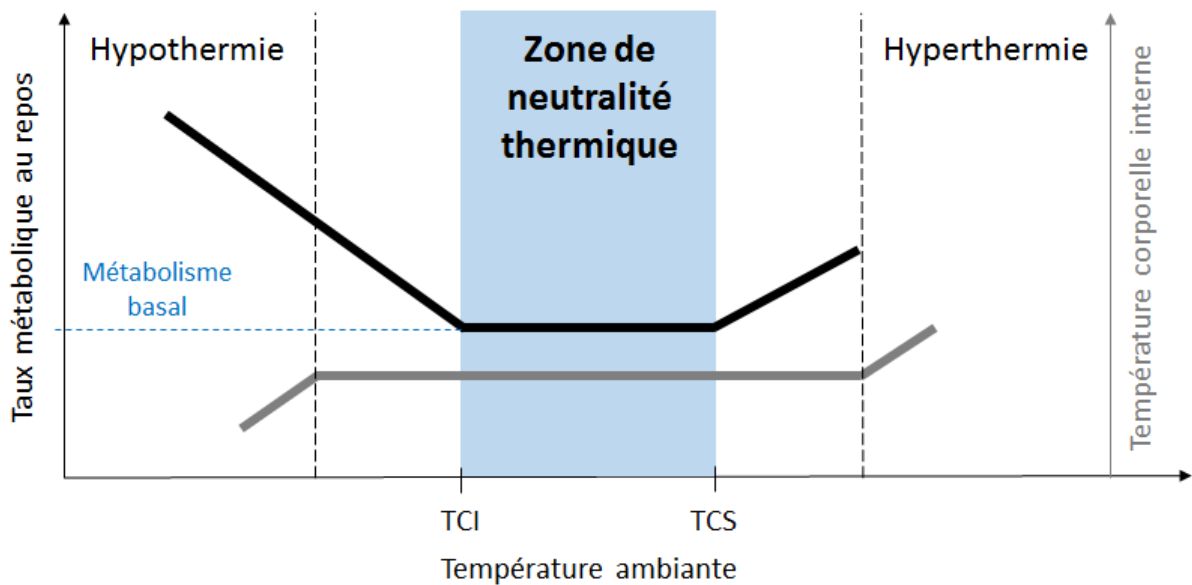


Figure 1 : Evolution du métabolisme de repos (en noir) et de la température corporelle (en gris) en fonction de la température ambiante.

Un individu peut réguler sa température corporelle soit par thermogenèse (production de chaleur ; lorsque la température ambiante < TCI), soit par thermolyse (perte de chaleur ; lorsque la température ambiante > TCS). Les mécanismes de thermogenèse et de thermolyse peuvent être de type comportementaux (régulation de l'activité physique et de l'appétit, recherche d'un habitat favorable) ou physiologiques (activités adrénargique et thyroïdienne, vasodilatation ou vasoconstriction périphériques, sudation). Leur mise en place respective est sous contrôle du système nerveux central et plus particulièrement de l'hypothalamus (antérieur pour la thermolyse et postérieur pour la thermogenèse). Les variations de la température corporelle sont transmises par des thermorécepteurs périphériques (au niveau cutané) ou centraux (en profondeur : paroi des organes intra-abdominaux, troncs veineux, moelle épinière etc.). Au cours de sa vie, la température corporelle d'un individu varie notamment en fonction du cycle nyctéméral (lié à l'activité physique), de son activité hormonale (statut reproducteur, forte émotion), de son activité digestive et de son âge.

1.2. Les adaptations physiologiques : la thermogénèse

Il existe deux grands mécanismes de thermogénèse : la thermogénèse avec frisson (résultant de la contraction musculaire) ou sans-frisson (faisant intervenir le métabolisme mitochondrial). Un mécanisme de thermogénèse avec frisson a été observé chez le jeune phoque du Groenland (*Pagophilus groenlandicus*), mais ce mécanisme est plus coûteux énergétiquement comme il sollicite une augmentation de l'activité musculaire (par contractions ; Berta et al. 2015).

La thermogénèse sans-frisson est rendue possible par l'activité de protéines dites découplantes (appelées UCP, pour *uncoupling proteins* en anglais) de la membrane interne des mitochondries de certains tissus spécifiques (Schmidt-Nielsen 1997). Ces protéines utilisent le gradient de protons formé par oxydation des coenzymes (issues de la dégradation de composés organiques, au niveau de la chaîne respiratoire) pour produire de la chaleur, court-circuitant ainsi la production de nucléotide énergétique, qu'est l'adénosine triphosphate (ATP), par la protéine membranaire ATP-synthase (Rousset et al. 2004 ; Nedergaard et al. 2005).

L'UCP1 a été mise en évidence dans la membrane des mitochondries du tissu adipeux brun (ou graisse brune), un tissu spécialisé retrouvé chez les nouveau-nés de Mammifères et les espèces hibernantes, dont l'oxydation lipidique produit de la chaleur (Schmidt-Nielsen 1997 ; Cannon & Nedergaard 2004). Chez le jeune Phocidé, le tissu adipeux brun, présent en sous-cutané le long du dos, au niveau de la nuque, mais aussi autour du cœur, des reins et contre la paroi abdominale, est consommé en trois jours. Entre temps, le gain de masse associé à la lactation permet la formation d'une couche de graisse sous-cutanée isolante (phoque du Groenland : Blix et al. 1979). Des UCP2 et UCP3 ont été mises en évidence dans la membrane des mitochondries du muscle squelettique de Mammifères non hibernants, ainsi qu'une UCP aviaire (avUCP) dans le muscle squelettique de certains oiseaux (Boss et al. 1997 ; Fleury et al. 1997 ; Raimbault et al. 2001).

La thermogénèse sans-frisson a été observée chez de jeunes Phocidés, tel le phoque du Groenland, mais n'a pas été démontrée chez l'éléphant de mer ou des Phocidés adultes (Grav & Blix 1976 ; Little 1991 ; Williams & Worthy 2002).

Chez les espèces semi-aquatiques, la transition entre un milieu aquatique et un milieu terrestre entraîne un challenge en termes de thermorégulation. Lors des phases d'échouage, ces espèces sont soumises à des échanges thermiques avec l'air et le substrat, dépendant des conditions météorologiques rencontrées à terre (Winslow et al. 1940 ; Wyndham et al. 1952 ;

Schmidt-Nielsen 1997 ; Hind & Gurney 1998). Ce changement de milieu, à la fois physique et thermique, entraîne des adaptations spécifiques de régulation des pertes thermiques.

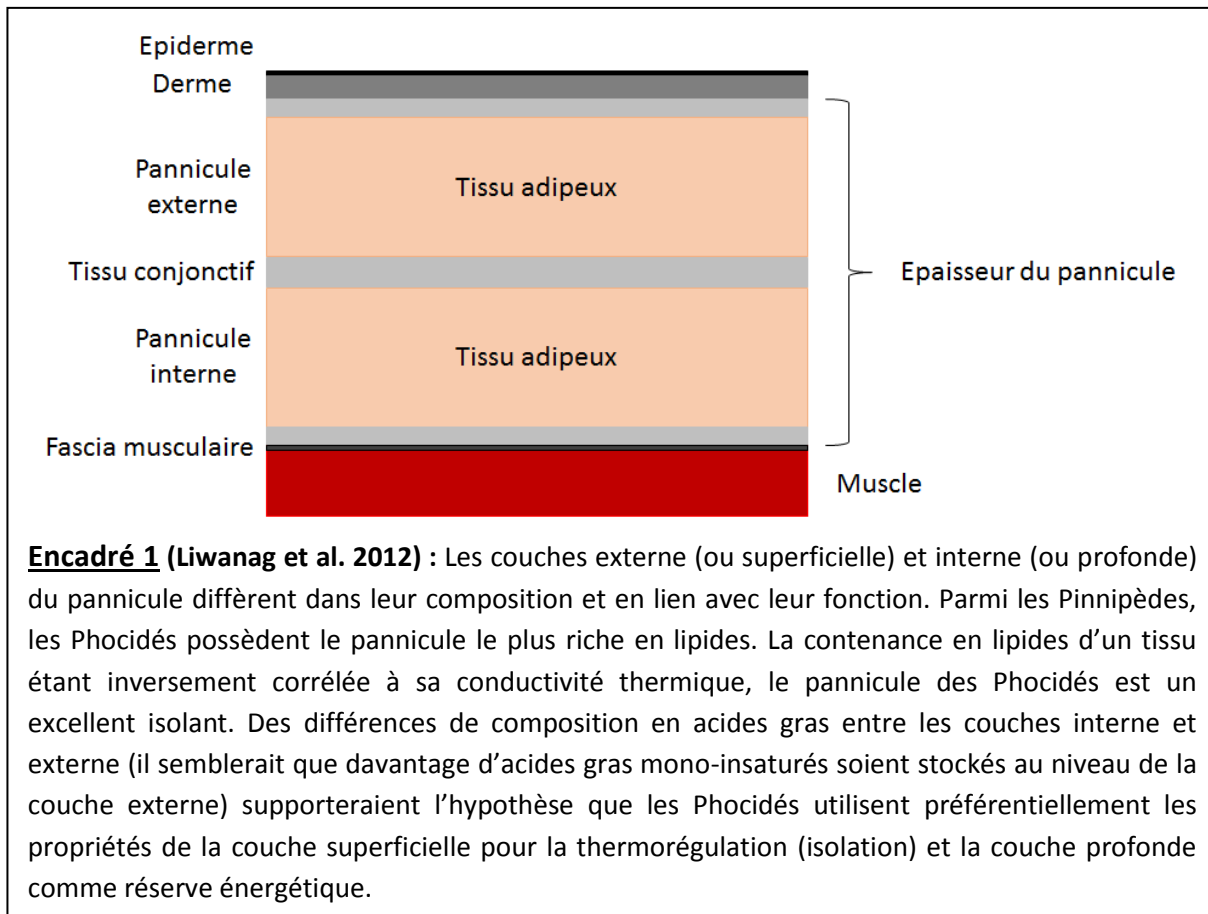
1.3. Les adaptations morphologiques

Les endothermes peuvent être schématiquement représentés par un noyau central producteur de chaleur (comprenant le système nerveux central, les muscles et les viscères) et protégé par une enveloppe cutanée dont la capacité isolante varie en fonction des adaptations des différents organismes.

Les espèces semi-aquatiques, tels les Phocidés, se sont adaptés à la fois anatomiquement et physiologiquement à une vie marine, principalement dans des eaux froides, étant davantage présents à de hautes latitudes qu'autour des tropiques (Williams & Worthy 2002). Les mammifères marins sont des endothermes qui doivent maintenir une température corporelle élevée (environ 37°C, comme les mammifères terrestres ; Williams & Worthy 2002). Or le gradient de température entre le corps des Phocidés, vivant en régions polaires, et les eaux froides dans lesquelles ils évoluent peut atteindre près de 35-40°C (Berta et al. 2015). Ce gradient de température entre un animal et son milieu ($\Delta T = T_{\text{animal}} - T_{\text{milieu}}$) est directement corrélé aux pertes thermiques, en fonction de la conductivité (ou de l'isolation) de l'animal, par la formule suivante (Schmidt-Nielsen 1997 ; McCafferty et al. 2011) : $P_t = C (T_{\text{animal}} - T_{\text{milieu}})$, avec P_t les pertes thermique (W), C la conductivité thermique ($\text{W}\cdot\text{m}^{-2}\cdot^{\circ}\text{C}^{-1}$) et T les températures (°C). Les Phocidés ont ainsi mis en place des adaptations leur permettant de diminuer leurs pertes thermiques : une taille corporelle augmentée (diminution du rapport surface/volume), un corps fuselé et des membres de taille réduite, résultant en une réduction du ratio surface/volume (de 23% comparé à des mammifères terrestres de taille similaire ; Innes et al. 1990 ; Berta et al. 2015). Nous pouvons observer des adaptations similaires chez les Sphénisciformes, soit les manchots. De plus, une augmentation de leur capacité d'isolation permet de diminuer leurs pertes thermiques sur le long terme (Williams & Worthy 2002).

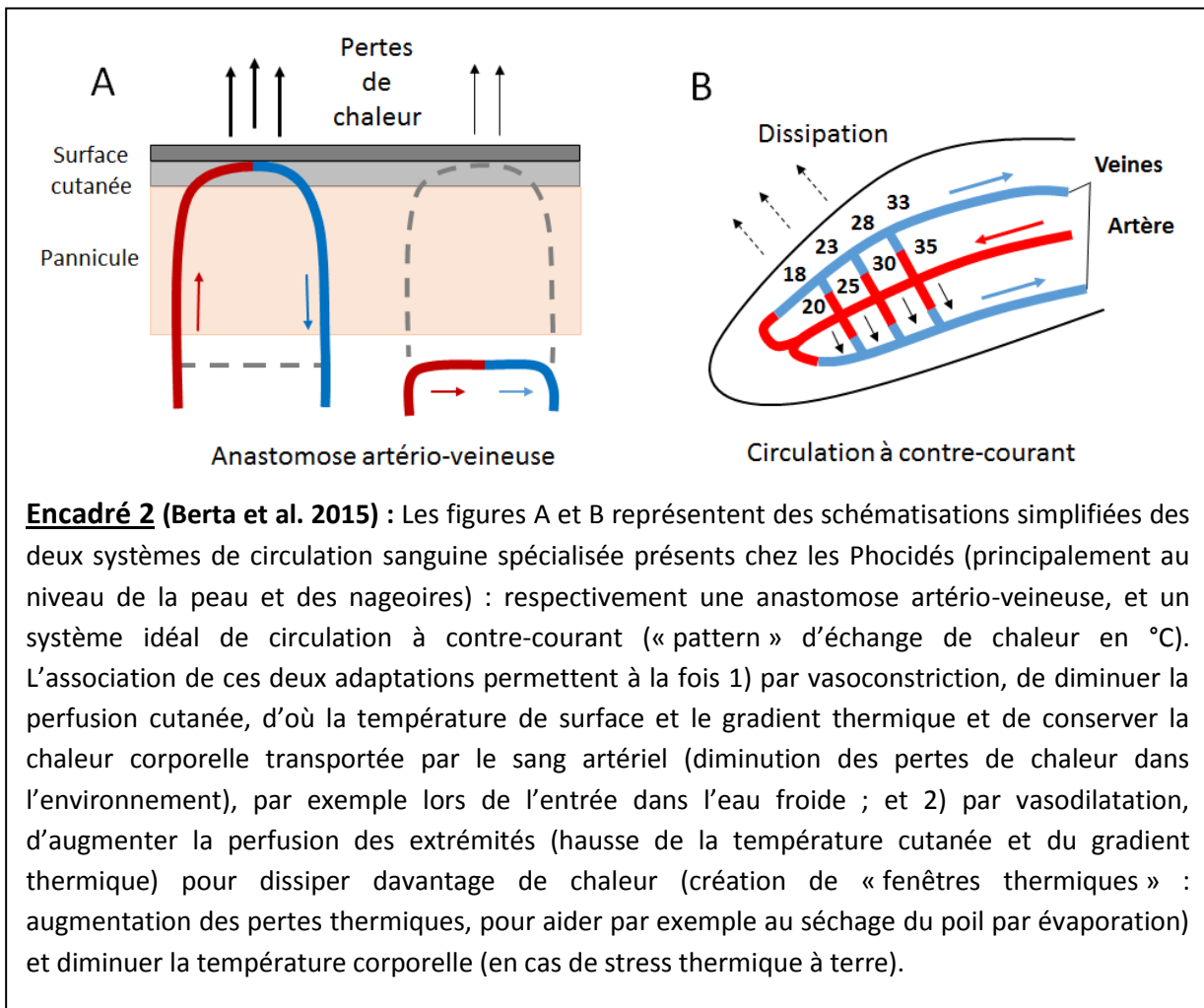
La fourrure, caractéristique des mammifères, permet une bonne isolation lorsqu'elle est sèche, en emprisonnant une couche d'air isolante entre les poils et la peau vascularisée (Ling 1970 ; Yochem & Stewart 2009 ; Iverson 2009). Cependant, chez les Phocidés les plus adaptés à la vie aquatique, dont l'éléphant de mer, le pelage a perdu en grande partie ses capacités d'isolation, facilitant l'entrée dans l'eau et la nage (Scheffer 1964 ; Ling 1968). A l'inverse, le plumage contribue à la majeure partie de l'isolation (près de 80%) chez le manchot (Le Maho 1977).

Le pannicule (**Encadré 1**), une épaisse couche de graisse sous-cutanée, isolante, dynamique et distribuée asymétriquement le long du corps, est une adaptation unique des mammifères marins (Gales & Burton 1987 ; Worthy & Lavigne 1987 ; Ryg et al. 1988 ; Iverson 2009). Le pannicule a un rôle thermorégulateur (isolant), mais participe aussi à l'hydrodynamisme (élasticité) et à la flottabilité (faible densité de la matière grasse). Il possède de plus un important rôle de stockage des réserves énergétiques et d'eau métabolique (Williams & Worthy 2002 ; Iverson 2009). Le pannicule est formé d'une matrice de collagène contenant des adipocytes (ou cellules graisseuses, spécialisées dans le stockage des lipides). L'épaisseur du pannicule, sa contenance en lipides (80% chez les *Phocinae*) et sa vascularisation vont influencer sur ses capacités isolatrices, le tissu adipeux étant peu conducteur (Schmidt-Nielsen 1997 ; Kooyman 1981 ; Castellini 2009). Le pannicule des phocidés contient davantage d'acides gras insaturés (dont le point de fusion est de température plus basse que pour les acides gras saturés, le pannicule restant ainsi fluide à basse température) et peu de tissus fibreux, en faisant un meilleur isolant que celui des autres mammifères marins (Bryden 1964 ; Berta et al. 2015). Le pannicule peut constituer jusqu'à 50% de la masse corporelle totale (20-50% chez l'éléphant de mer du Nord, *Mirounga angustirostris*) et son épaisseur varie entre 7 et 10 cm chez les Phocidés, en fonction de l'âge, du statut nutritif et du statut reproducteur au cours du cycle de vie (Gales & Burton 1987 ; Castellini 2009 ; Iverson 2009). Le pannicule est plus épais au début de la phase de reproduction, et moins épais lors de l'accouplement et de la mue (Castellini 2009). Un compromis doit être mis en place pour équilibrer les deux rôles principaux du pannicule en lien avec son épaisseur : l'isolation thermique (positivement corrélée à l'épaisseur du pannicule et à sa contenance en lipides) et les réserves énergétiques (oxydation des lipides du pannicule et diminution de son épaisseur en cas de jeûne prolongé).



Les jeunes Phocidés naissent avec peu ou pas de pannicule, possédant un duvet comme couche isolante dans l'air, le lanugo (plus épais que la fourrure de l'adulte). Lorsque le lanugo est remplacé par la première mue, après la lactation, le jeune a formé une épaisse couche de gras sous-cutané, servant de couche isolante pour son entrée dans l'eau (Iverson 2009).

De plus, les Phocidés possèdent un système de circulation à contre-courant, notamment dans leurs nageoires, et des anastomoses artério-veineuses (AAV, ou « shunts ») au niveau cutané (Scholander & Schevill 1955 ; Molyneux & Bryden 1978 ; Castellini 2009). La première adaptation leur permet de conserver leur chaleur corporelle, en diminuant les pertes en direction de l'environnement, la chaleur du sang apporté par les artères étant récupérée par les veines (Berta et al. 2015). La deuxième leur permet de contrôler leur circulation sanguine périphérique, soit par vasodilatation à travers le pannicule pour augmenter les pertes de chaleur (on parle alors de « fenêtres thermiques ») en cas de stress thermique, soit en court-circuitant le pannicule (le tissu adipeux ayant peu besoin d'être vascularisé) pour à l'inverse diminuer les pertes thermiques, notamment dans un environnement froid (Castellini 2009 ; Iverson 2009 ; **Encadré 2**).



Ces différentes adaptations (meilleure isolation, diminution des pertes thermiques) ont permis aux espèces semi-aquatiques de s'adapter à des températures variables sans avoir à augmenter leur production de chaleur métabolique (Hansen & Lavigne 1997 ; Iverson 2009) et d'étendre leur aire de répartition en colonisant différents milieux de vie.

Lorsque les adaptations morphologiques et physiologiques ne suffisent pas à réguler la température, les individus adaptent alors leur comportement en réponse à des variations thermiques de leur environnement.

1.4. Les adaptations comportementales

Dans le chapitre précédent, nous avons vu différentes adaptations, tels l'épaisse couche de graisse isolante sous-cutanée (le pannicule) ou l'arrangement et le contrôle du système vasculaire périphérique, permettant une diminution des pertes thermiques, notamment au contact d'un milieu conducteur et froid tel les océans des régions polaires. Cependant, une fois à terre, les Phocidés peuvent rencontrer un risque d'hyperthermie. Des adaptations comportementales ont été observées, lors de jours chauds et ensoleillés, chez différentes espèces dans le but d'augmenter les pertes de chaleur : la recherche de zones ombragées, l'envoi de sable humide sur le dos avec les nageoires, l'entrée en contact avec les vagues, voire l'entrée dans l'eau (éléphant de mer du Nord : White & Odell 1971 ; Hansen et al. 1995 ; Castellini 2009 ; Codde et al. 2016 ; phoque moine hawaïen, *Monachus schauinslandi* : Whittow 1987 ; Riedman 1990 ; Castellini 2009 ; phoque gris, *Halichoerus grypus* : Redman et al. 2001). De même, il a été supposé, chez les femelles éléphant de mer austral (*Mirounga leonina*) de la Péninsule de Valdès, que le choix de l'habitat à terre se faisait en fonction des besoins de thermorégulation (stress thermique ; Evans & Raga 2001). L'entrée dans l'eau peut aussi avoir lieu pour diminuer les pertes de chaleur, dans le cas de basses températures atmosphériques rencontrées à terre, de présence de pluie ou de vitesse de vent élevée ; comme le phoque de Weddell (*Leptonychotes weddellii*) qui retourne dans l'eau quand la température ressentie de l'air atteint -40°C (Castellini 2009). Or, l'éléphant de mer austral est la seule espèce de Phocidé à effectuer une mue atypique dite drastique (renouvellement du poil et de l'épiderme) dans un milieu subpolaire froid (les autres espèces étant distribuées dans des zones tempérées à tropicales : éléphant de mer du Nord et phoques moines). La mue entraîne chez cette espèce une forte augmentation de la vascularisation cutanée, nécessaire au renouvellement des cellules épidermiques (apport de nutriments et maintien d'une température élevée ; Feltz & Fay 1966 ; Ashwell-Erickson et al. 1986 ; Paterson et al. 2012). Nous supposons que l'éléphant de mer austral en mue serait sujet à un risque d'hypothermie, en fonction des conditions météorologiques locales rencontrées à terre. Nous nous attendons ainsi à ce que les individus adaptent leur comportement pour diminuer leurs pertes thermiques et économiser de l'énergie à réallouer au processus de mue.

Une adaptation comportementale en réponse aux basses températures dans le but d'économiser de l'énergie en diminuant les pertes thermiques est la thermorégulation sociale, largement répandue dans le règne animal (Gilbert et al. 2010). Ce comportement permet une économie d'énergie en diminuant les pertes thermiques par la diminution de la surface corporelle exposée et le réchauffement du microclimat local, permettant ainsi l'ajustement de la

température corporelle (Vickery & Millar 1984 ; Hayes et al. 1992 ; Canals et al. 1997). Cet ajustement entraîne, chez la plupart des espèces, une augmentation de la température corporelle par un mécanisme de réchauffement (Gilbert et al. 2010). Cependant, il a été observé, chez certaines espèces d'oiseaux et de mammifères, une baisse de la température interne lors d'agrégations (Fortin et al. 2000 ; Séguéy & Perret 2005 ; Gilbert et al. 2007). Les facteurs qui déclenchent la mise en place du comportement de thermorégulation sociale sont plus écologiques, comme la baisse de la température ambiante ou la diminution de la disponibilité alimentaire. Les bénéfices engendrés par la thermorégulation sociale comprennent : une augmentation du taux de survie, une réduction de la prise alimentaire et de la perte d'eau, une diminution de la perte de masse corporelle, une accélération de la croissance, le maintien de la température corporelle et une réduction des dépenses énergétiques (Vickery & Millar, 1984 ; Bautista et al. 2003 ; Gilbert et al. 2007, 2008a, 2010). Les bénéfices apportés vont être modulés, au niveau du groupe, par le nombre d'individus participant à l'agrégation et par l'intensité d'agrégation (soit la distance séparant physiquement les individus entre eux), entraînant une diminution de la surface corporelle exposée au froid, et au niveau individuel, par la position occupée au sein de l'agrégation : l'intensité d'agrégation et la recherche d'une position centrale augmentent avec le froid (Alberts 1978a,b ; Gilbert et al. 2008b). La socialité est le facteur principal à la mise en place de ce comportement coopératif au sein d'une espèce, potentiellement saisonnièrement solitaire, les agrégations pouvant se former occasionnellement dans des lieux communs, au sein de groupes génétiquement liés ou non (Gilbert et al. 2010). De plus, les espèces de petites tailles étant davantage sujettes aux pertes thermiques (avec un rapport surface/volume élevé), ce comportement est observé majoritairement chez de nombreux petits rongeurs, mais peut l'être chez des espèces de plus grande taille, tel le manchot empereur (*Aptenodytes forsteri*), confrontées à des conditions extrêmes (Gilbert et al. 2010).

Chez les Pinnipèdes, la possible existence d'un mécanisme de thermorégulation sociale par agrégation a été suggérée par Riedman (1990) pour les espèces présentant un comportement thigmotactique sur les colonies présentes à terre (notamment chez le morse, *Odobenus rosmarus*, l'éléphant de mer, voire le phoque gris). Ce comportement d'agrégation est davantage observé et décrit chez les Otariidés, chez qui un avantage thermique a été récemment démontré (Peterson & Bartholomew 1967 ; Heath 1989 ; Liwanag et al. 2014). Certaines espèces de Phocidés (comme le phoque commun, *Phoca vitulina*, ou le phoque gris) expriment un comportement grégaire et se regroupent plus ou moins densément pour former des colonies à terre au moment de la reproduction et de la mue. Cependant, le comportement d'agrégation, soit le contact physique étroit entre plusieurs individus, est peu observé chez les Phocidés, et quasiment exclusivement

chez l'éléphant de mer, notamment austral et au cours de la mue (Bartholomew 1952 ; Laws 1956 ; Gentry 1973). En effet, un facteur essentiel à la mise en place d'un comportement de thermorégulation sociale est, comme son nom l'indique, la socialité, soit ici la capacité des individus à accepter le contact physique d'autres individus sans agression (Gilbert et al. 2010). Ce comportement est peu présent chez les Phocidés en dehors de la relation mère-jeune au cours de lactation (Kovacs 2009). D'autres espèces, comme le léopard de mer, sont peu sociales voire agressives, d'où solitaires au cours de leur cycle de vie, même lors des phases à terre (Rogers & Bryden 1997 ; Rogers 2009). Chez l'éléphant de mer austral, le comportement d'agrégation au cours de la mue a été observé principalement dans des flaques de boue (appelées « souilles ») au cours de la phase de perte de l'ancien poil et de la peau, et *a priori* de préférence entre classes de sexe et de masse identiques (Laws 1956 ; Boyd et al. 1993). Cruwys & Davis (1994, 1995) ont décrit des adaptations comportementales associées à l'utilisation de ce type d'habitat. Les éléphants de mer adaptaient leurs déplacements entre les différentes flaques de boue en fonction de la force et de la direction du vent, et sélectionnaient préférentiellement les flaques de boue qui étaient abritées du vent. De même, la température de l'air influençait l'agitation au sein des flaques de boue, les individus cherchant davantage à en atteindre le centre à basse température. Ainsi, nous pouvons nous demander si le comportement d'agrégation observé chez l'éléphant de mer austral pendant la mue répond aux mêmes facteurs que le mécanisme de thermorégulation sociale décrit chez d'autres espèces d'oiseaux et de mammifères, et si ce comportement apporte des bénéfices thermiques et énergétiques équivalents.

Une diminution de la température corporelle interne, par diminution de la production de chaleur métabolique, permettrait une diminution du coût métabolique. Une des adaptations des Phocidés à la plongée en eau froide est la modulation de la circulation sanguine en fonction des organes ou tissus concernés (Williams & Worthy 2002 ; Berta et al. 2015). En effet, lors de la plongée, on observe par exemple chez le phoque commun une température cutanée proche de la température de l'eau ambiante (Hart & Irving 1959). De même, le système d'échange de chaleur par circulation sanguine à contre-courant permet aux Phocidés, dont l'éléphant de mer austral, de diminuer la température de certains organes internes sensibles, tels les testicules, à une température inférieure à la température corporelle interne (jusqu'à 6-7°C ; Bryden 1967 ; Rommel et al. 1995). Une diminution de la température corporelle entraînerait une baisse de la consommation en oxygène, d'où une baisse du métabolisme (ce qui permettrait, dans le cas de la plongée, d'augmenter la durée des plongées sans augmenter la dépense énergétique ; Castellini 2009). Les Phocidés auraient ainsi la capacité de moduler leur métabolisme. Plusieurs auteurs ont ainsi discuté la possibilité d'une hétérothermie chez ces espèces. Une baisse de la température

corporelle interne a été observée chez des phoques de Weddell et des éléphants de mer du Nord en libre plongée (Kooyman et al. 1980 ; Hill et al. 1987). Une vascularisation différenciée pourrait engendrer une possible redistribution de la chaleur. Le contrôle de la température d'une région du corps indépendamment du reste s'apparenterait à de l'hétérothermie régionale (Handrich et al. 1997). Cependant, pour l'instant, les données récoltées par différentes études se contredisent et il n'a pas encore été mis en évidence de réelle hétérothermie chez les Phocidés (Williams & Worthy 2002).

Au cours de la vie des individus, des modifications à la fois morphologiques et physiologiques vont influencer sur les mécanismes de thermorégulation décrits précédemment, par exemple lors de la mue, une phase récurrente du cycle de vie.

2. La mue chez les vertébrés : cas particulier des espèces semi-aquatiques

2.1. Rôle et déroulement

La mue correspond au renouvellement des phanères, soit des productions tégumentaires. Chez les mammifères, cela correspond entre autres à la perte et repousse cyclique du pelage, constitué de poils, soit de productions filiformes et kératinisées des follicules pileux présents dans le derme (Ling 1970).

Les mammifères terrestres renouvellent leur pelage pour s'acclimater à des changements environnementaux thermiques saisonniers. Pour les espèces amphibiens, la mue est une opportunité de réparer et de renouveler la fourrure et l'épiderme pour maintenir une fonctionnalité optimale (isolation thermique et hydrodynamisme ; Ling 1970 ; Paterson et al. 2012 ; Berta et al. 2015). Il en est de même pour le plumage des espèces aviaires.

La première mue correspond à la perte du duvet de naissance, appelé lanugo chez les Phocidés. L'âge de la première mue varie entre les espèces. Chez l'éléphant de mer austral, la mue du lanugo a lieu après la période de lactation, au moment du sevrage, avant l'entrée dans l'eau des juvéniles. Après cette première mue, les juvéniles et les adultes muent une fois par an.

La mue est progressive, débutant aux extrémités (autour de la face et sur les nageoires) avant de se répandre sur le tronc (d'abord sur la partie ventrale, puis dorsale) et à l'ensemble du corps (Stutz 1967 ; Ashwell-Erickson et al. 1986 ; Paterson et al. 2012). La durée de la phase de mue est variable en fonction des espèces et des individus (25 jours chez l'éléphant de mer : Boyd

et al. 1993 ; 120-170 jours chez le phoque commun et le phoque tacheté (*Phoca largha*) : Ashwell-Erickson et al. 1986).

Parmi les Phocidés (18 espèces actuelles), seules quatre espèces sont caractérisées par une mue exceptionnelle, dite « drastique », lors de laquelle ils ne renouvellent pas seulement leur fourrure, mais aussi la couche cornée de leur épiderme : le phoque moine de Méditerranée (*Monachus monachus*), le phoque moine hawaïen, l'éléphant de mer du Nord (réparti au nord-est de l'océan Pacifique) et l'éléphant de mer austral (subantarctique) (Kenyon & Rice 1959 ; Ling 1965a ; Gilmartin & Forcada 2009). L'éléphant de mer austral est la seule espèce qui renouvelle son épiderme dans un milieu subpolaire (et non tempéré ou tropical).

Chez l'éléphant de mer austral, la mue visible (perte des lambeaux d'épiderme auxquels sont accrochés les poils de l'ancienne fourrure ; **Figure 2**) dure environ deux semaines, les individus passant environ quatre semaines à jeûner à terre, sachant que le processus cellulaire de pousse du nouveau poil est plus long et dure environ 12 semaines (Laws 1956 ; Boyd et al. 1993 ; Ling 2012).

Le cycle d'activité folliculaire voit se succéder trois phases : 1) la phase anagène (pousse du poil) ; 2) la phase catagène (arrêt de la croissance du poil), de courte durée ; et 3) la phase télogène (phase de repos). La phase anagène est marquée par une prolifération cellulaire intense ainsi que la kératinisation du nouveau poil qui croît le long du canal du follicule pileux jusqu'à sortir à la surface de la peau. L'apparition du nouveau poil fait s'écailler la couche cornée de l'épiderme qui entraîne dans sa chute l'ancien poil auquel elle est attachée. Ce phénomène correspond à la mue particulière observée chez l'espèce. Lors de la phase catagène, le poil arrête sa croissance et est profondément ancré à la base du follicule pileux. C'est lors de la phase télogène que la couche superficielle de l'épiderme se lie au poil. Chez la femelle adulte, des follicules pileux sont observés actifs de mi-décembre à fin mars, voire possiblement jusqu'à fin avril, et au repos le reste de l'année. La plupart des femelles débiterait leur phase anagène entre début janvier et début février (Ling 2012). Lors de la phase anagène, la prolifération cellulaire s'accompagne d'une augmentation du flux sanguin au niveau cutané (Ling 1965a,b ; Williams & Worthy 2002 ; Hindell & Perrin 2009 ; Paterson et al. 2012).



Figure 2 : Eléphant de mer austral femelle adulte en cours de mue. Les lambeaux de couleur marron correspondent à l'ancien pelage accroché à la couche cornée de l'épiderme qui se détache. La peau révélée en-dessous, et non encore recouverte par le nouveau poil, apparaît grise.

Chez l'ensemble des différentes sous-populations de l'espèce (à deux semaines près), les juvéniles (mâles et femelles confondus) viennent muer sur la colonie juste après la fin de la phase de reproduction (novembre-décembre), suivis par les femelles adultes (janvier-février), puis les mâles (février-mars), les différentes classes d'âge et de sexe se superposant au début et à la fin de leur phases respectives (Condy 1979 ; Kirkman et al. 2003 ; Ling 2012 ; **Figure 3**). Plusieurs auteurs ont suggéré que l'organisation sociale par classe d'âge et de sexe pour l'occupation des colonies permettait d'augmenter le taux de survie par diminution des risques d'événements d'agression intraspécifique (Ling 1969 ; Condy 1979). En effet, l'éléphant de mer étant peu mobile à terre, former des colonies grégaires semble avantageux à partir du moment où il n'y a pas de prédateurs présents à terre. La surpopulation est de plus évitée par la ségrégation des classes d'âge et de sexe (Bartholomew 1970).

2.2. Déclencheurs et variations hormonales

Chez les Phocidés, les facteurs qui initieraient et contrôleraient le cycle de pousse et de renouvellement du pelage n'ont pas encore été clairement identifiés. Bien que leur rôle et les mécanismes associés ne soient pas encore parfaitement connus, la plupart des auteurs s'accorde pour dire qu'il y aurait un important facteur endogène, endocrinien, faisant intervenir notamment les hormones thyroïdiennes, mais aussi les stéroïdes surrénaliens et gonadiques, en lien avec les conditions thermiques environnementales et le statut nutritionnel (Ling 1970, 1972 ; Ashwell-Erickson et al. 1986 ; John et al. 1987 ; Ebling 1990 ; Yochem & Stewart 2009).

John et al. (1987) supposent que, chez le phoque du Groenland, le déroulement de la mue serait en effet sous influence hormonale, et notamment que ce serait un ratio thyronine (T3) : thyroxine (T4) élevé, constaté en pré-mue, qui serait à l'origine du déclenchement de celle-ci. Cependant, ils supposent que ces variations hormonales seraient, comme chez les oiseaux et mammifères terrestres saisonniers, contrôlées par la variation de la photopériode (soit la durée d'éclairement quotidien, ou longueur du jour) *via* l'axe hypothalamo-hypophysaire. Carrick et al. (1962a) considéraient aussi que la photopériode effectuait un contrôle essentiel sur le cycle annuel des éléphants de mer austraux. De même, Condry (1979) suppose que, chez l'éléphant de mer austral, l'augmentation de la durée du jour initierait l'arrivée à terre pour la reproduction, ainsi que la pousse du poil, et que la température ambiante associée au rayonnement solaire initierait l'arrivée à terre pour la mue. En effet, Condry (1979) suppose qu'une influence de la photopériode expliquerait la régularité du cycle de vie des éléphants de mer, ainsi que sa similarité parmi les différentes colonies.

Au cours de la mue, qui est à la fois une phase de croissance du poil et de jeûne, des modifications hormonales sont observées chez les Phocidés (**Tableau 2**). En effet, différentes études mettent en évidence une augmentation des hormones thyroïdiennes circulantes (T3 et T4), ainsi que du cortisol plasmatique (phoque commun : Riviere et al. 1977 ; Ashwell-Erickson et al. 1986 ; phoque du Groenland : John et al. 1987 ; phoque gris : Boily 1996 ; phoque annelé, *Pusa hispida* : Routti et al. 2010). L'augmentation de la concentration sérique en thyroxine (T4) serait notamment liée à la phase de pousse du poil, la concentration en T4 restant élevée en fin de mue, tandis que celle en T3 diminue comme en phase de pré-mue (Riviere et al. 1977 ; John et al. 1987). Chez le phoque commun et le phoque tacheté, la concentration en cortisol atteint un pic en milieu de mue et diminue en fin de mue (Ashwell-Erickson et al. 1986). Un « pattern » similaire semble être observé chez l'éléphant de mer du Nord (Crocker et al. 2013).

Espèce	Période	Variations hormonales	Référence
Phoque commun	Pousse du poil	T4 ↓ Cortisol ↗	Riviere et al. 1997
Phoque du Groenland	Pré-mue	T3 / T4 ↗	John et al. 1987
	mue	T3 et T4 ↗	
	Fin de mue	T4 reste ↗ T3 ↓	
Phoque commun et phoque tacheté	Pré-mue	T3 et T4 ↓	Ashwell-Erickson et al. 1986
	Début / milieu de mue	Cortisol ↗	
	Fin de mue (pousse du poil)	T3 et T4 ↗ Cortisol ↓	
Phoque gris	Mue	T4 ↗ (stade final)	Boily 1996
Phoque annelé	Mue	T3 et T4 ↗	Routti et al. 2010

Tableau 2 : Résumé des variations hormonales constatées chez les Phocidés au cours de la mue.

L'activité folliculaire débiterait 2-3 mois avant l'arrivée à terre des éléphants de mer pour la phase de mue (Ling 2012). La phase de reproduction retarderait la phase de mue chez les mâles et les femelles adultes, par effet inhibiteur principalement des œstrogènes, et dans une moindre mesure des androgènes, sur la pousse du poil (Laws 1956 ; Ling 1965a ; Davis 1963 ; Condy 1979). L'accouplement en fin de période de reproduction (fin de la lactation et ovulation) entraînerait la diminution des taux d'hormones sexuelles (haut taux d'œstrogènes lors de l'œstrus, qui diminue après fécondation), ce qui permettrait la mise en place de la mue (Condy 1979). Aucune hormone unique de contrôle de la pousse du poil n'a été mise en évidence. Cependant il semblerait que l'hormone de croissance, la somatotropine, joue un rôle dans la mise en place du cycle du pelage chez le jeune (Ling 1970).

Ling (1970) précise, en comparant différents cycles folliculaires, que la photopériode ne peut être le seul facteur environnemental contrôlant le déclenchement de la pousse du poil. En effet, dans ce cas, différentes espèces de Phocidés, et différentes classes d'âge au sein d'une même espèce, ne répondraient pas au même stimulus (diminution vs. augmentation de la durée du jour) en fonction de leur cycle de vie (mue en automne, en été ou au printemps). Ainsi, d'autres facteurs interviendraient dans la régulation du cycle du pelage, au sein du cycle de vie, chez les Phocidés. La température ambiante jouerait un rôle important dans la prolifération des cellules

épidermiques et la vitesse de mue (Feltz & Fay 1966 ; Ling 1972). De plus, la période et la durée des phases effectuées à terre dépendraient du statut nutritionnel pour chaque classe d'âge et de sexe (Ling 2012). En effet, il a été observé une mue retardée et diffuse chez des éléphants de mer juvéniles en malnutrition, ainsi qu'une mue post-natale retardée ou inversée (fourrure maintenue sur les extrémités non isolées par une couche de graisse sous-cutanée) chez de jeunes phoques gris et phoques du Groenland de faible condition corporelle, tandis que les jeunes bien développés et nourris mueaient plus rapidement (Ling 1970 ; Lydersen et al. 2000).

De plus, nous observons aussi une variation de la période de mue en fonction de l'âge et du statut reproducteur des individus, potentiellement liée à la masse ou à la condition corporelle. Il a été décrit que les éléphants de mer austraux femelles primipares viennent muer plus tôt sur la colonie que les multipares mais plus tard que les juvéniles, et il est supposé qu'il en est de même pour les femelles âgées qui n'auraient pas mis bas dans l'année. De plus, les femelles à la fois juvéniles ou en reproduction arrivent à terre de plus en plus tard pour muer en fonction de leur âge (Carrick et al. 1962a ; Ling 1970 ; Kirkman et al. 2003, 2004). Ainsi, à la fois le statut reproducteur et l'âge seraient corrélés à une arrivée à terre plus tardive. De même, Laws (1956) avait observé sur certaines colonies une arrivée plus tardive pour la mue des femelles plus âgées, et il suppose de plus que la durée de la mue augmenterait avec l'âge, et plus probablement avec la masse corporelle (les femelles plus âgées tendant à être aussi plus lourdes).

L'activité hormonale, modifiée au cours du jeûne de la mue, aurait une influence sur le métabolisme des Phocidés, donc sur les dépenses énergétiques. En effet, une activité hormonale augmentée entraînerait un taux métabolique plus élevé, donc une augmentation des dépenses énergétiques.

2.3. Coût énergétique : la nécessité d'être à terre

La mue est marquée, chez tous les Phocidés, comme chez le manchot, par une augmentation du temps passé à terre (Williams & Worthy 2002 ; Burns 2009 ; Paterson et al. 2012). En effet, le renouvellement du pelage, voire de l'épiderme chez l'éléphant de mer et le phoque moine, entraîne une augmentation du flux sanguin périphérique, notamment pour maintenir une température superficielle élevée (Ashwell-Erickson et al. 1986 ; Williams & Worthy 2002 ; Hindell & Perrin 2009 ; Paterson et al. 2012). Paterson et al. (2012) ont montré que les pertes thermiques atteignaient un pic au milieu de la mue chez le phoque commun. Or, l'eau est un milieu avec une conductivité thermique (soit la capacité d'un matériau à transférer la chaleur) 25 fois supérieure à celle de l'air (Dejours 1989 ; Iverson 2009 ; Castellini 2009). Ainsi, muer dans l'eau entraînerait d'importantes pertes thermiques qui devraient être compensées par une importante production de chaleur métabolique, soit un coût énergétique élevé, d'où la nécessité de venir muer à terre pour économiser de l'énergie et la réallouer au déroulement de la mue (Boily 1995 ; William & Worthy 2002 ; Hindell & Perrin 2009 ; Paterson et al. 2012). La nécessité de sortir de l'eau pour muer est mise en évidence par le comportement du phoque tacheté : bien que l'espèce soit normalement observée échouée seulement sur la banquise, les individus qui muent tardivement au printemps finissent tout de même de muer à terre après la débâcle (Burns 2009).

Chez certaines espèces, comme les éléphants de mer, la mue passée à terre entraîne une phase de jeûne (à la fois alimentaire et hydrique) plus ou moins longue. Pendant cette période, les éléphants de mer puisent leur énergie dans leurs réserves sous forme de graisse sous-cutanée. La mue chez l'éléphant de mer austral adulte femelle entraîne une perte de masse de 3-5 kg.j⁻¹ (4,7 kg.j⁻¹ en moyenne ; 10,0 g.kg⁻¹.j⁻¹), soit un coût équivalent à la moitié du coût de la lactation (Worthy et al. 1992 ; Boyd et al. 1993 ; Hindell et al. 1994 ; Carlini et al. 1999). Le jeûne fait partie intégrante du cycle de vie des éléphants de mer. Le jeûne prolongé est permis par leur capacité à utiliser les lipides de la couche de graisse sous-cutanée (formée par d'intenses périodes de recherche alimentaire en mer) comme réserve énergétique et d'épargner leurs réserves protéiques (Crocker & Costa 2009). Les protéines ne contribueraient en moyenne qu'à 1-6% de l'apport énergétique au cours du jeûne. En effet, dès le jeûne post-natal, une accumulation de corps cétoniques (issus de la dégradation des lipides et supposés contribuer au métabolisme énergétique) est observée chez le jeune sevré (éléphant de mer, phoque gris, phoque de Weddell), mais à un niveau inférieur à celui trouvé chez des espèces non adaptées à jeuner, et en-dessous du seuil de cétose, puis qui diminue à la fin du jeûne (Castellini & Costa 1990). Cette adaptation se mettrait en place dès le plus jeune âge, avec une faible concentration en insuline et

un ratio insuline/glucagon bas observés chez le juvénile (Kirby & Ortiz 1994). De même, les femelles diminueraient leur sensibilité à l'insuline au cours de la lactation (Crocker & Costa 2009). Chez les Pinnipèdes, au cours d'un jeûne prolongé, les acides gras non estérifiés (AGNE) couvrent la majorité des besoins énergétiques. En effet, une augmentation des AGNE a été mise en évidence chez certaines espèces à jeun, à un niveau plus élevé que les autres espèces animales (Houser et al. 2007). Une augmentation du glycérol plasmatique a aussi été constatée, comme substrat disponible pour la néoglucogenèse (Crocker & Costa 2009). Chez l'éléphant de mer austral femelle, la mue entraîne une perte de masse composée à 33% de lipides et seulement 16% de protéines (Boyd et al. 1993). Comme la masse maigre contribue majoritairement au taux métabolique, cette adaptation d'oxydation des lipides permet aux individus de subir de grandes variations de masse corporelle en variant peu leur métabolisme basal (Rea & Costa 1992 ; Costa 2009).

Chez certaines espèces de Phocidés, le taux métabolique chute au cours de la mue (bien que restant supérieur à celui prédit pour un mammifère terrestre de même masse), *a priori* en lien avec une diminution de l'activité physique une fois à terre, voire au jeûne (éléphant de mer du Nord : Worthy et al. 1992 ; phoque commun et phoque tacheté : Ashwell-Erickson et al. 1986 ; Rosen & Renouf 1998). Une baisse du taux métabolique au repos, constatée lors de phases de jeûne, permettrait aux individus d'économiser de l'énergie (Worthy 1987 ; Rea & Costa 1992). Cependant, chez l'éléphant de mer austral, le taux métabolique au cours de la mue est 2 à 3 fois supérieur au taux métabolique au repos (Slip et al. 1992a ; Boyd et al. 1993).

3. Le modèle éléphant de mer austral : écologie et cycle de vie

L'éléphant de mer austral est l'une des 18 espèces actuelles de la famille des Phocidés (*Phocidae*, Gray 1821), issue du clade monophylétique des Pinnipèdes (*Pinnipedia*, Illiger 1811) regroupant des mammifères marins semi-aquatiques de l'ordre des *Carnivora*. Les éléphants de mer font partie de la sous-famille des *Monachinae* (Trouessart 1897) soit des espèces de répartition australes (tropicales, subtropicales, antarctiques et subantarctiques). Les Phocidés se seraient diversifiés en Atlantique Nord au début du Miocène (il y a 18 Ma ; Deméré et al. 2003). Les *Monachinae* seraient apparus au milieu du Miocène (15 Ma) en Amérique du Nord et en Europe. La divergence entre les éléphants de mer (*Mirounga spp.* ; Linnaeus 1758) et les autres espèces de phoques antarctiques (tribu Lobodontini) remonterait à 10 Ma, tandis que les deux espèces d'éléphants de mer divergeraient d'un ancêtre commun datant d'il y a 10 000 ans, au

Pléistocène, et sont géographiquement séparés actuellement de 8 000 km entre leurs aires de répartition respectives (Higdon et al. 2007 ; Hindell & Perrin 2009 ; **Figure 3**).

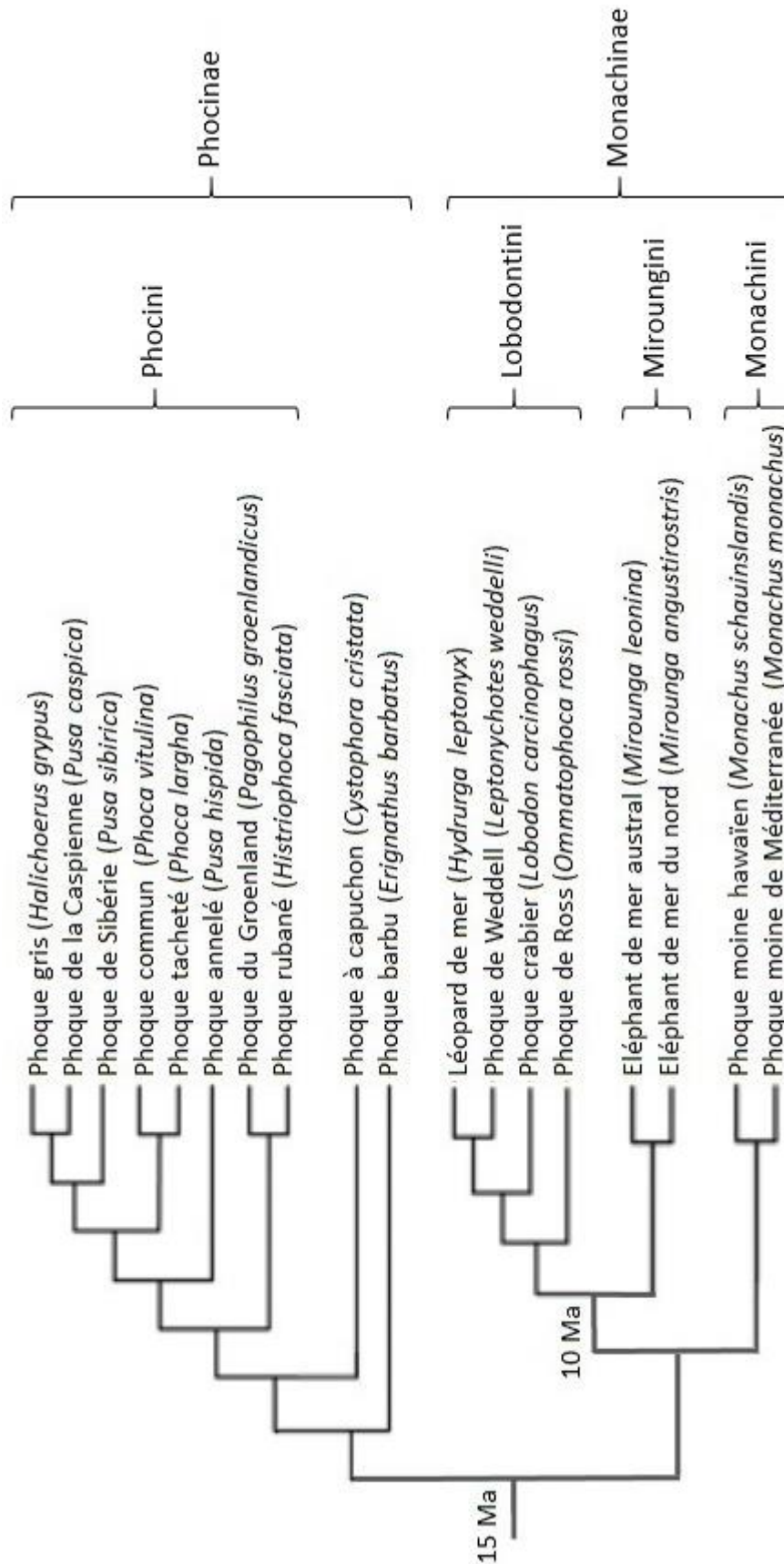


Figure 3 : Arbre phylogénétique des différentes sous-familles et espèces de la famille des Phocidés (*Mammalia, Carnivora* ; Davis et al. 2004 ; Arnason et al. 2006 ; Fulton & Strobeck 2010)

Les éléphants de mer sont les plus gros des phoques et présentent le dimorphisme sexuel le plus marqué (Ling & Bryden 1981 ; McGinnis & Schusterman 1981), les mâles (jusqu'à 4 m de long, pesant jusqu'à 2,3 tonnes pour *M. angustirostris* et 3,7 tonnes pour *M. leonina*) étant 8 à 10 fois plus lourds que les femelles (400-800 kg) (Martin & Reeves 2002 ; Hindell & Perrin 2009). Leur nom provient de la protubérance nasale développée chez les mâles adultes. L'éléphant de mer austral a une aire de répartition circumpolaire subantarctique et plus élargie que l'espèce boréale (Ling & Bryden 1992 ; Lewis et al. 2006 ; Biuw et al. 2007 ; Hindell & Perrin 2009). L'espèce se divise en quatre populations génétiquement différentes et nommées d'après la localisation de leurs principales colonies insulaires respectives : dans l'Océan Pacifique Sud (île Macquarie), l'Atlantique Sud (Géorgie du Sud), au Sud de l'Océan Indien (îles Kerguelen), et sur la Péninsule Valdès en Argentine (Slade et al. 1998 ; Hoelzel et al. 2001 ; **Figure 4**). Les éléphants de mer ont été chassés et exploités en grand nombre pour leur graisse au cours des XIX^{ème} et XX^{ème} siècles, réduisant fortement leur effectif. Actuellement, tandis que la population d'éléphant de mer du Nord est en augmentation, l'éléphant de mer austral subit un déclin de ses populations de l'Océan Pacifique Sud et de l'Océan Indien. La population d'Atlantique Sud reste stable voire tend à augmenter. La population totale d'éléphant de mer austral a été estimée à 640 000 individus en 2000 (Hindell & Perrin 2009). McMahan et al. (2005) supposent que ce déclin serait dû à de faibles changements dans les taux de survie et de fécondité de l'espèce. Les hypothèses les plus probables seraient liées à une baisse de disponibilité alimentaire engendrée par des compétitions interspécifiques ou par des variations environnementales (McMahan et al. 2005 ; Pistorius et al. 2005). En effet, le Courant circumpolaire antarctique et l'association du El Niño et de l'Oscillation australe (ENSO) entraînent des anomalies de pression atmosphérique et de températures marines dans l'hémisphère Sud, respectivement tous les 4 et 7-8 ans, ce qui impacte la disponibilité en krill, le réseau trophique qui en découle étant également modifié (White & Peterson 1996 ; Allan et al. 1996 ; Priddle et al. 1998 ; Murphy & Reid 2001 ; McMahan et al. 2005).

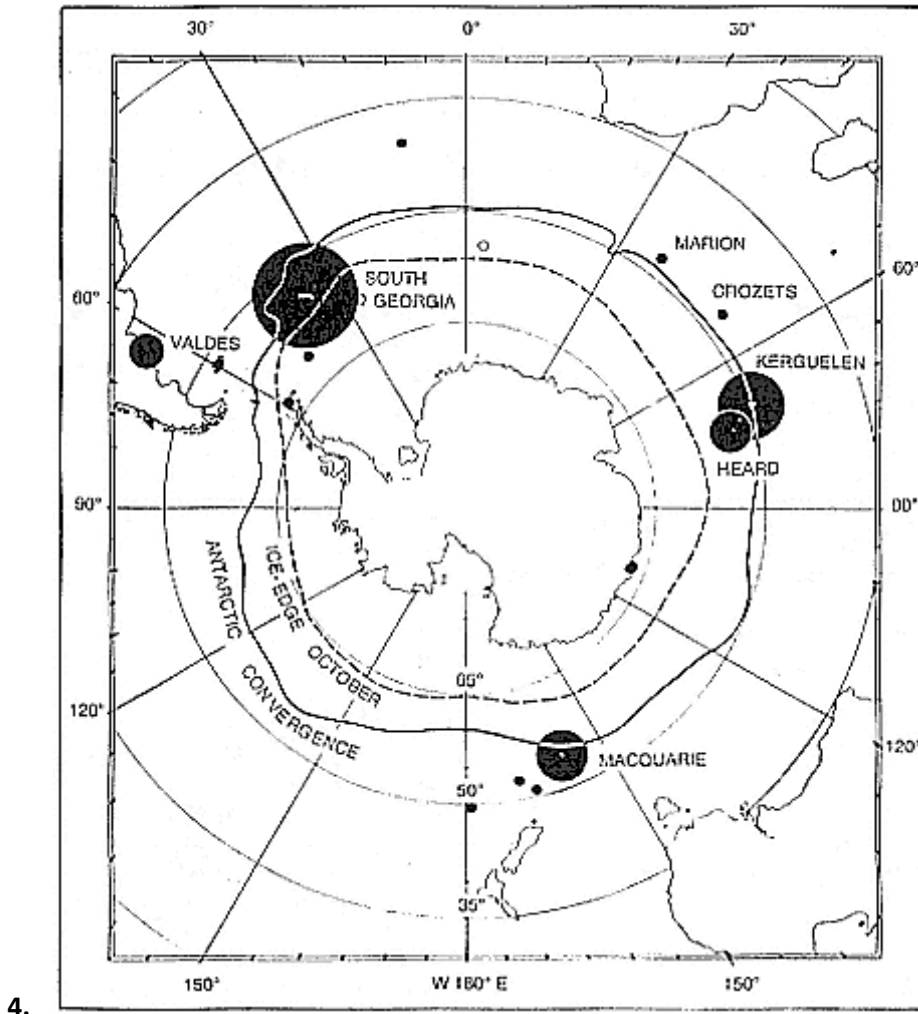


Figure 4 : Distribution circumpolaire des sous-populations d'éléphant de mer austral (*Mirounga leonina*) en régions subantarctiques. L'aire des disques est proportionnelle à l'effectif pour des populations > 5 000 individus (Stewart et al. 1994).

Les éléphants de mer austraux vivent en moyenne jusqu'à 23 ans, les femelles vivant en moyenne plus longtemps que les mâles, ce qui pourrait être lié à un coût de la reproduction plus important chez le mâle (Hindell & Little 1988 ; Hindell 1991 ; Galimberti & Boitani 1999 ; Boyd 2009). Ils se nourrissent principalement de céphalopodes et de mictophidés vivant en profondeur (Rodhouse et al. 1992 ; Daneri & Carlini 2002 ; van den Hoff et al. 2003). Cependant, leur régime alimentaire est encore mal connu. En effet, du fait de leurs longues migrations en mer, leur contenu stomacal est quasiment entièrement digéré lorsqu'ils arrivent à terre où il peut être étudié. Les femelles peuvent être sexuellement mûres dès l'âge de 3 ans mais ne mettent bas en moyenne qu'à partir de 4-5 ans (Laws 1960 ; McCann 1980, 1981).

3.1. Les phases de reproduction et de mue

La saison de reproduction a lieu de septembre à novembre (Carrick et al. 1962a ; Le Boeuf & Petrinovich 1974 ; Figure 5). Les mâles arrivent en premier sur la colonie, entre fin août et début septembre, où ils vont rester à terre pendant 2-3 mois (Le Boeuf 1974 ; Wilkinson & Bester 1990). Ils sont suivis deux semaines plus tard par les femelles. Les femelles expriment un comportement grégaire, se regroupant en grand nombre sur leur colonie de naissance, formant des « harems ». Le comportement de fidélité au site de naissance est moins prononcé chez les mâles qui se dispersent davantage (Lewis et al. 1996 ; Fabiani et al. 2006). Dès leur arrivée à terre, les mâles expriment un comportement très agressif et se battent, parfois de façon sanglante, pour déterminer une hiérarchie et obtenir l'accès aux femelles (Le Boeuf 1974 ; Wilkinson & Bester 1990). Les mâles sont sexuellement matures à 5-6 ans mais n'auront accès à la reproduction au sein d'un « harem » en moyenne qu'à partir de 9-12 ans (le mâle dominant est alors appelé « pacha »). Les femelles mettent bas à terre, sur leur colonie de naissance, quelques jours après leur arrivée, la mise bas ayant lieu avant l'accouplement (Le Boeuf & Peterson 1969 ; Le Boeuf 1974 ; McCann 1980, 1981 ; Reiter et al. 1981). Les femelles restent auprès de leur jeune pour l'allaiter pendant 23-25 jours (Carrick et al. 1962a). Le lait produit par les femelles est composé à 47% de matières grasses (Bowen et al. 2009). Les femelles mettent au monde un seul jeune, de 40 kg, qui aura atteint une masse de 120 kg trois semaines plus tard. A la fin de la lactation, les femelles entrent en œstrus et s'accouplent à terre avec le mâle dominant (ou « alpha ») juste avant de repartir en mer, ce qui entraîne le sevrage du jeune (Laws 1956 ; Le Boeuf et al. 1972). L'avantage évolutif de se reproduire avec un grand nombre de femelles serait à l'origine de la sélection des caractères sexuels secondaires chez le mâle (dimorphisme sexuel important) et de la stratégie d'accouplement à terre (Hindell & Perrin 2009). Certains auteurs ont décrit que l'implantation embryonnaire n'avait lieu qu'une fois la mue complétée, une phase essentielle du cycle de vie (Laws 1956). Cependant, Ling (2012) a observé des femelles en fin de mue chez qui l'implantation avait déjà eu lieu. Ainsi, la finalisation de la mue ne serait pas un facteur indispensable à l'implantation de l'embryon.

Les éléphants de mer (adultes et juvéniles) rejoignent de nouveau leur colonie de naissance pour la mue, environ deux mois après la fin de la phase de reproduction pour les femelles (Hindell & Little 1988 ; Le Boeuf et al. 1988 ; Lewis et al. 1996 ; Setsaas et al. 2008). Les éléphants de mer resteront à terre pendant un mois, le temps de compléter le processus de la mue (*cf.* chapitre 1.3.2 ci-dessous ; Laws 1956 ; **Figure 5**).

3.2. Le jeûne

Le jeûne fait partie intégrante du cycle de vie des éléphants de mer (Bartholomew 1970). Lors de la phase de reproduction, les femelles jeûnent pendant la lactation, au cours de laquelle elles perdent 8 à 10 kg.j⁻¹, soit près de 35% de leur masse en trois semaines (Carlini et al. 1999, 2004). Le jeûne permet de réallouer l'énergie économisée (normalement dédiée à la recherche alimentaire) à la production d'un lait riche en énergie et ceci sur une courte durée, permettant un sevrage précoce du jeune (Costa et al. 1986). Au cours du jeûne, les femelles puisent dans leurs réserves énergétiques sous forme de graisse sous cutanée (Laws 1956 ; Costa 1993). Les réserves adipeuses participeraient à plus de 90% des besoins énergétiques et 30-40% de la perte de masse corporelle totale (Boyd et al. 1993 ; Worthy et al. 1992).

Pour subvenir à leurs besoins et leurs dépenses à terre, les éléphants de mer nécessitent l'accumulation de grandes réserves énergétiques. Pour cela, ils doivent être capable de stocker efficacement des graisses et d'économiser leur énergie une fois à terre (Laws 1953 ; Le Boeuf et al. 1988).

3.3. La recherche alimentaire en mer

Les éléphants de mer austraux passent près de 80% de leur temps en mer pour se déplacer, chasser et se reposer ne remontant que 2-3 min à la surface entre deux plongées (Carrick et al. 1962b ; Le Boeuf et al. 1988 ; McConnell et al. 1992 ; Campagna et al. 1995 ; Hindell & Perrin 2009). Ils sont d'excellents plongeurs, voire les meilleurs parmi les Phocidés, plongeant en moyenne jusqu'à 400-600 m de profondeur pendant 19-33 minutes, et jusqu'à un maximum de 1500 m pendant 120 min (Stewart & DeLong 1990 ; Hindell et al. 1991a ; Campagna et al. 1999 ; Stewart et al. 2009). Au cours des deux phases de recherche alimentaire séparant les phases de reproduction et de mue, les éléphants de mer plongent continuellement, effectuant jusqu'à 60-80 plongées par jour. Ils parcourent plusieurs centaines de kilomètres, les mâles migrant davantage vers le Sud, en direction d'aires d'alimentation proches de la côte atlantique, tandis que les femelles s'alimentent plus au Nord en eaux profondes (McConnell et al. 1992).

Entre la fin de la lactation et le début de la mue, les éléphants de mer effectuent une première phase de recherche alimentaire en mer d'environ deux mois pour reformer leurs réserves sous forme de graisse sous cutanée (Le Boeuf et al. 1988 ; Boyd et al. 1993). Au cours de cette période, la chasse entraîne chez les femelles un gain de masse de $1,5-2,2 \text{ kg.j}^{-1}$ (Boyd et al. 1993 ; Carlini et al. 1999). Cet apport couvre 30-80% de la perte de masse associée à la lactation, et permet de couvrir les dépenses énergétiques associées à la mue (Boyd et al. 1993 ; Carlini et al. 1999). Entre la fin de la mue et le début de la phase de reproduction (la mise bas), les femelles retournent en mer pendant 8 mois (**Figure 5**). Pendant cette deuxième phase en mer, la recherche alimentaire engendre un gain de masse similaire à celui observé lors de la première phase (environ $1,5 \text{ kg.j}^{-1}$). Contrairement au premier gain de masse qui est corrélé à la perte de masse au cours de la lactation, le second gain de masse n'est pas fonction de la masse corporelle de fin de mue. Carlini et al. (1999) supposent ainsi que le second gain de masse pourrait être lui aussi influencé par le coût de la précédente phase de reproduction.

L'un des challenges du cycle de vie des espèce semi-aquatiques telles les Phocidés ou les manchots, et plus particulièrement dans notre cas des éléphants de mer, alternant des périodes de recherche alimentaire en mer et des phases de jeûne à terre, est donc la gestion des réserves énergétiques en fonction des dépenses requises.

La plupart des travaux ayant étudié la mise en place des différentes adaptations chez le jeune Phocidé au cours du sevrage (adaptation hormonale au jeûne et mise en place des mécanismes de thermorégulation), nous disposons encore de peu de connaissances sur les contraintes associées au déroulement de la mue chez les Phocidés adultes. Nous pouvons ainsi nous demander quels sont les mécanismes des adaptations, à la fois physiologiques et comportementales, adoptées à terre pendant la mue.

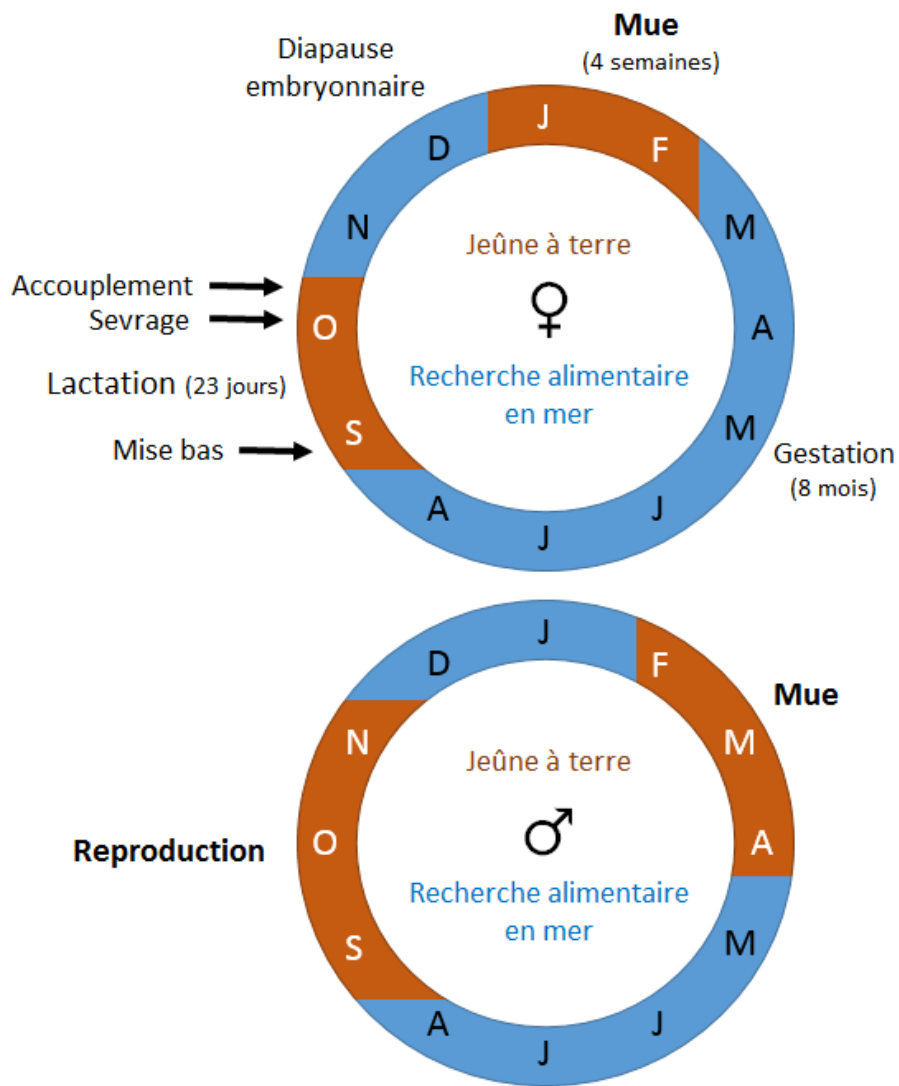


Figure 5 : Cycle de vie des éléphants de mer austraux (*Mirounga leonina*) adultes, mâles et femelles (colonie de Kerguelen), alternant les phases de reproduction et de mue, à terre (en marron), avec deux phases de recherche alimentaire en mer (en bleu).

Encadré 3 : Evolution des traits d'histoire de vie chez les Phocidés (Boyd 2009 ; Bowen et al. 2009).

L'évolution des traits d'histoire de vie des Phocidés est influencée par la nécessité d'équilibrer leur balance énergétique (gains et réserves énergétiques vs. les dépenses). La distribution des Phocidés est dépendante de leur besoin d'avoir accès à un substrat solide pour mettre bas à terre et muer. Cette nécessité découle de leur ancêtre commun d'origine terrestre, lié aussi à la naissance d'un nouveau-né qui ne possède pas encore les capacités thermorégulatrices suffisantes pour évoluer dans l'eau froide. Or, les adultes se nourrissent en plongeant en eau relativement profonde en fonction des espèces, d'où le besoin de s'éloigner des sites de colonies. Cette division spatiale des ressources dans l'environnement marin, ainsi que la grande variabilité temporelle de leur disponibilité (débâcle de la banquise, cycles de productions primaire et secondaire autour des pôles), a entraîné la mise en place de différentes stratégies, tel le jeûne au cours de la phase de lactation, possible chez les espèces de plus grande taille, disposant de suffisamment de réserves énergétiques. Ces contraintes ont induit l'adoption d'une reproduction saisonnière et grandement synchronisée (soit un cycle annuel de reproduction).

Bien que nos connaissances sur l'écologie des Phocidés aient grandement progressé au cours des dernières décennies (notamment sur les mécanismes de lactation, d'accouplement et de plongée), peu de choses sont encore connues, notamment sur l'importance de leur rôle écologique potentiel (en tant que grands prédateurs) sur les écosystèmes marins.

4. Objectifs et hypothèses de travail

Dans cette étude, nous nous intéressons plus particulièrement à l'éléphant de mer austral (*Mirounga leonina*) pour étudier les adaptations comportementales et physiologiques adoptées à terre au cours de la mue. En effet, l'éléphant de mer austral est le plus grand Phocidé actuel et représente la seule espèce renouvelant à la fois son pelage et la couche superficielle de son épiderme, ceci lors d'une mue de courte durée passée à terre, *a priori* à jeun et dans un milieu subpolaire. De plus, il fait aussi partie des rares espèces de Phocidés pour qui une élévation du taux métabolique est constatée au cours de la mue et chez qui un comportement social d'agrégation est observé à cette même occasion. Ainsi, il semble constituer un modèle unique pour étudier les contraintes thermiques subies à terre au cours de la mue chez ces espèces, et les stratégies individuelles mises en place, dont l'hypothèse d'une éventuelle utilisation de la thermorégulation sociale.

Du fait du dimorphisme sexuel prononcé chez cette espèce, de la ségrégation de genre pour la période de la mue et du nombre supérieur d'études réalisées chez les femelles adultes comparées aux mâles, nous nous limiterons dans notre travail à l'étude des femelles. L'étude de l'énergétique du cycle de vie chez la femelle présente de plus des aspects différents à prendre en compte, tel le statut reproducteur (coût de la lactation et ovo-implantation différée pour reprise de la gestation post-mue).

Notre approche se divise en trois parties, définies par trois objectifs détaillés ci-dessous :

OBJECTIF 1 : Etude du comportement (utilisation de l'habitat et déplacements) des éléphants de mer adultes femelles à terre pendant la mue

- a) Etudier d'une part, au niveau populationnel, l'influence des variations météorologiques locales sur la sélection de l'habitat. Etudier d'autre part, au niveau individuel, l'influence du stade de mue (début/milieu/fin), des variations météorologiques locales et de la condition corporelle sur l'utilisation de l'habitat et les déplacements à terre.
- b) Etudier les patrons de déplacements et quantifier les distances parcourues à terre au cours de la mue.
- c) Etudier les stratégies individuelles comportementales en fonction de la condition corporelle.

Nous nous attendons à ce que les éléphants de mer soient sensibles aux variations environnementales locales rencontrées à terre et adaptent leur comportement en conséquence (mouvements à terre et sélection de l'habitat). Sachant que les contraintes thermiques des individus évolueraient au cours de la mue et en fonction de leur condition corporelle, nous supposons que si différents habitats offrent différents environnements thermiques, alors le choix de l'habitat, et donc les mouvements entre habitats, seront influencés par le stade de mue, les variations météorologiques locales et la condition corporelle des individus. Basé sur les précédentes observations sur le terrain, nous nous attendons notamment à ce que les souilles soient sélectionnées de préférence lors du pic de mue, *a priori* lié au fait qu'elles soient thermiquement avantageuses (représentant des bains « tièdes » de boue). De même, nous supposons que les déplacements seront limités au cours du pic de la mue. Nous émettons aussi l'hypothèse que les déplacements à terre seront augmentés lors des jours de conditions défavorables et pour des individus de moins bonne condition corporelle.

OBJECTIF 2 : Etude du comportement d'agrégation des éléphants de mer adultes femelles au cours de la mue comme stratégie d'économie d'énergie par thermorégulation sociale

- a) Etudier l'évolution des contraintes thermiques (pertes thermiques) au cours de la mue (en fonction du stade de mue).
- b) Etudier l'influence à la fois du stade de mue et des conditions environnementales (type d'habitat et variations météorologiques) sur le comportement d'agrégation.
- c) Déterminer des différences environnementales thermiques entre les différents types d'habitat. Etudier l'utilisation préférentielle du comportement d'agrégation en fonction du type d'habitat.
- d) Etudier l'influence du comportement d'agrégation sur la température corporelle (ajustement de la température corporelle), voire sur la dépense énergétique (perte de masse au cours de la mue). Evaluer si le comportement d'agrégation favorise la mue.

Nous supposons que l'élévation du taux métabolique observée chez l'éléphant de mer austral en mue serait liée à un coût plus élevé chez cette espèce du maintien de la température corporelle à terre, du fait d'une mue drastique effectuée dans un milieu froid, humide et venteux. Nous émettons donc l'hypothèse que le comportement d'agrégation observé à terre chez cette espèce au cours de la mue est une stratégie d'économie d'énergie par thermorégulation sociale visant à diminuer les pertes thermiques des individus. Le comportement d'agrégation permettrait aux éléphants de mer de moduler leur température corporelle pour diminuer les dépenses énergétiques liées à la thermorégulation et accélérer le processus de mue dans le but de diminuer le temps passé à jeûner à terre, donc de réduire la perte de masse engendrée par la phase de mue.

Ainsi, nous nous attendons à ce que les pertes thermiques des individus soient maximisées au plus fort de la mue. Nous supposons que les éléphants de mer, sensibles aux variations thermiques, adapteraient leur comportement d'agrégation en conséquence, en fonction du stade de mue, du type d'habitat et des conditions météorologiques. Nous émettons l'hypothèse que les éléphants de mer s'agrègeraient en plus grand nombre au pic de la mue et lorsque les conditions météorologiques se dégradent. De plus, nous nous attendons à ce que les souilles soient thermiquement avantageuses et sélectionnées comme l'habitat principal d'expression du comportement d'agrégation.

OBJECTIF 3 : Etude de la physiologie et de l'énergétique de la mue des éléphants de mer adultes femelles, et influence du comportement d'agrégation

- a) Evaluer et valider l'utilisation des méthodes employées sur le terrain (mesures massiques et morphométriques, fréquence cardiaque, bio-impédancemétrie) pour déterminer la dépense énergétique chez cette espèce au cours de la mue.
- b) Déterminer les variations hormonales (cortisol et hormones thyroïdiennes) au cours de la mue et estimer le taux métabolique des femelles en mue.
- c) Etudier l'influence du comportement d'agrégation sur les dépenses énergétiques.

Au cours de notre étude, nous avons mis en place de nouvelles méthodes de récolte de données sur le terrain (implantation d'enregistreurs d'électrocardiogramme, mesures prospectives d'impédance) que nous supposons prometteuses pour le suivi à la fois comportemental, physiologique et énergétique des éléphants de mer en mue.

Nous nous attendons à observer un taux métabolique élevé chez les femelles en mue. Nous supposons que cette élévation serait en partie liée à une activité hormonale augmentée (en cortisol et hormones thyroïdiennes : dû au jeûne et à la pousse du poil). Nous nous attendons ainsi notamment à ce que les taux hormonaux soient élevés au cours de la mue.

Nous émettons l'hypothèse que le comportement d'agrégation, en tant que stratégie d'économie d'énergie par thermorégulation sociale, permettrait de diminuer les dépenses énergétiques (par diminution des pertes thermiques), d'où de minimiser le taux métabolique, tout en favorisant la mue. En effet, nous supposons que l'énergie économisée par agrégation serait réallouée au déroulement de la mue.

II. APPROCHE EXPERIMENTALE

Matériels et Méthodes



II. MATERIELS ET METHODES

Dans ce chapitre nous rappelons succinctement les matériels et méthodes employés dans cette étude et détaillés dans les articles correspondants.

L'ensemble des données de l'étude provient de cinq campagnes de terrain annuelles qui ont eu lieu entre 2012 et 2017 (pas de campagne en 2013) au cours de la saison de mue des femelles adultes (de début janvier à fin février ; **Tableau 3**), sur la colonie d'éléphants de mer de Pointe Suzanne à Kerguelen (Terres australes et antarctiques françaises ; 49°26'16''S / 70°26'16''E). Le site a été divisé en trois types d'habitat basé sur le type de substrat : la plage (roche), l'herbe et les souilles (boue ; **Figure 6**). Les paramètres météorologiques, comprenant la température de l'air, du sol (°C), l'humidité relative (%), l'insolation (ou l'ensoleillement ; W.m⁻²), la vitesse (m.s⁻¹) et la direction du vent, ainsi que les précipitations (mm), étaient relevés toutes les 30 min sur le site par une station temporaire fixe (MiniMet, Skye Instruments Ltd ; 49°26'18''S / 70°26'31''E ; **Figure 7**).

Session (année)	Dates	Comptages populationnels (jours)			Nombre de femelles mesurées et équipées									
		Transects		Quadrats	capturées recapturées	GPS	température stomacale	fréquence cardiaque	échographie	impédancemétrie	Observations (jours)	Suivi (jours)		
		T1 herbe	T2 plage	Q "souilles"									Q' (3 habitats)	
2012	du 18/01/2012 au 19/02/2013	30	30	14	/	22	12	7	0	0	0	0	5,7 ± 3,3	13,7 ± 3,7
2014	du 29/12/2013 au 01/03/2014	39	40	33	16	27	21	11	3	0	0	0	5,2 ± 2,9	8,6 ± 3,3
2015	du 22/12/2014 au 15/01/2015	11	11	12	11	7	7	2	2	1	7	8	1,3 ± 0,5	4,1 ± 1,0
2016	du 22/01/2016 au 27/02/2016	18	18	18	18	16	13	3	4	1	8	6	4,5 ± 1,6	6,1 ± 1,9
2017	du 23/12/2016 au 19/02/2017	/	/	/	/	33	25	/	/	6	(5)	/	/	7,1 ± 2,3

Tableau 3 : Détails des jours de comptages populationnels, de suivis et d'observations individuels, ainsi que du nombre de captures/recaptures et d'équipements associés, en fonction des campagnes de terrain annuelles. Ne sont précisées que les données traitées et analysées (par exemple, en 2017, plus de 5 individus ont été échographiés).



Figure 6 : Présentation des trois types d'habitat basé sur leur substrat : plage ou roche ± algues (A), herbe (B) et les souilles ou terre/boue (C).

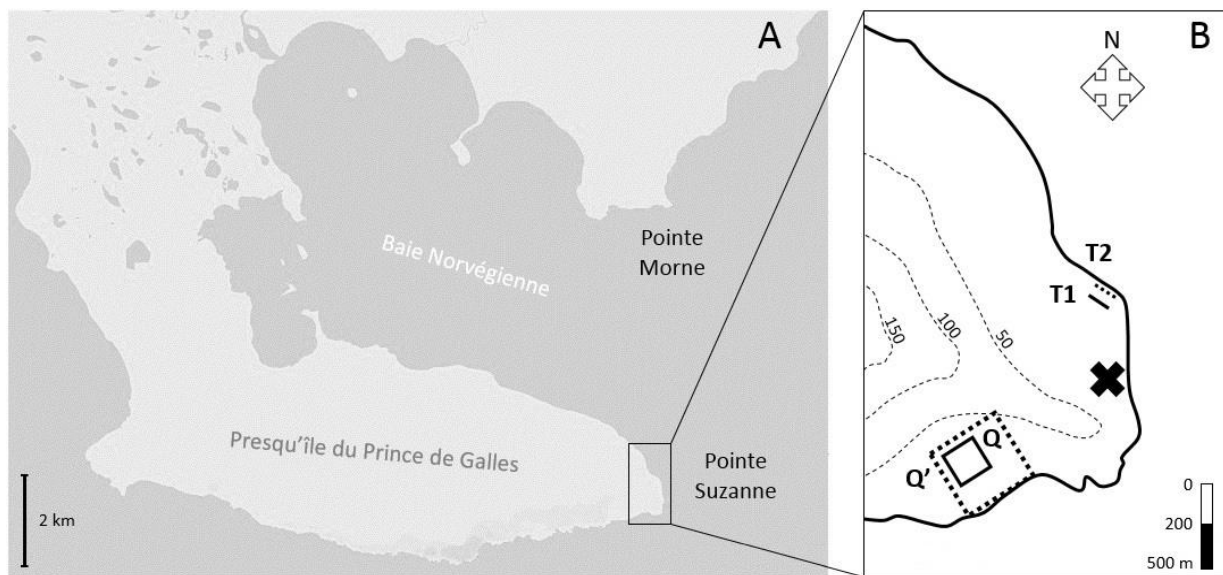


Figure 7 : Carte de l'Est de Kerguelen situant Pointe Suzanne et Pointe Morne (A) et topographie du site d'étude à Pointe Suzanne (B). Les lignes de niveau (m) sont représentées en pointillés gris, avec T1 le transect sur herbe, T2 sur plage, Q le quadrat sur les souilles et Q' regroupant les trois types d'habitat. La croix marque l'emplacement de la station météorologique temporaire fixe.

1. Comptages populationnels : densité, sélection de l'habitat, « patterns » d'agrégation et conditions environnementales

- Deux transects et un quadrat ont été mis en place dès 2012 sur les différents types d'habitat (**Articles 1 et 2**), ainsi qu'un deuxième quadrat regroupant les trois types d'habitat à partir de 2014 (**Article 1 ; Figure 7**), pour des relevés quotidiens de la présence des femelles éléphant de mer, de l'avancement de leur mue (**Article 1**) et de leur comportement d'agrégation, associés à des photographies numériques et infra-rouges (ThermaCAM® P25, $\pm 2^{\circ}\text{C}$, FLIR Systems ; **Article 2**) et des paramètres météorologiques locaux (N = 99-100 jours de comptage sur transects et N = 45-78 sur quadrats, entre 2012-2016 ; **Tableau 3**).
- Le stade de mue est défini visuellement en fonction du pourcentage de surface d'ancienne peau déjà mué : début de mue ou stade initial (0-40%), milieu de mue (50-80%) et fin de mue (90-100% ; **Figure 8 ; Articles 1 et 2**).



Figure 8 : Exemples de femelles observées en début de mue (A), milieu de mue (B) et fin de mue (C).

- Le comportement d'agrégation étudié comprend 3 paramètres : le taux d'agrégation (nombre d'individus agrégés / nombre d'individus total), la taille des agrégations (en nombre d'individus), et le rapport C/P (nombre d'individus situés au centre de l'agrégation / nombre d'individus en périphérie de l'agrégation ; **Article 2**).
- La température de l'air, du sol (°C), l'humidité relative (%), l'insolation ($W.m^{-2}$), la vitesse ($m.s^{-1}$) et la direction du vent, ainsi que la présence ou non de pluie étaient relevés à chaque début de comptage sur transect ou quadrat (Kestrel 3000 Pocket Weather Meter ; pyranometer SKS111, Skye Instruments Ltd). Pour étudier l'influence de la météorologie sur la sélection de l'habitat, les variations journalières ont été analysées par une Analyse en Composante Principale (ACP ; `dudi.pca`, package `ade4`, R) à partir des données météorologiques du quadrat Q'. Deux composantes principales (fonctions linéaires de la température de l'air, de l'humidité relative, de l'insolation et de la vitesse du vent), prenant en compte 76% de la variation météorologique journalière, ont été calculées. A partir de la médiane respective de ces deux composantes, nous avons établi un facteur météorologique binaire différenciant des jours de « beaux temps » (chauds, secs, ensoleillés et sans vent), des jours de « mauvais temps » (froid, humide/pluvieux, couverts et venteux ; **Article 1**).
- Les températures moyennes de surface (sur l'ensemble des corps visibles agrégés : T_{agreg} ; ou au point d'insertion de la nageoire latérale par individu : $T_{nageoire}$ (°C)) ont été relevées pour chaque agrégation à partir du traitement des photographies infra-rouges ($\pm 0,1^{\circ}C$; ThermaCAM® Researcher Pro 2.10, FLIR Systems ; **Article 2**). Le gradient de température (ΔT), prenant en compte la variabilité de la température de l'air (T_{air}), et corrélé aux flux thermiques (Schmidt-Nielsen 1997), a été calculé pour l'analyse statistique des données : $\Delta T_{agreg, nageoire} = T_{agreg, nageoire} - T_{air}$ (°C). La température corporelle moyenne de surface (sur

l'ensemble du corps ; T_{corps}), des individus non identifiés observés lors des comptages populationnels, a été estimée à partir de T_{nageoire} : $T_{\text{corps}} = 4,59 + 0,81 * T_{\text{nageoire}}$ (°C) (régression linéaire : $R^2 = 0,74$, $F = 247,2$, $df = 87$, $p < 0,0001$; données du suivi individuel de 2012).

2. Suivi individuel : utilisation de l'habitat, comportement d'agrégation, distances parcourues, vitesse de mue, température et condition corporelle

- En quatre ans, entre 2012 et 2016, 72 femelles adultes ont été capturées en début (ou parfois milieu) de mue, marquées, pesées et mesurées (longueur du corps et circonférences ; ± 1 cm), dont 59 ont été suivies quotidiennement (par signal radio VHF *Very High Frequency*) pendant 1-13 jours pour observer l'avancement de leur mue (stade de mue), leur utilisation de l'habitat et leur comportement d'agrégation, et 53 ont été recapturées en fin de mue 3-20 jours après leur première capture (**Tableau 3** ; **Articles 1 et 2**). Les femelles capturées recevaient une injection intraveineuse (IV ; veine extradurale intervertébrale) ou intramusculaire (IM ; lombaires) de tilétamine et zolazepam (Zoletil® 100 ; McMahon et al. 2000a ; Field et al. 2002 ; Carlini et al. 2009). Sous sédation (anesthésie peu profonde), maintenue au cours de la capture (**Article 3**), les femelles étaient pesées à l'aide d'un filet relié à un trépied par un palan et un peson (HST Mini-Weigher, $\pm 0,5$ kg, HST Scales UK Ltd) et mesurées (**Figure 9**). Les individus recevaient en moyenne 2 ml ($0,65 \text{ mg.kg}^{-1}$) ou 3 ml ($0,97 \text{ mg.kg}^{-1}$) pour une première injection respectivement en IV ou IM et étaient repoussés de 0,5 ml ($0,16 \text{ mg.kg}^{-1}$) en IV au besoin, pour un total moyen de 4,5 ml reçu ($1,46 \text{ mg.kg}^{-1}$) sur une capture d'une heure (calculs effectués à partir des données de 2016). Aucun accident d'anesthésie n'a eu lieu au cours des cinq campagnes. A partir de 2014, les femelles étaient équipées d'une bague numérotée à la nageoire caudale pour les identifier en cas d'une deuxième capture les années suivantes (**Figure 10**).



Figure 9 : Technique de capture (A), de pesée (B) et de mesure (C) (longueur du corps et circonférences).



Figure 10 : Femelle équipée d'une bague d'identification à la nageoire caudale (indifféremment gauche ou droite).

- Le refroidissement éolien (R_e ; « *windchill factor* »), soit la température ressentie, a été calculé à partir de la température de l'air (T_{air} (°C)) et de la vitesse du vent (Vent (km.h⁻¹)) mesurées par la station météorologique fixe (**Article 1**) :

$$R_e = 13,12 + 0,6215 T_{air} + (0,3965 T_{air} - 11,37) \times \text{Vent}^{0,16}$$

Pour $T_{air} < 10^\circ\text{C}$ et $\text{Vent} > 4,8 \text{ km.h}^{-1}$ (Environment and Climate Change Canada, Government of Canada; NOAA's National Weather Service, USA).

De même que décrit précédemment, un facteur météorologique binaire (jours de « beaux temps » vs. jours de « mauvais temps ») a été calculé par ACP (trois composantes principales : 81% de la variation journalière) à partir des paramètres météorologiques enregistrés par la station météorologique fixe (température de l'air, humidité relative, insolation, vitesse du vent et précipitations) pour étudier l'influence de la météorologie sur le comportement d'agrégation (**Article 2**).

- Le comportement d'agrégation individuel (nombre de fois observé en agrégation / nombre d'observations total) a été calculé pour chaque individu suivi observés au moins 3 fois (**Article 2**).
- Les températures moyennes de surface (sur l'ensemble de la partie visible du corps : T_{corps} ; ou au point d'insertion de la nageoire latérale : $T_{nageoire}$ (°C)) ont été relevées à partir du traitement des photographies infra-rouges ($\pm 0,1^\circ\text{C}$; ThermaCAM® Researcher Pro 2.10, FLIR Systems) pour chaque observation quotidienne des individus capturés, marqués et suivis (**Article 2**). De même que précédemment, le gradient de température (ΔT) a été calculé pour l'analyse statistique des données :

$$\Delta T_{corps / nageoire} = T_{corps / nageoire} - T_{air} \text{ (}^\circ\text{C)}.$$

- 23 individus ont été équipés de GPS (CatLog/CatTrack1® ; 4,7 x 3,0 x 1,3 cm ; 21 g ; ± 5 -10 m; Catnip Technologies) pour enregistrer leurs déplacements (latitude et longitude enregistrée toutes les 30 min) pendant 2-13 jours entre 2012 et 2016 (**Tableau 3** ; **Figure 11** ; **Article 1**).



Figure 11 : Femelle équipée d'un GPS CatTrack1® (en rouge) et d'un émetteur radio VHF (Series MM300 Marine Mammal Headmount; model MM340B; 7,1 x 3,5 x 2,1 cm; 92 g; ATS Advanced Telemetry Systems) pour le suivi (en noir). Les appareils de mesures sont collés sur la peau, nue et nettoyée, avec une colle époxy bi-composant (Araldite® ; Hindell et al. 1991b).

- Neuf individus ont été équipés d'enregistreurs (toutes les 10 s) de température stomacale (TDR-STP-207D avalé sous sédation et associé à un SPLASH10-309, 76 x 56 x 32 mm, 125 g, Wildlife Computers, fixé sur la peau ; Sauvé et al. 2014) pendant 1-10 jours entre 2014 et 2016 (**Tableau 3 ; Article 2**).

3. Mesures physiologiques : variations hormonales et des réserves énergétiques, dépense énergétique et métabolisme

3.1. Dépense énergétique : aspects méthodologiques

Nous nous intéressons dans cette partie aux méthodes de mesures de la dépense énergétique applicables chez l'éléphant de mer femelle adulte, sur le terrain, au cours de la mue.

3.1.1. La fréquence cardiaque :

La dépense énergétique peut être approchée à partir du taux métabolique, lui-même dérivé de la consommation en oxygène (Schmidt-Nielsen 1997). Or la fréquence cardiaque peut être reliée au taux de consommation en oxygène en suivant la loi de Fick (Butler et al. 2004 ; Green 2011). La méthode de la fréquence cardiaque permet d'enregistrer la dépense énergétique sur une période de durée plus longue que l'eau doublement marquée, mais nécessite en contrepartie de connaître les paramètres cardiaques de l'espèce étudiée (Fick 1870). La relation entre la fréquence cardiaque (FC) et la consommation en oxygène ($\dot{V}O_2$) a été établie de façon empirique chez de nombreuses espèces de Phocidés et Otariidés (Williams et al. 1991; Butler et al.

1992; Webb et al. 1998; Boyd et al. 1999b; McPhee et al. 2003), dans différentes conditions (divers états et activités physiques) ; la plongée, la digestion et le statut physiologique de l'animal (effort, masse, stress etc.) pouvant influencer sur la relation entre FC et $\dot{V}O_2$ (Young et al. 2011).

3.1.2. Les mesures massiques, morphométriques et échographiques :

Les mesures massiques et morphométriques, dont la mesure de la couche de gras sous-cutanée par échographie (Mellish et al. 2004), sont aisément réalisables sur le terrain et leur corrélation à la composition corporelle (eau corporelle totale et masse grasse) a été contrôlée par la méthode de référence de dilution isotopique (eau tritiée) ou par dissection sur cadavres (Ryg et al. 1990 ; Gales & Renouf 1994; Tierney et al. 2001).

3.1.3. Les variations hormonales :

Le cortisol est une hormone stéroïde (glucocorticoïde) sécrétée par le cortex de la glande surrénale sous l'action de l'hormone corticotrope (ACTH) produite par l'adénohypophyse. Le cortisol a un effet stimulateur sur le métabolisme du glucose et des protéines. Sa sécrétion est activée par le stress et inhibée par l'augmentation de la concentration en corticostéroïdes (rétrocontrôle négatif sur la sécrétion d'ACTH hypophysaire). Les hormones thyroïdiennes (T3 : triiodothyronine et T4 : thyroxine) sont produites au niveau de la glande thyroïde, en réponse à la sécrétion de thyrostimuline hypophysaire (TSH) elle-même stimulée par la sécrétion d'hormone thyrotrope (TRH) produite par l'hypothalamus. Les hormones thyroïdiennes activent le métabolisme oxydatif. Une grande concentration d'hormones thyroïdiennes en circulation dans le plasma sanguin entraîne à la fois un rétrocontrôle négatif sur la production de TRH et augmente le taux métabolique (Schmidt-Nielsen 1997).

3.1.4. La bio-impédancemétrie : théorie

La technique de bio-impédancemétrie est basée sur la résistance d'un corps à un courant électrique qui le traverse (Kushner 1992 ; Kyle et al. 2004). La valeur mesurée est corrélée à la teneur en eau corporelle, en fonction notamment de l'espèce, des dimensions corporelles, de l'âge et du sexe (Van Loan 1990; De Lorenzo et al. 1997; Bowen et al. 1998; Kyle et al. 2004). Les teneurs en masse grasse et masse maigre sont reliées à l'eau corporelle totale, en fonction de leur coefficient d'hydratation, et à la masse corporelle totale, par soustraction (**Figure 12** ; Kyle et al. 2004).

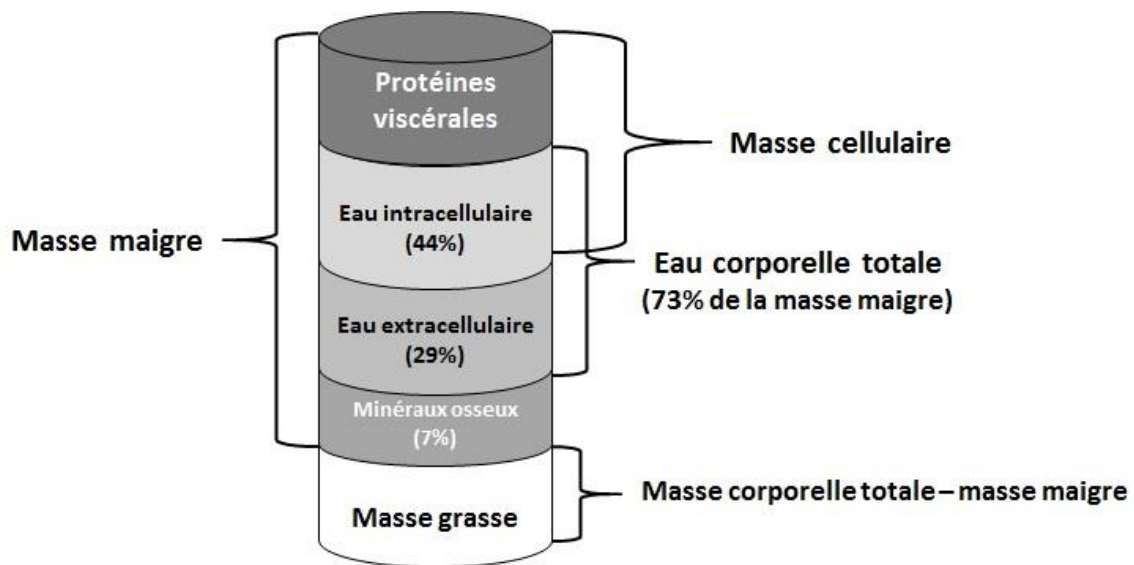


Figure 12 : Schématisation de la composition corporelle (Kyle et al. 2004).

3.2. Données récoltées :

- Deux femelles ont été équipées d'enregistreurs de fréquence cardiaque, associés soit à un accéléromètre (en 2015), soit à un enregistreur de température (en 2016), respectivement pendant 3 et 6 jours (**Tableau 3** ; **Article 3**).

En 2017, six femelles ont été équipées d'enregistreurs de fréquence cardiaque et de température (DST milli-HRT heart rate and temperature logger, 46 mm x 15 mm, 19 g, Star-Oddi ; **Tableau 3**) pendant 5 à 7 jours, en suivant un protocole d'implantation similaire à celui de 2016. Une fixation de l'implant au plan cutané par un point simple a été ajoutée comparé à 2016, en utilisant du fil de suture monofilament non-résorbable (Prolène® D3T, 2-0, 3/8, 24 mm, Ethicon). De plus, des mesures par imagerie échographique (SignosRT Handheld Ultrasound, Signostics) de l'épaisseur de la couche de graisse sous-cutanée ont été réalisées sur le site d'implantation, avant implantation, couplée à une mesure directe de cette même épaisseur après incision chirurgicale lors de l'implantation, chez cinq individus implantés (**Tableau 3**). Les implants ont été configurés pour enregistrer la fréquence cardiaque (associée à un indice de qualité : $0 \leq IQ \leq 3$) et la température ($\pm 0,2^\circ\text{C}$) toutes les minutes, ainsi qu'un électrocardiogramme (ECG) continu d'une minute toutes les 4 min. La fréquence cardiaque donnée par l'implant est calculée à partir d'une mesure de l'électrocardiogramme. L'IQ est estimé par l'implant à partir d'une décharge de 600 mesures consécutives de la fréquence cardiaque, effectuée dans l'intervalle de temps configuré. Les données ont été récupérées en supprimant les mesures de mauvaise qualité

(pour lesquelles IQ = 3). Les données sont traitées à partir du logiciel Mercury 4.22 (Star-Oddi).

- En 2015 et 2016, des mesures de l'épaisseur de graisse sous-cutanée (ou pannicule) située entre l'épiderme et le fascia musculaire (Gales & Burton 1987) ont été effectuées par échographie (SignosRT Handheld Ultrasound, Signostics) chez 15 individus à la capture et à la recapture (**Tableau 3**). Ces mesures, répétées 3 fois, ont été effectuées sur le flanc (ou ligne latérale) au niveau axillaire, à hauteur du tour de poitrine (B), en arrière de l'insertion de la nageoire latérale, et au niveau de l'ombilic (C) (**Figure 13**). Les circonférences respectives ont été mesurées à chaque capture/recapture (mètre ruban de 5 m ; ± 1 cm). Le fascia musculaire était reconnaissable par une bande hypoéchogène située entre deux bandes hyperéchogènes (Mellish et al. 2004; **Figure 14**). La valeur maximale obtenue a été retenue pour chaque trio de mesure.

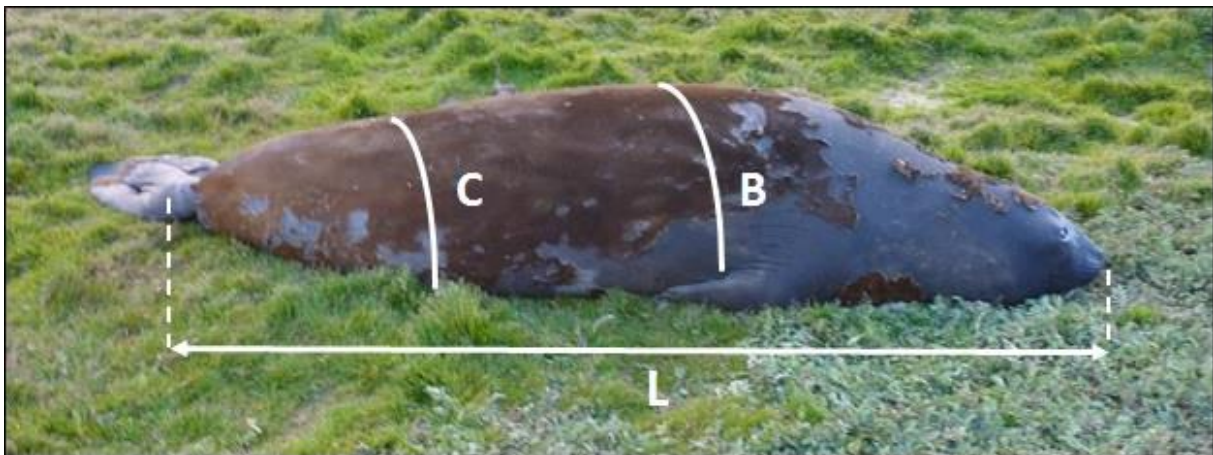


Figure 13 : Mesures morphométriques réalisées sur le terrain, avec L la longueur du corps du bout du nez au bout de la queue, B la circonférence prise au niveau de l'insertion de la nageoire latérale, ou de l'axillaire, et C au niveau de l'ombilic. B et C marquent aussi les mesures échographiques le long de la ligne latérale (sur le flanc).

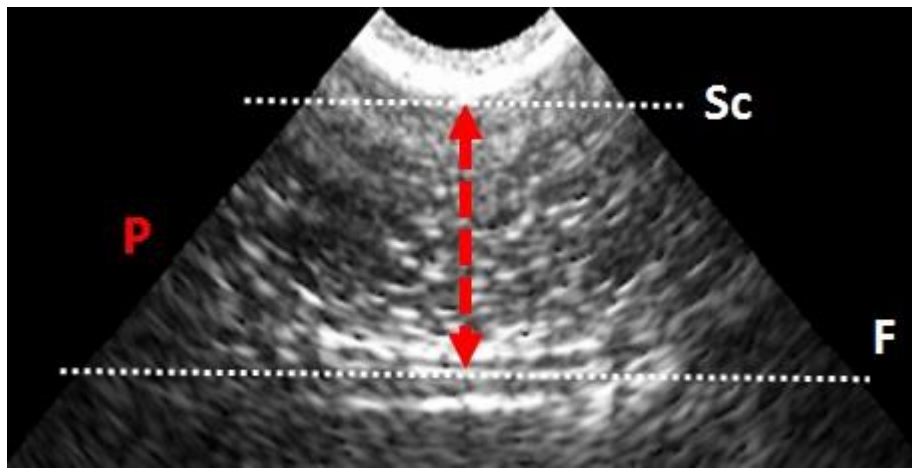


Figure 14 : Mesure échographique de l'épaisseur de la couche de graisse sous-cutanée, ou pannicule (P), entre le plan sous-cutané (Sc) et le fascia musculaire (F).

- En 2016, des prises de sang (5 ml) sur tube sec ont été effectuées à la capture (en début ou milieu de mue) puis à la recapture (en fin de mue) chez 13 individus, au niveau du sinus veineux dorsal (veine intervertébrale). Les prélèvements ont été centrifugés (15 min à 2000 G ; Microcentrifugeuse ventilée compacte Micro Star 12, VWR®) après coagulation et le surnageant (le sérum) a été récupéré puis congelé à -20°C. Des dosages hormonaux (cortisol et hormone thyroïdienne : triiodothyronine T3) ont été effectués au laboratoire par test ELISA par compétition (Cortisol ELISA MS E-5000 ; T3 ELISA 2nd Generation TF E-2300 ; LDN Labor Diagnostika Nord) pour obtenir les concentrations respectives. Des mesures d'hormone thyroxine T4 étaient prévues mais des valeurs erronées ont été obtenues et les dosages n'ont pas été reconduits par la suite.

- En 2015 et 2016, des mesures exploratrices de bio-impédancemétrie (Bioelectrical Impedance Spectrometry, ImpediVET® Vet BIS1, ImpediMed) ont été effectuées sous anesthésie à la capture et à la recapture sur 14 individus (**Tableau 3**) pour obtenir la composition corporelle (eau corporelle totale, masse grasse et masse maigre). Les quatre électrodes ont été fixées en sous cutané comme présenté en **Figure 15** (Gales et al. 1994). Le sexe, l'âge approximatif (adulte : 4-6 ans), la masse corporelle totale et la longueur (L') entre les deux aiguilles centrales (**Figure 15**) ont été précisés pour chaque femelle dans la configuration du logiciel intégré au boîtier avant chaque mesure, ainsi que la densité corporelle ($d = 1,05 \text{ kg.L}^{-1}$) et la constante d'hydratation ($c = 73\%$) moyennes pour une espèce mammifère (De Lorenzo et al. 1997 ; Kyle et al. 2004). Des mesures simples (durée d'une seconde), à multiples et hautes fréquences (jusqu'à 500 Hz), ont été répétées cinq

fois, séparées d'une seconde de latence, et les courbes Cole-Cole associées ont été vérifiées pour valider chaque mesure (**Annexe 1**). Une moyenne a été faite sur les mesures enregistrées confirmées et seules les variations entre la capture et la recapture de la composition corporelle ont été analysées.



Figure 15 Placement des électrodes lors d'une mesure test de bio-impédancemétrie, avec « L' » la distance entre les deux aiguilles centrales (entrée comme longueur du corps lors de la mesure) et « l' » la distance séparant les aiguilles deux à deux à la tête et à la queue. « L' » est identique à la capture et à la recapture et l' = 6 cm.

- En 2017, 33 femelles adultes ont été capturées en début de mue, marquées, pesées et mesurées (**Figures 9, 10 et 13**), dont 15 ont été suivies quotidiennement pendant 2-8 jours pour observer l'avancement de leur mue, leur utilisation de l'habitat et leur comportement d'agrégation, et 27 ont été recapturées en fin de mue 5-14 jours après leur première capture.

- Le taux de consommation en oxygène ($\dot{V}O_2$) a été estimé à partir de la fréquence cardiaque (basée sur la relation de Fick (1) ; Fick 1870 ; McPhee et al. 2003) mesurée au cours de la mue en suivant l'équation (2) obtenue chez le lion de mer de Steller (*Eumetopias jubatus*) adulte femelle, à jeun et au repos à terre (Young et al., 2011).

$$(1) \dot{V}O_2 = (Ca_{O_2} - Cv_{O_2}) * VES * FC \text{ (ml } O_2 \cdot \text{min}^{-1})$$

$$(2) \dot{V}O_2 = 0,53 * FC - 3,31 \text{ (ml } O_2 \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{kg}^{-0,75})$$

Avec FC la fréquence cardiaque en bpm, VES le volume d'éjection systolique et la différence de concentration en oxygène entre le sang artériel et le sang veineux ($Ca_{O_2} - Cv_{O_2}$).

- Le taux métabolique au cours de la mue (TM) a ensuite été estimé à partir de la consommation en oxygène en suivant l'équation de Schmidt-Nielsen (1997) :

$$TM (kJ.min^{-1}) = 20,1 * \dot{V}O_2 (l.min^{-1}).$$

- L'eau corporelle totale (ECT) de la population d'éléphants de mer femelles étudiée a été estimée à partir des données massiques et morphométriques mesurées sur le terrain, en suivant l'équation obtenue par Tierney et al. (2001) chez l'éléphant de mer femelle adulte à différents stades de son cycle de vie :

$$ECT (kg) = 0,720 * Masse + 5,4888 * Longueur - 134,943 * Périmètre + 164,360$$

Avec la masse corporelle (kg), la longueur du corps de la queue au bout du nez et la circonférence au niveau axillaire (m).

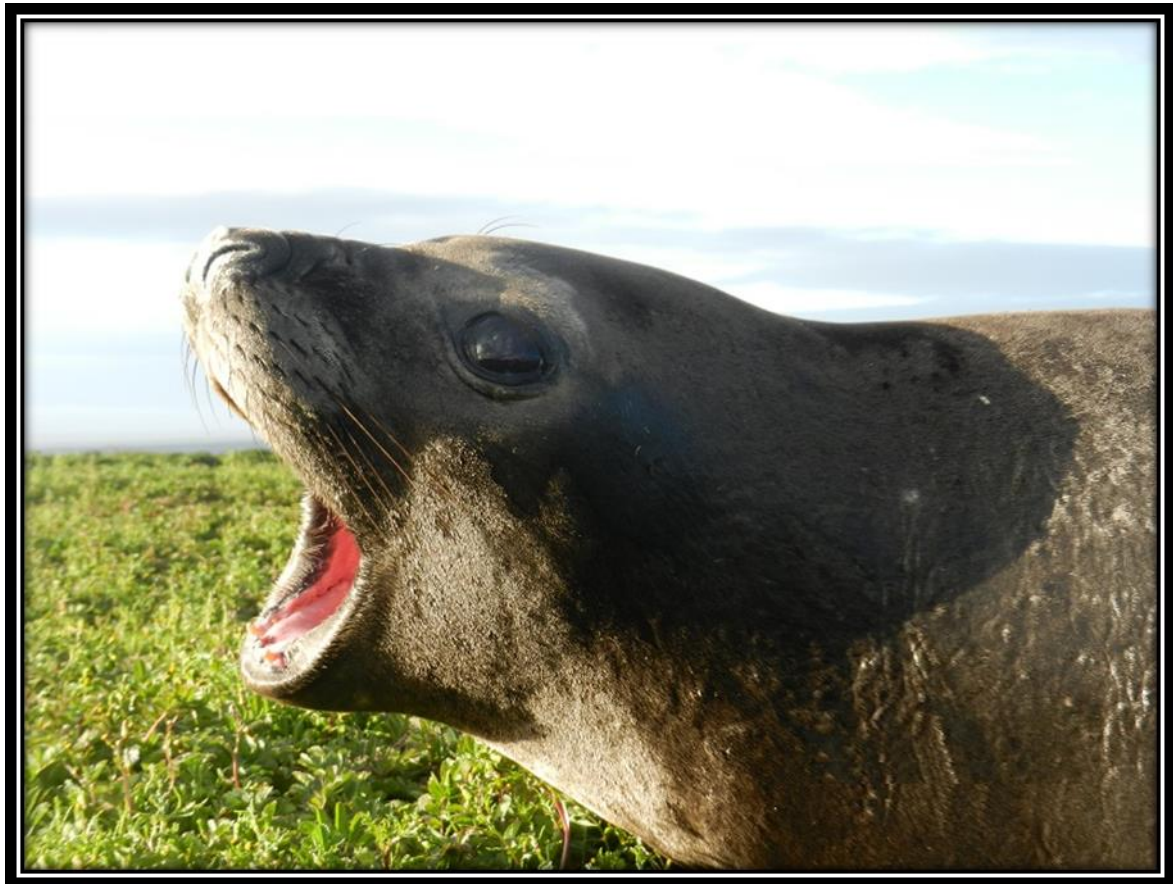
- Le pourcentage de masse grasse (MG) a été estimé chez les femelles étudiées à partir des mesures échographiques, massiques et morphométriques en suivant l'équation suivante, établie chez les Phocidés par Ryg et al. (1990):

$$MG (\%) = 5693 * d * \sqrt{(Longueur/Masse)} + 4,44$$

Avec d : l'épaisseur du pannicule, soit la couche de gras sous-cutanée (m).

- Toutes les analyses statistiques ont été effectuées avec le logiciel libre R (Projet GNU, The R Core Team, v.3.4.1 ; RStudio Inc., v.1.0.143). Le seuil de significativité a été placé à $\alpha = 0,05$. Les résultats sont donnés sous la forme moyenne \pm écart-type standard (et médiane [1^{er} quartile Q1 ; 3^{ème} quartile Q3]).

III. RESULTATS



Etude comportementale



III. RESULTATS

Sont rapportés dans ce chapitre les principaux résultats de cette étude, présentés par objectifs et questions scientifiques posés précédemment.

1. L'utilisation de l'habitat et les déplacements à terre de l'éléphant de mer austral au cours de la mue

OBJECTIF 1.

- a) Quels sont les facteurs intrinsèques (mue, condition corporelle) et extrinsèques (variations météorologiques locales) qui influencent la sélection de l'habitat et les déplacements à terre ?
- b) Quels sont les patrons de déplacements et les distances parcourues à terre au cours de la mue ?
- c) Quelles sont les stratégies individuelles en lien avec les réserves énergétiques ?

Article 1: Chaise L. L., Prinet I., Toscani C., Gallon S. L., Paterson W., McCafferty D. J., Théry M., Ancel A., Gilbert C. (accepté). Local weather and body condition influence habitat use and movements on land of moulting female southern elephant seals (*Mirounga leonina*). *Ecology and Evolution*.

1.1. Principaux résultats

L'étude populationnelle nous a permis de mettre en évidence que l'utilisation de l'habitat dépendait de l'avancement dans la saison de la mue des femelles adultes (modèle linéaire généralisé à effets mixtes MLGM), ainsi que du stade de mue des individus (test de Kolmogorov-Smirnov). En effet, les souilles étaient davantage occupées par les éléphants de mer femelles tôt en saison de mue et au pic de la saison ($p < 0,0001$), et par des individus étant au début ou au milieu de leur propre processus de mue ($p < 0,0001$), comparées aux habitats herbe et plage où davantage d'individus en fin de renouvellement de leur pelage étaient observés. De plus, comparé à l'habitat plage (occupé principalement tard dans la saison), l'habitat herbe était davantage occupé tôt dans la saison et au pic de la saison ($p = 0,0003$; $p < 0,0001$), et aussi occupé par quelques individus observés en début ou milieu de leur mue ($p = 0,0002$; **Figures 16 et 17**).

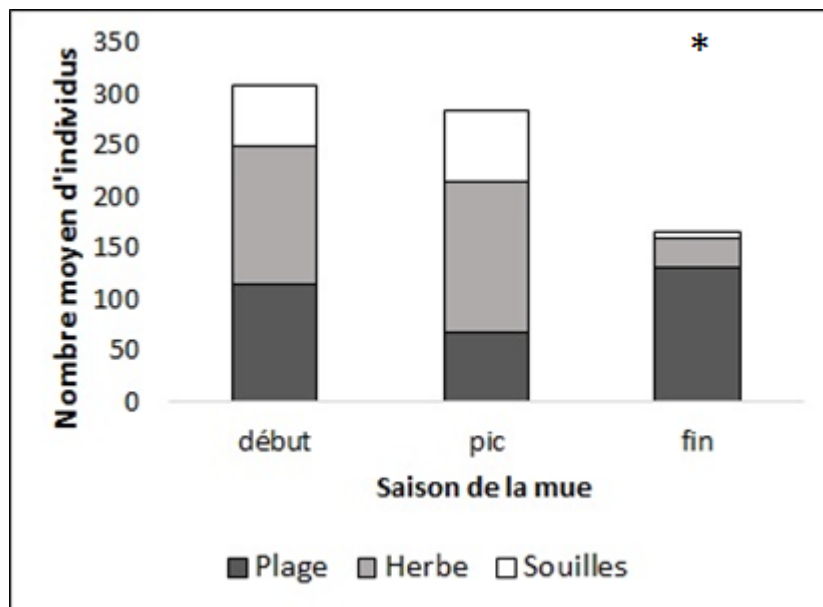


Figure 16 : Distribution des éléphants de mer par habitat au cours de la saison de mue (comptages populationnel entre 2014 et 2016 ; MLGM : le nombre moyen d'individus par habitat diffère en fin de saison de mue comparé aux deux périodes précédentes $p < 0,05$ *).

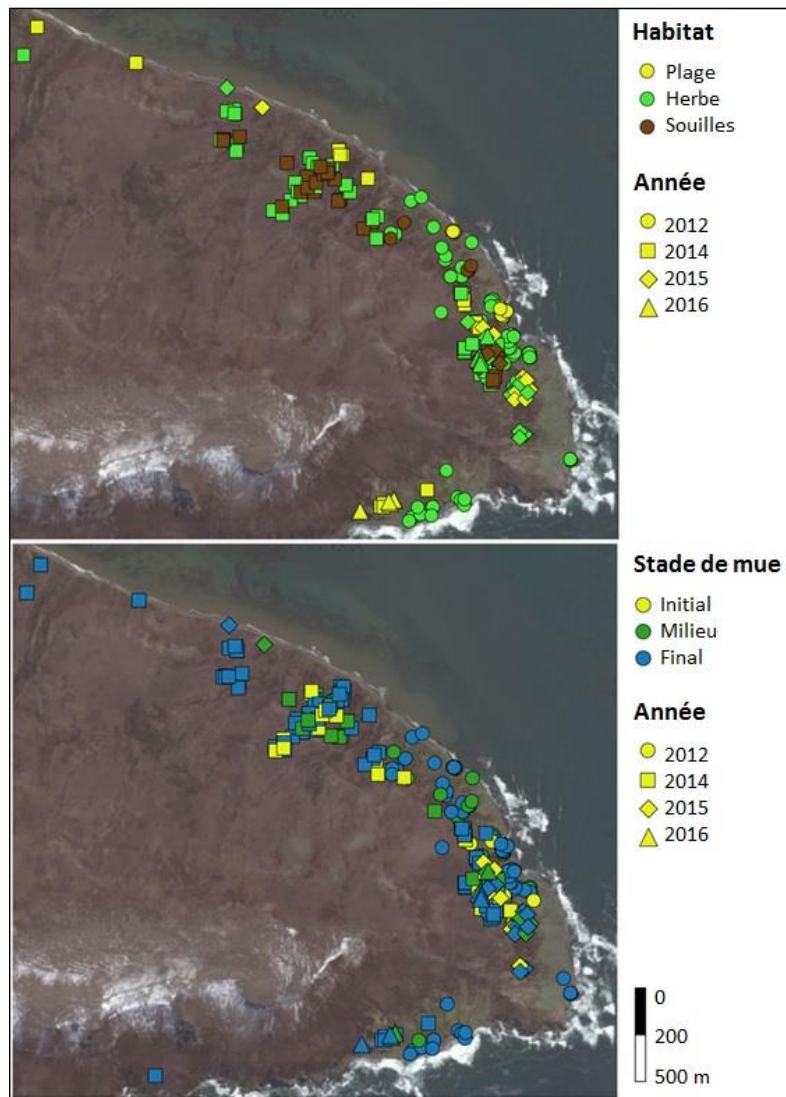


Figure 17 : Localisations des éléphants de mer femelles capturés sur quatre années (N = 60) en fonction de leur stade de mue et du type d’habitat. On observe que les individus en milieu de mue se situent autour des zones de souilles, tandis que les individus en début (stade initial) ou fin de mue (stade final) sont observés davantage sur les habitats herbe et plage.

L’utilisation de l’habitat était aussi influencée par les conditions météorologiques locales, associées à l’avancement dans la saison de mue (MLGM). La sélection des souilles (en comparaison des habitats herbe et plage) n’était pas influencée par les conditions météorologiques ($p = 0,96$) ; tandis que tôt dans la saison de mue, l’habitat herbe (comparé à la plage) était préférentiellement occupé par les éléphants de mer femelles lors des jours de « beau temps » (température de l’air et ensoleillement élevés, et humidité relative et vitesse du vent faibles) comparés aux jours de « mauvais temps » (température de l’air et ensoleillement faibles, humidité relative et vitesse du vent élevées ; $p = 0,03$). En comparaison, l’habitat herbe était sélectionné tôt dans la saison et au pic de la saison ($p = 0,04$; $p = 0,001$) et l’habitat plage était

sélectionné tard dans la saison de mue, indépendamment des conditions météorologiques (**Figure 18**).

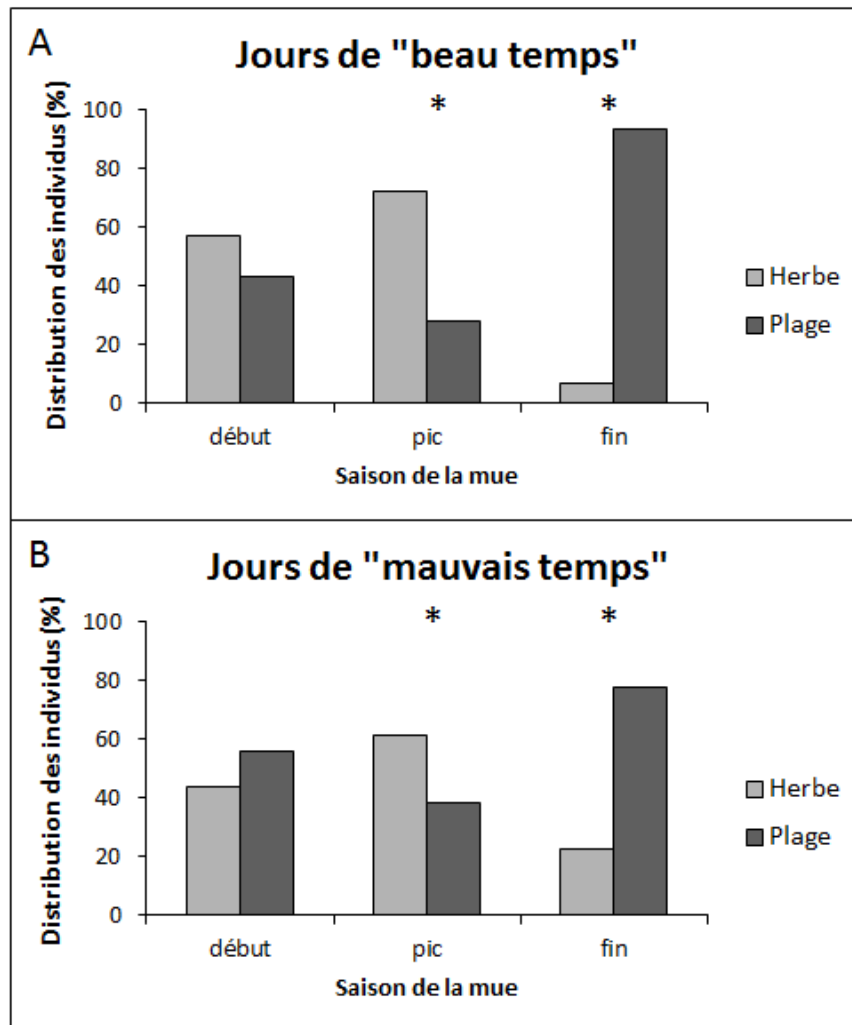


Figure 18 : Répartition des éléphants de mer entre l'habitat herbe et l'habitat plage en fonction des conditions météorologiques au cours de la saison de mue (en début de saison : l'habitat herbe tend à être sélectionné lors des jours de beau temps : MLGM $p = 0,07$; les habitats herbe et plage sont respectivement sélectionnés au pic de mue et en fin de saison de mue $p < 0,05$ *).

Des mouvements supposés effectués en mer (avec une vitesse de déplacement estimée $> 1 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$) ont été observés au cours de la mue chez des éléphants de mer femelles ($N = 9$) et confirmés chez deux individus s'étant rendu à Pointe Morne (**Figure 7A**) en 2012 et 2014. Ces épisodes de nages sont observés pour des déplacements entre la côte septentrionale et la côte australe de Pointe Suzanne (exemples des individus n°8, 16a, 57, 59 ; **Figure 19**), séparée à terre par le dénivelé du plateau central (**Figure 7B**).

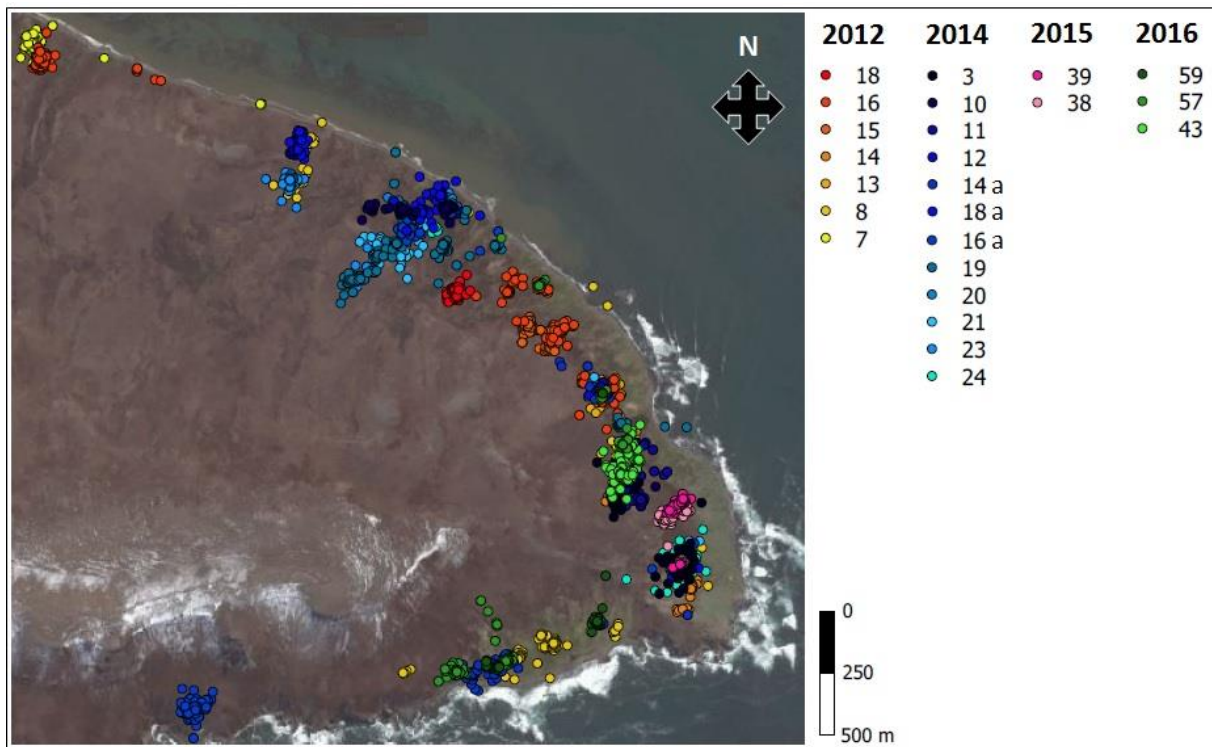


Figure 19 : Localisations des éléphants de mer femelles en mue équipés de GPS, pendant 7 ± 3 jours, entre 2012 et 2014-2016. Les individus (différentes couleurs) sont identifiés par une bague numérotée.

Les éléphants de mer femelles se déplacent en moyenne de 590 ± 237 m.j⁻¹ à terre (allant de 362-1406 m.j⁻¹; médiane [écart interquartile] : 570 [402; 683]). Ces distances journalières parcourues à terre diffèrent significativement entre individus (Test de Kruskal-Wallis : $p < 0,0001$; **Figure 20**). De plus, la distance moyenne par jour varie en fonction du stade de mue des individus et des conditions météorologiques (MLGM). En effet, les éléphants de mer femelles se déplacent davantage au début de leur mue, comparé au milieu et à la fin de leur mue ($p < 0,0001$). Nous avons aussi mis en évidence que la distance moyenne augmente significativement avec l'ensoleillement lorsque les individus sont à la fin de leur mue ($p = 0,01$), et inversement avec le refroidissement éolien (« *winchill* ») lorsque les individus sont au milieu ou à la fin de leur mue ($p < 0,0001$).

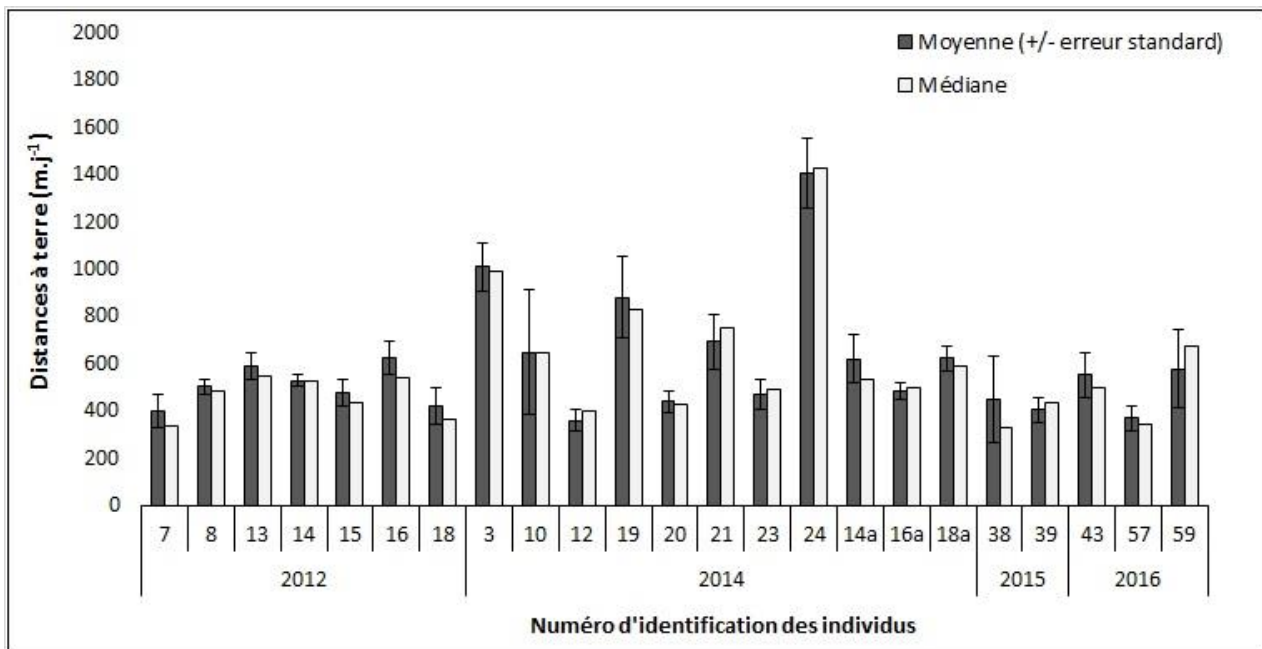


Figure 20 : Distances moyennes \pm erreur standard (et médianes) parcourues à terre par les éléphants de mer femelles ($m.j^{-1}$) en mue au cours de 7 ± 3 jours de suivi, entre 2012 et 2014-2016.

Nous n'avons pas mis en évidence de corrélation entre distance moyenne parcourue à terre et la perte de masse corporelle journalière au cours de la mue (corrélation de Spearman : $\rho = 0,88$), mais la distance tendait à être négativement corrélée aux taux d'agrégation individuels observés ($\rho = -0,45$, $p = 0,07$). De plus, la distance moyenne était négativement corrélée à l'indice de masse corporelle initiale (IMC_i) ($\rho = -0,59$, $p = 0,05$). L' IMC_i était quant à lui positivement corrélé au taux de sélection de l'habitat plage ($\rho = 0,34$, $p = 0,03$), et négativement au taux de sélection de l'habitat herbe ($\rho = -0,45$, $p = 0,003$). Nous avons aussi observé que la vitesse de mue estimée visuellement augmentait avec le taux de sélection des souilles ($\rho = 0,48$, $p = 0,002$), et inversement avec le taux de sélection de l'habitat plage ($\rho = 0,41$, $p = 0,01$).

1.2. Discussion et conclusion

La sélection de souilles en début et milieu de mue et la corrélation positive avec la vitesse de mue semblent indiquer que le choix de cet habitat est lié au processus de mue et en favorise l'avancement. Nous pouvons supposer deux mécanismes : une action mécanique sur la perte de l'ancienne peau par frottement au sein des agrégations formées dans les souilles, éventuellement associée à un environnement thermique favorable au renouvellement cellulaire.

Nous décrivons une mue en trois phases : une phase de recherche d'un habitat favorable pour muer en début de mue, défini par une augmentation des distances parcourues à terre ; une phase d'occupation d'une souille en début et milieu de mue, puis une phase de pré-départ en mer en rejoignant la plage, définies par une diminution des distances parcourues. L'habitat herbe, occupé en partie à la fois en début, milieu et fin de mue, apparaît comme un habitat de transition entre la plage et les souilles.

Les éléphants de mer femelles apparaissent sensibles aux variations météorologiques, et adapteraient leur comportement en conséquence. L'augmentation des distances parcourues en lien avec les facteurs météorologiques pourrait être influencée par un inconfort thermique. La sélection de l'habitat évolue à la fois au cours de la mue (en fonction du stade de mue), et secondairement sous l'influence de la météorologie.

Bien que les déplacements à terre soient supposés coûteux pour les éléphants de mer femelles, nous n'avons pas mis en évidence de lien entre distances parcourues et perte de masse au cours de la mue. Cependant, il semblerait que les individus adaptent leur comportement en vue d'équilibrer leurs dépenses énergétiques, d'où la mise en place de stratégies individuelles. En effet, les femelles plus grosses, *a priori* mieux isolées thermiquement et pour qui les déplacements seraient plus coûteux, se déplacent moins et *vice versa*. Les individus économiseraient de l'énergie soit en minimisant leur déplacements à terre, soit en adaptant leur choix d'habitat aux variations météorologiques en vue de diminuer leurs pertes thermiques.

Pour conclure, le comportement des éléphants de mer femelles à terre (sélection de l'habitat et distances parcourues) serait plus plastique que précédemment décrit et possiblement lié aux contraintes énergétiques rencontrées. Des analyses complémentaires étudiant la relation entre stratégies individuelles et dépenses énergétiques seraient nécessaires pour confirmer nos hypothèses.

Article 1

Local weather and body condition influence habitat use and movements on land of moulting female southern elephant seals (*Mirounga leonina*).

Chaise L. L., Prinet I., Toscani C., Gallon S. L., Paterson W., McCafferty D. J., Théry M., Ancel A., Gilbert C.

(Accepté)

Ecology and Evolution

Local weather and body condition influence habitat use and movements on land of moulting female southern elephant seals (*Mirounga leonina*).

Laureline L. Chaise^{1*}, Iris Prinet¹, Camille Toscani², Susan L. Gallon³, William Paterson⁴, Dominic J. McCafferty³, Marc Théry¹, André Ancel⁵ & Caroline Gilbert^{1,2}

Abstract

Southern elephant seals (*Mirounga leonina*) are known to move and aggregate while moulting, but little is known about their behaviour on land during this time. In this study, 60 adult females were monitored (23 with GPS tags) during four moulting seasons, between 2012 and 2016 at Kerguelen Archipelago, Indian Ocean. Population surveys were recorded each year (N = 230 daily counts) and habitat use was analysed in relation to the stage of the moult and local weather. Based on stage of moult, habitat use and movements on land, we classified the moult of elephant seals into three phases: 1) a “search phase” at the initial stage of moult when grass and wallow habitats were used and characterised by greater mean distances travelled on land per day compared with the two other phases, 2) a “resident phase”: during initial and mid-stage of moult when animals were found in grass and wallow habitats but with less distance moved on land, and 3) a “termination phase” at the final stage of moult where grass and beach habitats were occupied with no change in distances. Windchill and solar radiation influenced individual distances moved per day (mean 590 ± 237.0 m) at the mid and final stage of moult, such that animals travelled greater distances on days of low windchill or high solar radiation. Individual variation in distance moved and relative habitat use were also linked to body mass index (BMI) at arrival on the colony, as females with higher BMI moved less and preferred beach habitat. Moreover, the individual rate of moult increased with the use of wallows. Aggregation rate tended to be negatively correlated with distances moved. We therefore suggest that individuals face an energetic trade-off while moulting, balancing energy expenditure between movement and thermoregulation.

¹ UMR 7179 CNRS/MNHN, 1 avenue du petit château, 91800 Brunoy, France.

² Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort, Ethologie, 7 avenue du Général de Gaulle, 94704 Maisons-Alfort, France.

³ Scottish Centre for Ecology and the Natural Environment, Institute of Biodiversity, Animal Health and Comparative Medicine, MVLS, University of Glasgow, Rowardennan, Glasgow, G63 0AW, Scotland, UK.

⁴ Sea Mammal Research Unit, Scottish Oceans Institute, University of St Andrews, St Andrews, Fife KY16 8LB, UK.

⁵ Université de Strasbourg, CNRS, IPHC UMR 7178, 67000 Strasbourg, France.

*Corresponding author:

Laureline Chaise

UMR 7179 CNRS/MNHN

1 Avenue du Petit Château

91800 Brunoy, France

llchaise@gmail.com

Key-words: body mass, GPS loggers, habitat selection, marine mammals, meteorological conditions, moult, pinnipeds, population counts

Introduction

Pinnipeds are highly adapted for an aquatic existence but most species spend several weeks ashore each year for reproduction and moulting (Le Boeuf, & Laws, 1994; Williams & Worthy, 2002). Indeed, seasonal moulting is characterised by hair renewal and results in an increase in haul-out frequency and duration (Ling, 1970). Moulting duration varies among phocid seals as some species (e.g. elephant seals and monk seals) experience a “catastrophic” moult, replacing not only their hair but also the top layer of their epidermis (Yochem & Stewart, 2009; Parsons, Bauer, McCafferty, Simmonds, & Wright, 2013). Furthermore, these species are known to fast during the moult when ashore for several weeks (Kenyon & Rice, 1959; Ling, 1968).

Moulting is a highly energy demanding phase as adult female elephant seals experience on average a mass loss of $5 \text{ kg}\cdot\text{day}^{-1}$ (Boyd, Arnbom, & Fedak, 1993; Hindell, Slip, & Burton, 1994; Carlini, Marquez, Daneri, & Poljak, 1999). As they are fasting on land, elephant seals rely on their body reserves in the form of blubber (Worthy, Morris, Costa, & Le Boeuf, 1992; Boyd, Arnbom, & Fedak, 1993; Liwanag, Berta, Costa, Budge, & Williams, 2012). Moreover, blubber also has an important role as insulation against cold (White & Odell, 1971; Whittow, 1987). Moulting elephant seals are exposed to different environmental constraints in the colony, resulting in heat exchange with their surroundings (Schmidt-Nielsen, 1997, Hind & Gurney, 1998). In particular, when seals haul-out, they use thermal windows on their trunk and flippers to dissipate heat (i.e. heat dissipation; Mauck, Bilgmann, Jones, Eysel, & Dehnhardt, 2003). During the moult, increased perfusion of peripheral tissues promotes hair growth and renewal of the epidermis (Ashwell-Erickson, Fay, Elsner, & Wartzok, 1986). This vasodilation bypasses the insulating blubber layer, increasing heat loss. Paterson et al. (2012) showed that heat losses of harbour seals vary when hauled out and reach a maximum corresponding to the peak stage of the moult. In order to facilitate rapid hair growth elephant seals must maintain a relatively high peripheral temperature through perfusion of the skin surface and avoid vasoconstriction in response to environmental conditions. However, physiological mechanisms (such as vasomotor control of heat flow across the skin) can be supported by behavioural strategies to maintain thermal equilibrium (White & Odell, 1971; Heath, McGinnis & Alcorn, 1976). Any energy saving strategy used to minimise heat loss during moulting would reduce the depletion of energy reserves in blubber, with possible fitness consequences. Indeed, previous studies on pinnipeds have shown that reproductive success is linked with higher body mass or better body condition in females (South African fur seals *Arctocephalus pusillus*: Guinet, Roux, Bonnet, & Mison, 1998; northern elephant seal *Mirounga angustirostris*: Crocker, Williams, Costa, Burney, & Le Boeuf, 2001).

Thermoregulatory behaviours of seals while hauled-out mostly involve heat dissipation (sand flipping, migration to/from the sea) in warm weather in temperate regions or in the tropics (Hawaiian monk seal *Monachus schauinslandi*: Whittow, 1987; northern elephant seal: White & Odell, 1971; Codde, Allen, Houser, & Crocker, 2016; grey seal *Halichoerus grypus*: Redman, Pomeroy, & Twiss, 2001). In phocids, some studies found a correlation between local weather conditions and haul-out behaviour in polar or temperate environments (harbour seal *Phoca vitulina*: Pauli & Terhune, 1987; Watts, 1992; Grellier, Thompson, & Corpe, 1996). Mainly solar radiation, air temperature and wind speed influenced haul-out numbers, while in other studies there was no consistent effect of meteorological parameters. In elephant seals, behaviour on land and physical activity were linked to weather conditions (northern elephant seal: Norris, Houser & Crocker, 2010; southern elephant seal *Mirounga leonina*: Cruwys and Davis, 1994, 1995). In general, during the moult, elephant seals often aggregate in wallows (mud pools), when the nature of the colony's substrate allows their formation (Boyd, Arnbom, & Fedak, 1993; Carlini, Marquez, Daneri, & Poljak, 1999). Boyd, Arnbom, and Fedak (1993) described the moult in two phases, with a "wallow phase" while elephant seals lose their old fur and skin, and a "shore phase" closer to the sea, when individuals have lost their old skin and are renewing their hair. However, movement patterns, distances travelled and habitat use on land during the moult have not yet been extensively studied in this species.

The aim of this study was to investigate how the behaviour of southern elephant seals on land may be driven by moult stage, environmental conditions and body reserves at their arrival on land. Specifically, we hypothesize that movements and habitat selection are influenced by stage of moult and local weather at a group and individual level, and by body condition (i.e. BMI: body mass index) at an individual level. We propose that different types of habitat (based on substrate type: grass, wallows, beach) offer different thermal or physical properties and therefore influence habitat use. In particular, we expect that for elephant seals the peak of the moult would be characterised by the use of wallows and limited movement. In comparison, we hypothesize greater movements when weather is poor or for individuals with lower BMI.

Material and Methods

Study site

Data were collected during the moulting season of adult females (Fig.1) from end of December to early March (Table 1) in 2012, 2014, 2015 and 2016 in the colony of Pointe Suzanne (49°26'S 70°26'E, Fig.2A) of Kerguelen Archipelago (French Southern and Antarctic Lands).

The site is composed of a coast of stones (basalt; Nicolaysen, Frey, Hodges, Weis, & Giret, 2000), sometimes covered with seaweeds (*Durvillaea antarctica*; Lawrence, 1986), overhung by hills of grass (mainly endemic *Azorella selago* and *Acaena magellanica*, with invasive *Taraxacum officinale*; Chapuis, Frenot, & Lebouvier, 2004) where wallows (mud pools without vegetation) are formed from seal aggregations. We divided the study site into three habitats based on substrate type: "beach", "grass" and "wallows". Based on the hypothesis that wallows are a specific habitat for moulting, habitats "grass" and "beach" were grouped together to distinguish between "wallow" and "non-wallow" habitats for further analysis of habitat use.

Population surveys

To study habitat use of females during the moult, two line transects on "non-wallow" habitats (136 x 10 m; T1: on habitat "grass" and T2: on habitat "beach") and one quadrat Q on "wallows" (200 x 200 m, Fig.2B) were selected and scanned daily (Table 1). During each scan, the total number of adult female elephant seals present was recorded, along with their moult stage assessed by the percentage ($\pm 10\%$) of old hair surface shed (0%: no old hair shed to 100%: all old hair shed). We defined three stages of moult: "initial stage" (0-40% of old hair shed; still largely covered with old hair), "mid-stage" (50-80%; mainly bare-skin exposed to air with old hair shed but new hair still ungrown) and "final stage" (90-100%; new hair growing).

From 2014, a second quadrat Q' was added (500 x 500 m) which included all three habitats (Fig.2B) to count the number of elephant seals present daily on each habitat type (Table 1) and allowed the density of female elephant seals to be monitored in detail during the moult. We thereby defined a moult season into three categories (see results below): early season (increasing number of individuals on the colony), peak of the season (maximal number of individuals on the colony) and late season (decreasing number of individuals on the colony).

Meteorological variables including air temperature ($^{\circ}\text{C}$), relative humidity (%), wind speed ($\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$) and solar radiation ($\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$) were measured at the start of each transect and quadrat with hand-held devices (Kestrel 3000 Pocket Weather Meter; pyranometer SKS111, Skye Instruments Ltd, Llandrindod Wells, UK).

Individual data collection

Females were captured (Table 1) and anaesthetised (McMahon, Burton, Slip, McLean, & Bester, 2000; Chaise et al., 2017) on the colony at initial stage of moult. They were recaptured at the final stage of moult, when all old hair was shed.

Females were identified, weighed (body mass; HST Mini-Weigher; 0-1000 kg \pm 0.5 kg; HST Scales UK Ltd, Milton Keynes, UK) and measured (nose-tail length \pm 1 cm; 5 m tape measure) at capture and recapture to calculate initial (BM_{li}) and final (BM_{lf}) body mass index (BMI = body mass (kg) / body length² (m)) and body mass loss (kg.day⁻¹). Animals were equipped with VHF transmitters (Series MM300 Marine Mammal Headmount; model MM340B; 7.1 x 3.5 x 2.1 cm; 92 g; ATS Advanced Telemetry Systems, Isanti US) to find them. Stage of moult (%), habitat use, aggregation behaviour (when at least two elephant seals have physical contact) and GPS coordinates (handheld GPS eTrex[®] 30; Garmin, Nanterre, France) were also recorded. From these observations, we calculated moult rate (%.day⁻¹) as the percentage of old hair surface shed per day between first capture and first observation at 100% of old hair shed, rate of habitat use (number of observations on one habitat / total number of observations) and aggregation rate (number of observations in aggregation / total number of observations) per individual.

GPS loggers (CatLog/CatTrack1[®]; 4.7 x 3.0 x 1.3 cm; 21 g; accuracy \pm 5-10 m; Catnip Technologies, Larnaca, Cyprus) were fixed on the head with epoxy bi-composed glue (Araldite[®]; Hindell, Burton, & Slip, 1991; Boyd & Arnbom, 1991) to record movements on land (Table 1).

An automatic weather station (MiniMet, Skye Instruments Ltd, Fig.2B) recorded air temperature ($^{\circ}$ C), relative humidity (%), wind speed (m.s⁻¹), solar radiation (Wm⁻²) and precipitation (mm) every 30 min.

GPS locations

CatTracks were set up to record latitude and longitude every 30 min. Distance travelled (m) and speed (m.h⁻¹) were calculated from GPS coordinates and time (GMT) of recorded positions. Mean distances per day were calculated excluding data from the day of capture and the day of recapture, to remove bias from anaesthesia and capture. We used a frequency distribution of calculated speeds to select GPS reliable measures and exclude outlier positions (Ropert-Coudert, Kato, Grémillet, & Crenner, 2012). For approximately 98.2% of recorded measures, speed was < 300 m.h⁻¹. From our data, we hence considered that an elephant seal usually does not move on land at a speed higher than 300 m.h⁻¹. However, based on minimum swimming speed recorded (southern elephant seals: Hindell, Lea, Morrice, & McMahon, 2000; northern elephant seals: Davis, Fuiman, Williams, & Le Boeuf, 2001), we considered that points with speed > 1000 m.h⁻¹ could

possibly correspond to movements at sea. Therefore, measures when speed was $> 300 \text{ m.h}^{-1}$ and $< 1000 \text{ m.h}^{-1}$ were considered to be due to position errors (i.e. 1.1% of data). Moreover, for movements with speed $> 1000 \text{ m.h}^{-1}$, GPS coordinates of departure and arrival were mapped (ArcGIS® 10, ESRI) to check whether the track was associated with travel at sea. Hence, 0.7% of tracks were considered to be at sea movements and 98.2% of data were considered to be land movements.

Weather data analysis

Given that weather data comprised multiple potentially colinear variables, we used a centred-scale Principal Component Analysis (PCA), to account for variation in meteorological parameters (air temperature, relative humidity, solar radiation and wind speed). To examine population differences in habitat use we used meteorological data from Q' counts (N = 36, Q' counts with complete meteorological records). The first component (PC1) accounted for 45% of the variation and the second component (PC2) accounted for 31% of the variation. We retained 'day' as a coordinate on the first two axes of the PCA. PC1 received a major positive loading from solar radiation and a major negative loading from relative humidity. PC2 received a major positive loading from air temperature and a major negative loading from wind speed (Supporting information). The components were then transformed to binary factors, corresponding to a weather index, based on their respective median values. We distinguished days of "bad weather" (for days with components value $<$ components median value; high relative humidity, low solar radiation, low air temperature and high wind speed) from days of "good weather" (for days with components value $>$ components median value; low relative humidity, high solar radiation, high air temperature and low wind speed).

To examine individual differences in distance moved during the moult, we selected meteorological parameters from the automatic weather station (air temperature, relative humidity, wind speed, solar radiation and precipitation). The windchill index was calculated from the following equation, where windchill index = $13.12 + 0.6215 T_a + (0.3965 T_a - 11.37) \times \text{Wind}^{0.16}$, for $T_a < 10^\circ\text{C}$ and $\text{Wind} > 4.8 \text{ km.h}^{-1}$ (Environment and Climate Change Canada, Government of Canada; NOAA's National Weather Service, USA). Relative humidity and precipitation were positively correlated (nonparametric Spearman's rank correlation: $r = 0.52$, $S = 16614$, $P < 0.0001$) and solar radiation was negatively correlated to both relative humidity and precipitation (nonparametric Spearman's rank correlation: $r = -0.50$, $S = 51164$, $P < 0.0001$; $r = -0.50$, $S = 51477$, $P < 0.0001$). To analyse variation in individual distance moved we therefore chose windchill (i.e. the perceived decrease in air temperature felt by an endothermic organism when exposed to

wind) and solar radiation (strongly influencing heat gain; Schmidt-Nielsen, 1997) as the most important explanatory weather variables in a cold environment.

Statistical analysis

Generalized linear mixed models (GLMMs) were used to analyse density of elephant seals per habitat type, in relation to moult season and weather index as fixed effects, with date and year as random effects (N = 90). Models were fitted with a binomial distribution, appropriate for two by two comparisons. As GPS data were repeated measures on the same individual, a second set of GLMMs was used to analyse individual distances moved per day, with explanatory variables of moult stage, windchill and solar radiation as fixed effects, with date, year and individual identity as random effects (N = 148). In this case, models were fitted with a Poisson distribution, appropriate for count data. Final GLMMs were selected based on the lowest AIC value criteria.

Results were expressed as mean \pm standard deviation, unless otherwise specified, and median with interquartile range (i.e. median [quartiles Q₁; Q₃]). All statistical analyses were performed with R statistical software (The R Development Core Team, version 3.3.2; RStudio Inc., version 1.0.44).

Results

Density and habitat selection of elephant seals

Counts of elephant seals in the quadrat Q' revealed that density was on average of 968 ± 463.0 seals.km⁻² (median [interquartile range]: 960 [610; 1180]; N = 45 daily counts). Fieldwork dates, and hence Q' counts dates, in 2015 were not concomitant with Q' counts dates in 2014 and 2016 (Table 1). Hence, we analysed variation in density with time in 2015 separately from other years. In 2015, density increased from 656 seals.km⁻² to 1600 seals.km⁻² between Dec 25 and Jan 11 (nonparametric Spearman's rank correlation: N = 11, $r = 0.88$, $P = 0.0006$). In 2014 and 2016, density decreased from 2224 seals.km⁻² to 228 seals.km⁻² between Jan 23 and Feb 28 (nonparametric Spearman's rank correlation: N = 36, $r = -0.70$, $P < 0.0001$). Therefore, based on our observations, we defined early moulting season from end of December to mid-January (Dec 25 to Jan 11), the peak of the moulting season between mid-January and early February (Jan 23 to Feb 1) and late moulting season from mid to end of February (Feb 11 to Feb 28).

Counts of elephant seals in the quadrat Q' allowed us to compare density between different habitat types. In quadrat Q', use of wallow and non-wallow habitats varied depending on the season. In wallows, there were more seals during the early season (estimate \pm SD = 2.34 ± 0.57 , $z = 4.133$, $P < 0.0001$) and during the peak of the season (estimate \pm SD = 2.53 ± 0.34 ,

$z = 7.516, P < 0.0001$; Fig.3) than in the late season. For non-wallow habitats, elephant seals were observed more on grass during the early season (estimate \pm SD = $-5.25 \pm 1.78, z = -2.954, P = 0.0003$) and the peak of the season (estimate \pm SD = $-5.45 \pm 1.13, z = 4.827, P < 0.0001$), while they were observed more on the beach during the late season (Fig.3).

Habitat use also varied depending on the moult process. We compared stages of moult of elephant seals observed on grass, beach and wallows (transects T1, T2 and quadrat Q). We observed more seals at initial and mid-stage of their moult in wallows compared to non-wallow habitats, and more seals at the final stage of moult in non-wallows compared to wallows (nonparametric Kolmogorov-Smirnov test: grass: $D = 0.59, P < 0.0001$; beach: $D = 0.65, P < 0.0001$). We also found a difference in the distribution of seals with different moult stages between grass and beach (nonparametric Kolmogorov-Smirnov test: $D = 0.057, P = 0.0002$). The majority of seals at the final stage of their moult were on both non-wallow habitats, however seals at initial or mid-stage of their moult were observed more on grass than on beach habitat (Fig.4).

Variation in habitat use (density per habitat in Q') was influenced by weather and the moult season (early, peak and late). There was no relationship between wallow selection and weather index (estimate \pm SD = $0.03 \pm 0.58, z = -0.05, P = 0.96$). In contrast, non-wallow habitat selection was related to weather index (Fig.5). The model indicated that elephant seals were relatively more abundant on grass during "good weather" days and more abundant on beach habitat during "bad weather" days (estimate \pm SD = $2.00 \pm 0.94, z = 2.124, P = 0.03$). The model that best explained non-wallow habitat selection retained weather index and the moult season as explanatory variables. This indicated that elephant seals tended to select grass over beach during "good weather" days in the early season (estimate \pm SD = $2.73 \pm 1.52, z = 1.79, P = 0.07$). The model estimated that grass was selected in early season (estimate \pm SD = $3.74 \pm 1.85, z = 2.03, P = 0.04$) and during the peak of the season (estimate \pm SD = $3.93 \pm 1.19, z = 3.30, P = 0.001$) and beach was selected during the late season with no influence of weather (Fig.5).

Movements during the moult

While moulting, females occupied both northern and southern coasts of Pointe Suzanne and showed individual differences in movement patterns. Based on movement speed and topography of the study site, we observed that some females stayed in the same restricted area, while others travelled further on land or at sea. In particular, movements at sea were detected for two females in 2012 and 2014 that travelled to Pointe Morne ($49^{\circ}22'S / 70^{\circ}26'E$; Fig.2A). They made this return trip of 5000 m at the initial stage (10-40%) and at the final stage of their moult (90-100%) and stayed for several hours (at the initial stage of moult) to three days (at the final

stage of moult) at Pointe Morne before returning to Pointe Suzanne to complete the moult. Supposed movements at sea (i.e. movements with speed > 1000 m.h⁻¹, for GPS locations on the coast) accounted for 0.7% of all movements (N = 9 individuals). In order to compare inter-individual distances per day with environmental factors that took place on land, we chose to take into account movements on land only for further analyses.

Distances moved by female elephant seals on land averaged 590 ± 237.0 m.day⁻¹ (range 362-1406 m.day⁻¹; median [interquartile range]: 570 [402; 683]) and there were differences between individuals (nonparametric Kruskal-Wallis rank sum test: $\chi^2 = 58.17$, df = 22, $P < 0.0001$; Fig.6).

The distance moved by females on land was found to be related to moult stage and weather. Indeed, distances moved per day at mid-stage (estimate ± SD = -0.90 ± 0.14, $z = -6.63$, $P < 0.0001$) or final stage of moult (estimate ± SD = -1.45 ± 0.14, $z = 10.10$, $P < 0.0001$) were lower compared to the initial stage. There was no overall effect of solar radiation on individual distances moved (estimate ± SD = 0.0002 ± 0.0009, $z = 0.192$, $P = 0.85$). However, distance moved was greater when windchill was low (estimate ± SD = -0.25 ± 0.05, $z = -5.12$, $P < 0.0001$). The model that best explained variation in distances moved during the moult retained both moult stage and meteorological conditions. This indicated that individual distances per day increased when windchill was low, only at mid-stage (estimate ± SD = 0.12 ± 0.02, $z = 5.53$, $P < 0.0001$) or final stage of moult (estimate ± SD = 0.20 ± 0.03, $z = 7.95$, $P < 0.0001$). The model also showed a significant but weak effect of solar radiation on distances depending on moult stage: distances per day at the final stage increased when solar radiation was high (estimate ± SD = 0.0007 ± 0.0003, $z = 2.55$, $P = 0.01$).

We found no correlation between distance moved by females per day with body mass loss (kg.day⁻¹) during the moult (nonparametric Spearman's rank correlation: N = 19, $r = -0.04$, $P = 0.88$). Mean distances moved tended to be negatively correlated with initial mass at capture but this was non-significant (nonparametric Spearman's rank correlation: N = 22, $r = -0.40$, $P = 0.07$). However, there was a negative correlation between individual distances moved and BMli (nonparametric Spearman's rank correlation: N = 22, $r = -0.59$, $P = 0.05$). We also observed a negative correlation between BMli and the frequency of use of grass habitats (nonparametric Spearman's rank correlation: N = 41, $r = -0.45$, $P = 0.003$), the opposite effect with the frequency of beach use (nonparametric Spearman's rank correlation: N = 41, $r = 0.34$, $P = 0.03$) and no correlation was found with the frequency of wallow use (nonparametric Spearman's rank correlation: N = 41, $r = 0.04$, $P = 0.80$). A positive correlation was found between moult rate and frequency of wallow use (nonparametric Spearman's rank correlation: N = 39, $r = 0.48$, $P = 0.002$),

the opposite effect with the frequency of beach use (nonparametric Spearman's rank correlation: $N = 39$, $r = -0.41$, $P = 0.01$) and no correlation with the frequency of grass use (nonparametric Spearman's rank correlation: $N = 39$, $r = 0.006$, $P = 0.97$). Aggregation rate (%) tended to be negatively correlated with mean distances moved per day on land (nonparametric Spearman's rank correlation: $N = 17$, $r = -0.45$, $P = 0.07$).

Discussion

Habitat selection and movements during the moult

The selection of wallows by females during initial and mid-stage of moult, independent of local weather conditions, suggests that wallow use is strongly linked to the moulting process, as previously noted (Laws, 1956; Boyd, Arnbom, & Fedak, 1993). During initial and mid-stages of the moult, elephant seals are most prone to heat loss due to blood perfused bare skin exposed to ambient air (Paterson et al., 2012). We found a positive correlation between the rate of moult and the use of wallows. Individuals seen more often in wallows shed skin/fur more rapidly each day. We suggest two hypotheses to explain the apparent advantage of moulting in wallows. Firstly, individuals would have an accelerated loss of old skin and hair due to the mechanical action of body scratching, as elephant seals move against each other in the middle of aggregations (Laws, 1956; Cruwys and Davis, 1995). Secondly, we suggest that wallows where seals closely aggregate would offer a favourable microclimate when exposed to solar radiation. Indeed, temperature measurements indicate that wallows are 4.5°C warmer than air (Chaise et al., in prep.). This microclimate in a cold sub-Antarctic climate is favourable to moulting: firstly, because it minimises heat loss (i.e. energy savings by local microclimate warming; Gilbert et al., 2010) and secondly it may allow the skin to reach an optimal temperature for epidermal cell growth (Feltz & Fay, 1966). Further analyses may confirm these hypotheses (Chaise et al., in prep). We showed that wallow use was not influenced by weather conditions. This could be due to the fact that wallows represent an optimum but limited resource (Setsaas, Bester, Van Niekerk, Roux, & Hofmeyr, 2008), perhaps due to the topography of the colony site. Hence, skin removal would be the primary driver for wallow use and the thermal advantage of aggregation would be a secondary consequence of this habitat selection.

The two approaches used in our study, animal density counts per habitat and individual moult stage observations along transects, show that the visible moult process may be described in three phases, linked to different habitats. At the initial stage of moult, there appears to be a "search phase" for appropriate wallows to moult, which results in an increase in movements, as found in our study. Hence, at initial and mid-stages of moult (i.e. early season and peak season),

wallows and grass are preferentially used. At the final moulting stage (i.e. late moulting season with fewer individuals on the colony), individuals were found mainly on the beach and on grass. We suggest that grass is a transition habitat, while seals migrate from beach sites to wallows after their arrival on land, and migrate from wallows to beach at the final stage of their moult. We could also suppose that tidal cycles may affect the availability of beach habitat. Further study on movements of elephant seals linked to the variations of the foreshore area during the moult could explore this relationship. Movements were reduced during the mid and final stages of the moult. A decrease in physical activity (i.e. movements) during the main part of the moult would result in energy savings.

Our study is the first to investigate fine-scale movements of female elephant seals while moulting. We showed that distance covered is around 362 to 1406 m.day⁻¹. Therefore, elephant seals move more while moulting on land than previously thought (Laws, 1956; Boyd, Arnbom, & Fedak, 1993). Moreover, we recorded individuals going to sea in 2012 and 2014. These movements occurred at the initial and final stages of their moult and more than 24 hours after the day of capture. Our results suggest a more variable pattern of behaviour of elephant seals while moulting than previously described (Boyd, Arnbom, & Fedak, 1993; Setsaas, Bester, Van Niekerk, Roux, & Hofmeyr, 2008).

Influence of weather conditions

Weather conditions influenced habitat selection for non-wallow habitats (grass and beach). Several studies have described seals entering water during hot days in order to cool while on land, mainly during the breeding season (White & Odell, 1971; Whittow, 1987; Codde, Allen, Houser, & Crocker, 2016). In contrast, our results suggest that, during the moult, seals select grass over beach during “good weather” days. This difference could be due to the fact that the humid surface of the grass represented a cooler environment during warm and sunny days compared to the rocky shore (Chaise et al., in prep). Moreover, habitat selection of elephant seals may be linked to haul-out topography. Indeed, Cruwys and Davis (1994) described that only wallows which offered wind protection were selected by elephant seals. At the Pointe Suzanne study site, grass habitat is situated on hills, separated from beach by a few meters of steep gradient (cliff). Therefore, beach selection during “bad weather” days may depend on beach orientation and wind direction (Laws, 1956): beach could offer a better shelter than the exposed grass surface. Further studies could confirm these findings. The selection of grass during the peak of the season, at mid-stage of moult, could be related to access to wallows. The selection of beach in late season at the final stage of

moult is likely due to their imminent departure to sea (Boyd, Arnbom, & Fedak, 1993) or a need to access sea water to drink (Redman, Pomeroy, & Twiss, 2001).

Our results may suggest that moulting elephant seals increased their movements in response to temperature sensation (i.e. windchill), in order to change habitat, as different habitats (topography, substrate) offer different thermal environments (Cruwys & Davis, 1995; Twiss et al., 2002), or to join an aggregation if they were not aggregated before (Cruwys & Davis, 1994). Indeed, we also found a tendency for elephant seals to decrease their distances moved per day when they were aggregated in groups. Our model also estimated an increase in individual distances moved each day when solar radiation was high at the final stage of moult. Despite effects of windchill, high solar radiation may therefore have influenced thermal comfort of elephant seals, leading animals to seek water for thermoregulation (White & Odell, 1971; Cruwys & Davis, 1995; Codde, Allen, Houser, & Crocker, 2016). The fact that distances moved on land were influenced by weather conditions only for elephant seals at mid to final stages of their moult may be due to the fact that location of suitable habitat for moulting may have dominated movement patterns, rather than weather constraints. Alternatively, an overall decrease in insulation from the loss of old fur and decrease in blubber thickness may have made animals more sensitive to weather variations (White & Odell, 1971; Worthy, Morris, Costa, & Le Boeuf, 1992).

Body condition and individual strategies

Individual movements on land during the moult approximated 600 m.day⁻¹, a greater level of activity than previously noted for moulting females (Laws 1956; Boyd, Arnbom, & Fedak, 1993). Movement on land is energetically costly (Twiss, Caudron, Pomeroy, Thomas, & Mills, 2000), but we did not find evidence of relatively greater mass loss associated with increased movements.

Elephant seals may adapt their behaviour to balance their energetic expenditure (skin and fur renewal, movements on land, thermoregulatory costs), resulting in individual strategies. For example, larger females have relatively less thermoregulatory costs than smaller females (with a higher surface-area-to-volume ratio; Schmidt-Nielsen, 1997), but energy expenditure may be greater when moving (Schmidt-Nielsen, 1997). During the moult, elephant seals may maximise energy savings either by decreasing physical activity but with less chance of changing habitat to reduce heat loss, or decreasing heat loss by moving habitat depending on weather conditions. Indeed, females with higher BMI were less active (negative correlation between initial body mass and initial BMI, and mean distances moved per day). Based on these results, we suggest that during the moult females with a higher BMI at arrival (i.e. greater thermal inertia and lower surface area:volume ratio) would be less sensitive to environmental conditions, while a female

with a lower BMI at arrival may move from site to site when environmental conditions deteriorate in order to minimise cost of thermoregulation. Initial BMI was also inversely correlated with beach and grass habitat selection. Indeed, larger females or females in better condition tended to arrive later in the moulting season (early and peak season: initial body mass = 305 ± 42.7 kg and $\text{BMli} = 57.6 \pm 4.5$ kg.m^{-2} ; late season: initial body mass = 357 ± 73.9 kg and $\text{BMli} = 63.1 \pm 6.2$ kg.m^{-2} ; Chaise et al. unpublished). In late season, wallows are emptied as most elephant seals at the final stage of moult selected beach sites. Laws (1956) suggested that moult duration in elephant seals appeared to increase with body size. This could be linked to the negative correlation between moult rate and beach use: individual females spending more time on beach had slower rate of moult. Females that arrive late in the season, when wallows are emptied, would moult mostly on beach sites and benefit less from optimal moulting habitat in wallows. These females would hence show an increase in moulting duration (showing a slower moulting rate), with concomitant higher fasting duration.

In conclusion, movements and habitat use of female elephant seals during their moult appear to show greater variability than previously documented. Aggregative behaviour and habitat selection may be linked to energetic constraints faced while moulting on land. Further studies that investigate energy expenditure and behaviour during the moult may reveal greater detail on individual strategies of female elephant seals during this relatively understudied stage of their lifecycle.

Author Contributions statement

- CG, AA, DM, SG and LC conceived the ideas and designed methodology;
- CT, SG, LC and WP collected the data;
- CT, LC and IP analysed the data;
- LC, CG, DM, AA and MT led the writing of the manuscript.

Acknowledgements and funding

The present research project was supported by the Institut Polaire Français Paul-Emile Victor (IPEV program 1037). We thank the Terres Australes et Antarctiques Françaises for logistic support, Christophe Guinet (CEBC CNRS; IPEV program 109) for facilitating fieldwork, Pierre-Yves Henry and Isabelle Hardy (UMR 7179 CNRS/MNHN) for assistance in data treatment and also Malcolm O'Toole, Pauline Vuarin and Lucas Delalande for valuable field assistance.

The overall study was funded by the Institut Polaire Français Paul-Emile Victor (IPEV Program 1037 HEnergyES), doctoral fellowships of French Ministry of Higher Education and Research, the University of St Andrews, the Marine Alliance for Science and Technology for Scotland (MASTS) and the Carnegie Trust for the Universities of Scotland.

Conflict of Interest: The authors declare that they have no conflict of interest.

Data Accessibility

No database from the manuscript has been made publicly available yet. Data are available upon request.

Table and figures

Table 1 Dates when counts were undertaken and the number of female elephant seals equipped with GPS loggers, along with the mean number of days of observation.

Date	Transects (days)	Quadrats (days)		Good weather (days)	Bad weather (days)	Females captured [equipped with GPS]	Observation (days)
		Q	Q'				
Jan 9 to Feb 23, 2012	30	14	/	/	/	15 [7]	5.87 ± 3.31
Dec 23, 2013 to Mar 3, 2014	40	33	16	5	7	26 [11]	5.04 ± 2.97
Dec 24, 2014 to Jan 14, 2015	11	12	11	8	2	7 [2]	1.29 ± 0.49
Jan 23 to Feb 26, 2016	18	18	18	5	9	12 [3]	4.5 ± 1.57

Figure 1 Aggregation of moulting female southern elephant seals (*Mirounga leonina*) in a wallow



Figure 2 Location of Pointe Suzanne and Pointe Morne in eastern Kerguelen (A) and topography of the study site (B) with contours (m) in dotted grey lines and position of the automatic weather station (cross). Transects T1 (grass, fullline) and T2 (beach, dottedline) are in the northern coast (B). Quadrats Q (wallows, full square) and Q' (3 habitats, dotted square) are in the southern coast (B)

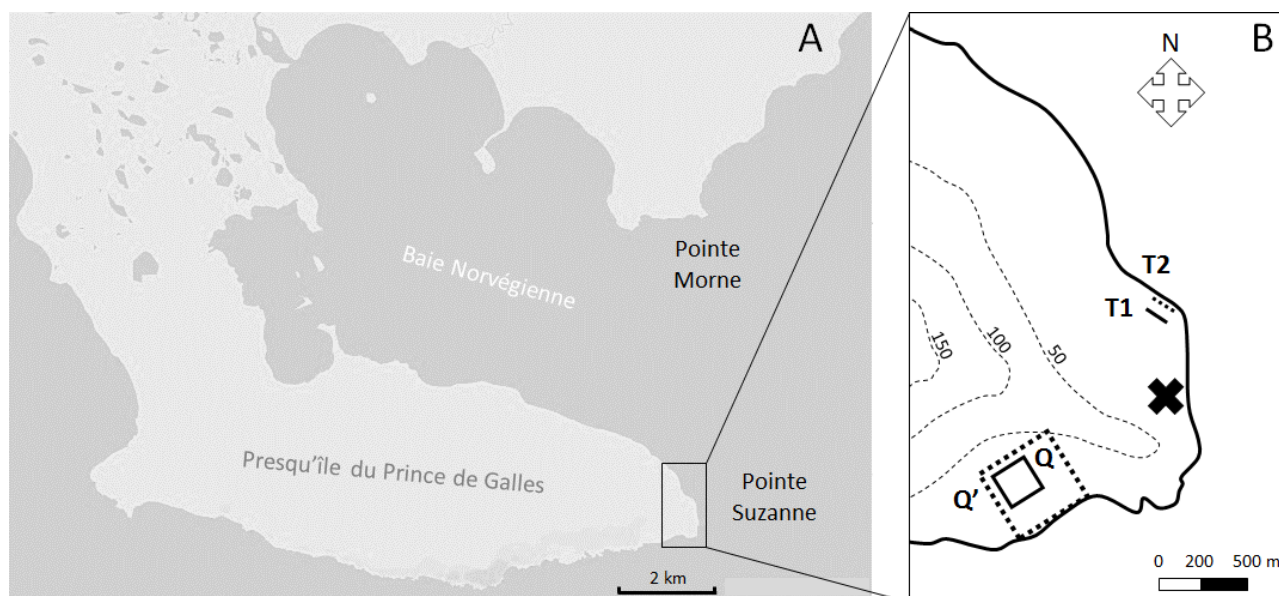


Figure 3 Mean number of female southern elephant seals per habitat during the moulting season (data from Q' counts, from 2014 to 2016)

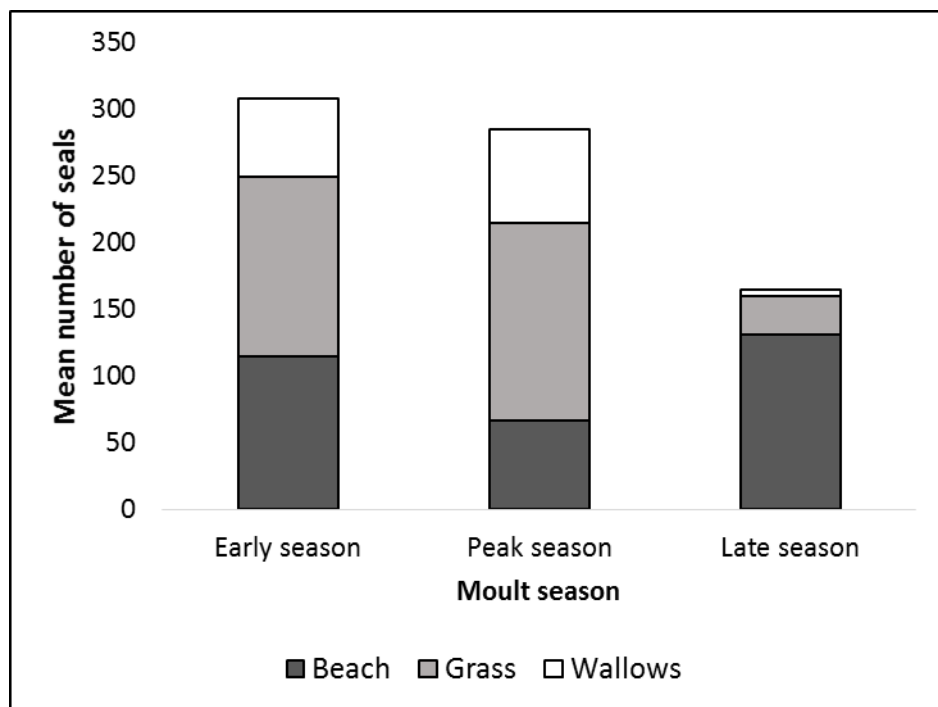


Figure 4 Positions and habitat use of moulting female southern elephant seals from visual observations (60 individuals tracked for 3-20 days in 2012, 2014-16)

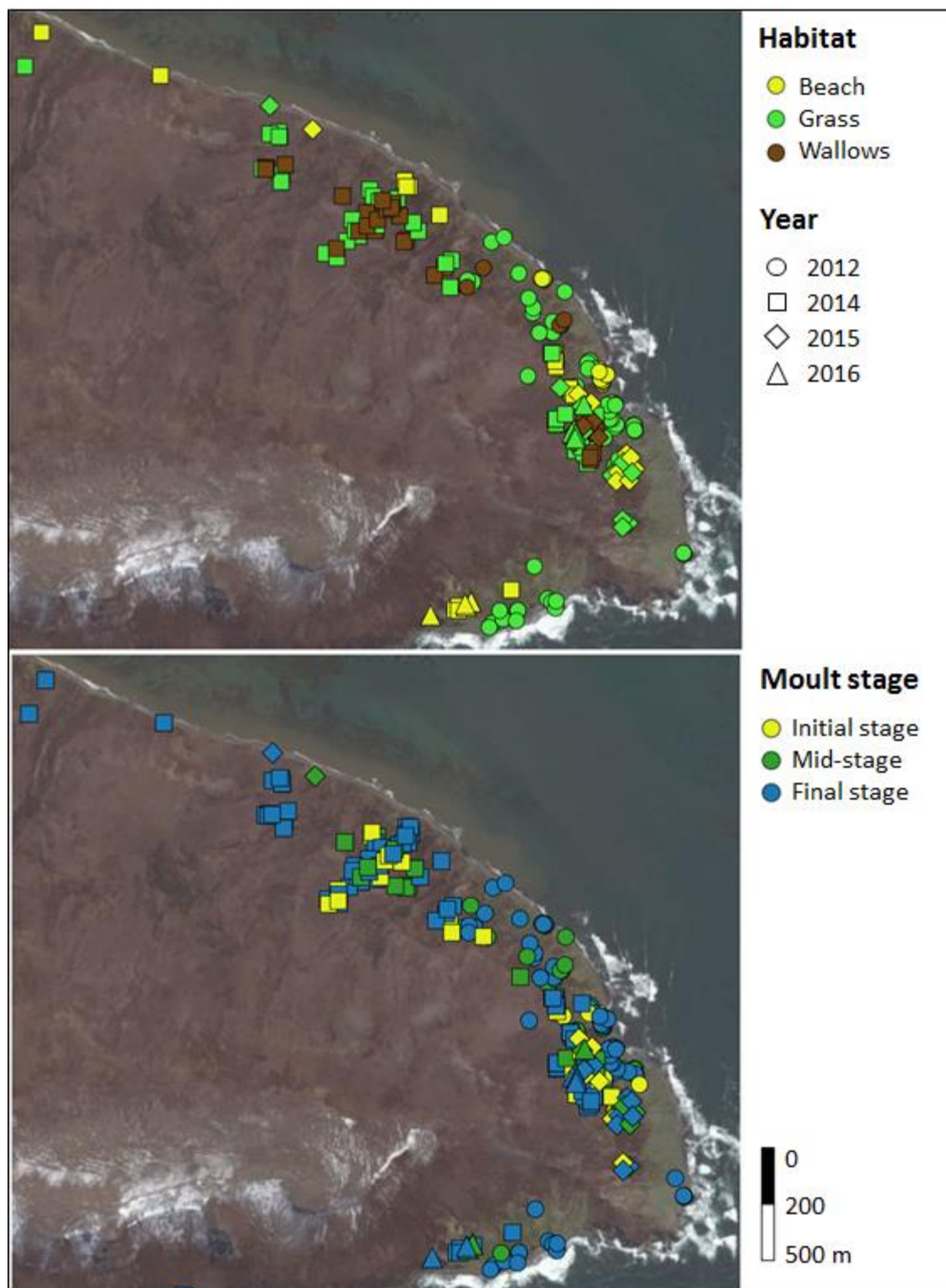


Figure 5 Distribution of female southern elephant seals on non-wallow habitats on “good weather” (A) and “bad weather” (B) days, depending on moult season (data from Q’ counts, from 2014 to 2016)

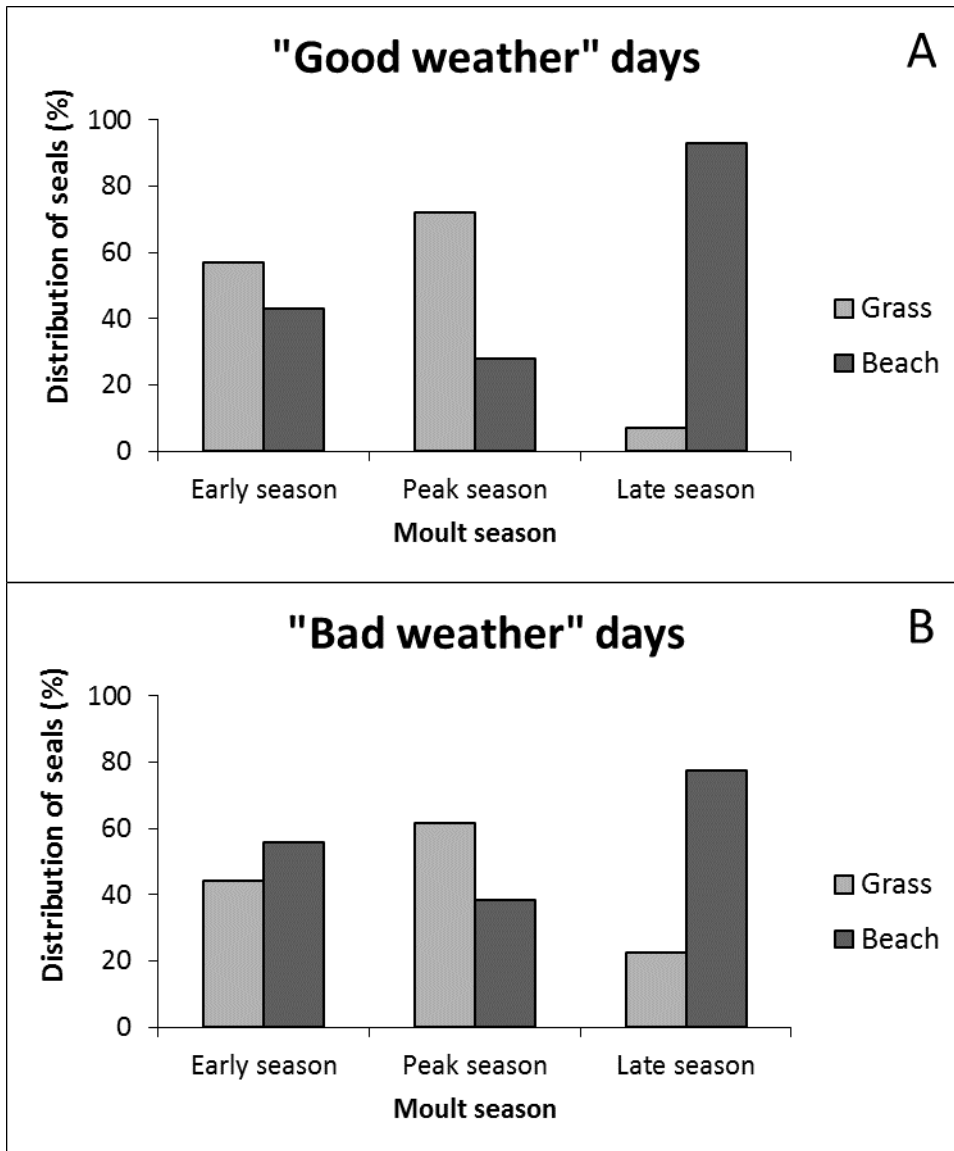
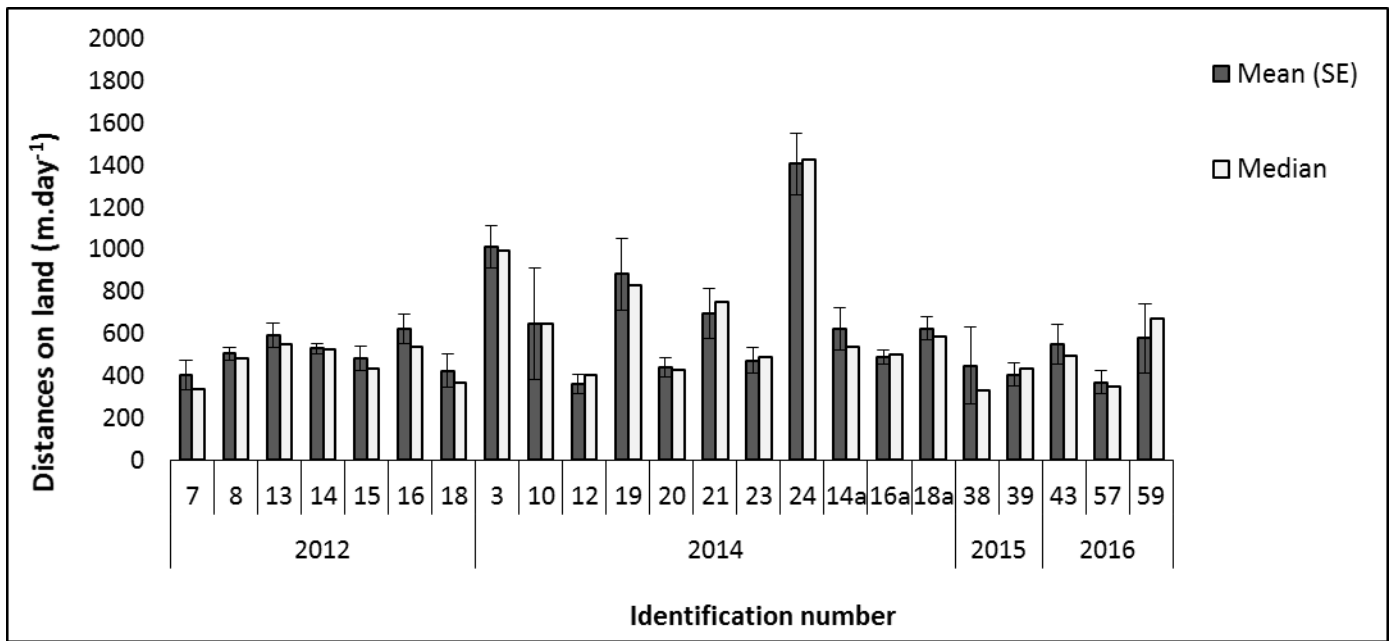


Figure 6 Distances moved by female southern elephant seals on land ($\text{m}\cdot\text{day}^{-1}$) in 2012 and 2014-16 during 6.5 ± 2.75 days

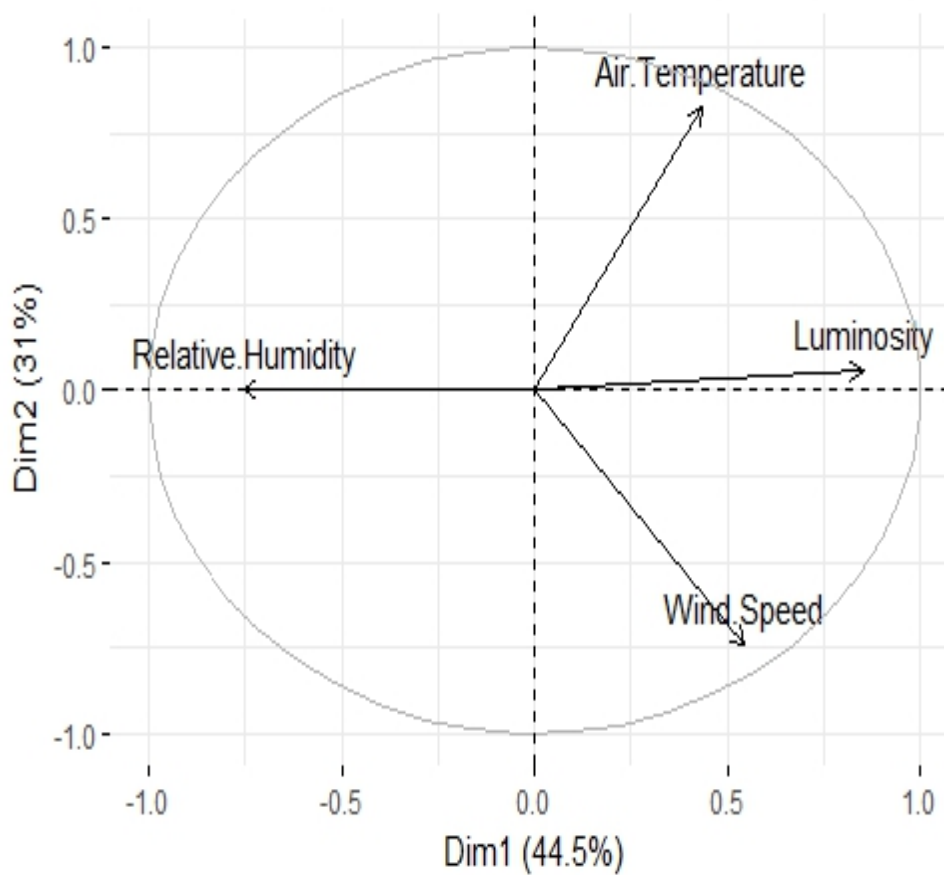


Supporting information

PCA: weather data from Q' counts (weather index used for analyses of habitat use at a population level)

Variable	Mean \pm SD	PC1 ₁	PC2 ₁
Air temperature (°C)	9.9 \pm 3.0	0.44	0.83
Relative humidity (%)	76 \pm 9.0	-0.75	0.004
Solar radiation (W/m ²)	470 \pm 382	0.85	0.06
Mean wind speed (m/s)	2.6 \pm 1.4	0.54	-0.74

Visualization of the variables on the factor map (scatter diagram of the correlation circle)



References

- Ashwell-Erickson, S., Fay, F. H., Elsner, R., & Wartzok, D. (1986). Metabolic and hormonal correlates of molting and regeneration of pelage in Alaskan harbor and spotted seals (*Phoca vitulina* and *Phoca largha*). *Canadian Journal of Zoology*, 64(5), 1086–1094. doi: 10.1139/z86-163
- Boyd, I. L., & Arnbom, T. (1991). Diving behaviour in relation to water temperature in the southern elephant seal: foraging implications. *Polar Biology*, 11(4), 259–266. doi: 10.1007/BF00238460
- Boyd, I., Arnbom, T., & Fedak, M. (1993). Water flux, body composition, and metabolic rate during molt in female southern elephant seals (*Mirounga leonina*). *Physiological Zoology*, 66(1), 43–60.
- Carlini, A. R., Marquez, M. E. I., Daneri, G. A., & Poljak, S. (1999). Mass changes during their annual cycle in females of southern elephant seals at King George Island. *Polar Biology*, 21(4), 234–239. doi: 10.1007/s003000050358
- Chaise, L. L., Paterson, W., Laske, T. G., Gallon, S. L., McCafferty, D. J., Thery, M., ... Gilbert, C. (2017). Implantation of subcutaneous heart rate data loggers in southern elephant seals (*Mirounga leonina*). *Polar Biology*, , 1-6. doi: 10.1007/s00300-017-2144-x
- Chapuis, J. L., Frenot, Y., & Lebouvier, M. (2004). Recovery of native plant communities after eradication of rabbits from the subantarctic Kerguelen Islands, and influence of climate change. *Biological Conservation*, 117(2), 167–179. doi: 10.1016/S0006-3207(03)00290-8
- Codde, S. A., Allen, S. G., Houser, D. S., & Crocker, D. E. (2016). Effects of environmental variables on surface temperature of breeding adult female northern elephant seals, *Mirounga angustirostris*, and pups. *Journal of Thermal Biology*, 61, 98–105. doi: 10.1016/j.jtherbio.2016.09.001
- Crocker, D. E., Williams, J. D., Costa, D. P., & Le Boeuf, B. J. (2001). Maternal traits and reproductive effort in northern elephant seals. *Ecology*, 82(12), 3541–3555. doi: 10.2307/2680171
- Cruwys, E., & Davis, P. B. (1994). Moulting southern elephant seals, *Mirounga leonina* (L.) and local weather conditions, on Livingston Island, South Shetland Islands. *Polish Polar Research*, 15, 135–146.
- Cruwys, E., & Davis, P. B. (1995). The effect of local weather conditions on the behaviour of moulting southern elephant seals, *Mirounga leonina* (L.). *Polar Record*, 31(179), 427-430. doi:

- Davis, R. W., Fuiman, L. A., Williams, T. M., & Le Boeuf, B. J. (2001). Three-dimensional Movements and Swimming Activity of Northern Elephant Seal. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 129(4), 759–770. doi: 10.1098/rsbl.2009.0719
- Feltz, E. T., & Fay, F. H. (1966). Thermal requirements in vitro of epidermal cells from seals. *Cryobiology*, 3(3), 261-265. doi: 10.1016/S0011-2240(66)80020-2
- Gilbert, C., McCafferty, D., Le Maho, Y., Martrette, J. M., Giroud, S., Blanc, S., & Ancel, A. (2010). One for all and all for one: The energetic benefits of huddling in endotherms. *Biological Reviews*, 85(3), 545–569. doi: 10.1111/j.1469-185X.2009.00115.x
- Grellier, K., Thompson, P. M., & Corpe, H. M. (1996). The effect of weather conditions on harbour seal (*Phoca vitulina*) haulout behaviour in the Moray Firth, northeast Scotland. *Canadian Journal of Zoology*, 74(10), 1806–1811. doi: 10.1139/z96-201
- Guinet, C., Roux, J. P., Bonnet, M., & Mison, V. (1998). Effect of body size, body mass, and body condition on reproduction of female South African fur seals (*Arctocephalus pusillus*) in Namibia. *Revue canadienne de zoologie*, 76(8), 1418-1424. doi: 10.1139/z98-082
- Heath, M. E., McGinnis, S. M., & Alcorn, D. (1976). Comparative thermoregulation of suckling and weaned pups of the northern elephant seal, *Mirounga angustirostris*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 57(2), 203-206. doi: 10.1016/0300-9629(77)90456-X
- Hind, A. T., & Gurney, W. S. C. (1998). Are there thermoregulatory constraints on the timing of pupping for harbour seals?. *Canadian Journal of Zoology*, 76(12), 2245-2254. doi: 10.1139/z98-181
- Hindell, M. A., Lea, M.-A., Morrice, M. G., & McMahon, C. R. (2000). Metabolic Limits on Dive Duration and Swimming Speed in the Southern Elephant Seal *Mirounga leonina*. *Physiological and Biochemical Zoology: Ecological and Evolutionary Approaches*, 73(6), 790–798. doi: 10.1086/318104
- Hindell, M. A., Burton, H. R., & Slip, D. J. (1991). Foraging areas of southern elephant seals, *Mirounga leonina*, as inferred from water temperature data. *Marine and Freshwater Research*, 42, 115-28. doi: 10.1071/MF9910115
- Hindell, M., Slip, D., & Burton, H. (1994). Body mass loss of moulting female southern elephant seals, *Mirounga leonina*, at Macquarie Island. *Polar Biology*, 14,(4) 275–278. doi: 10.1007/BF00239176

- Kenyon, K. W., & Rice, D. W. (1959). Life history of the Hawaiian monk seal. *Pacific Science*, 8, 215–252.
- Lawrence, J. M. (1986). Proximate composition and standing crop of *Durvillaea antarctica* (Pheophyta) in the Bay of Morbihan, Kerguelen (South Indian Ocean). *Marine Ecology Progress Series*, 33, 1-5. doi: 10.3354/meps033001
- Laws, R. M. (1956). The elephant seal (*Mirounga leonina* Linn.) II. General, social and reproductive behaviour. Falkland Islands Dependencies Survey, Scientific Reports, 13, 1-66.
- Le Boeuf, B. J., & Laws, R. M. (1994). Elephant seals: an introduction to the Genus. In B. J. Le Boeuf & R. M. Laws (Eds.), *Elephant seals: population ecology, behavior, and physiology* (pp. 1–28). Berkeley: University of California Press.
- Ling, J. K. (1968). The skin and hair of the southern elephant seal, *Mirounga leonina* (L.): III. Morphology of the adult integument. *Australian Journal of Zoology*, 16, 629–645. doi: 10.1071/ZO9680629
- Ling, J. K. (1970). Pelage and Molting in Wild Mammals with Special Reference to Aquatic Forms. *The Quarterly Review of Biology*, 45(1), 16-54. doi: 10.1086/406361
- Liwanag, H. E. M., Berta, A., Costa, D. P., Budge, S. M., & Williams, T. M. (2012). Morphological and thermal properties of mammalian insulation: The evolutionary transition to blubber in pinnipeds. *Biological Journal of the Linnean Society*, 107(4), 774–787. doi: 10.1111/j.1095-8312.2012.01992.x
- Mauck, B., Bilgmann, K., Jones, D. D., Eysel, U., & Dehnhardt, G. (2003). Thermal windows on the trunk of hauled-out seals: hot spots for thermoregulatory evaporation?. *Journal of Experimental Biology*, 206, 1727–1738. doi: 10.1242/jeb.00348
- McMahon, C. R., Burton, H., Slip, D., McLean, S., & Bester, M. (2000). Field immobilisation of southern elephant seals with intravenous tiletamine and zolazepam. *Veterinary Record*, 146(9), 251–254. doi: 10.1136/vr.146.9.251
- Nicolaysen, K., Frey, F. A., Hodges, K. V., Weis, D., & Giret, A. (2000). ⁴⁰Ar/³⁹Ar geochronology of flood basalts from the Kerguelen Archipelago, southern Indian Ocean: Implications for Cenozoic eruption rates of the Kerguelen plume. *Earth and Planetary Science Letters*, 174, 313–328. doi: 10.1016/S0012-821X(99)00271-X
- Norris, A. L., Houser, D. S., & Crocker, D. E. (2010). Environment and activity affect skin temperature in breeding adult male elephant seals (*Mirounga angustirostris*). *The Journal of Experimental Biology* 213, 4205-4212. doi: 10.1242/jeb.042135

- Parsons, E. C. M., Bauer, A., McCafferty, D., Simmonds, M. P., & Wright, A. J. (2013). *An Introduction to Marine Mammal Biology and Conservation*. Jones and Bartlett Learning.
- Paterson, W., Sparling, C. E., Thompson, D., Pomeroy, P. P., Currie, J. I., & McCafferty, D. J. (2012). Seals like it hot: Changes in surface temperature of harbour seals (*Phoca vitulina*) from late pregnancy to moult. *Journal of Thermal Biology*, 37(6), 454–461. doi: 10.1016/j.jtherbio.2012.03.004
- Pauli, B., & Terhune, J. (1987). Meteorological influences on harbour seal haul-out. *Aquatic Mammals*, 13(3), 114–118.
- Redman, P., Pomeroy, P. P., & Twiss, S. D. (2001). Grey seal maternal attendance patterns are affected by water availability on North Rona, Scotland. *Canadian Journal of Zoology*, 79(6), 1073–1079. doi: 10.1139/z01-081
- Ropert-Coudert, Y., Kato, A., Grémillet, D., & Crenner, F. (2012). Bio-logging: recording the ecophysiology and behaviour of animals moving freely in their environment. In J.-F. Le Galliard, J.-M. Guarini & F. Gaill (Eds.), *Sensors for Ecology* (pp. 17-42). CNRS Institut Ecologie et Environnement, Paris: CNRS Edition.
- Schmidt-Nielsen, K. (1997). *Animal Physiology: Adaptation and Environment* (5th ed.). Cambridge: University Press.
- Setsaas, T. H., Bester, M. N., Van Niekerk, J. H., Roux, J. P., & Hofmeyr, G. J.G. (2008). Dispersion during the moult haulout of southern elephant seals at the Courbet Peninsula, Iles Kerguelen. *Polar Biology*, 31, 249–253. doi: 10.1007/s00300-007-0378-8
- Twiss, S. D., Caudron, A., Pomeroy, P. P., Thomas, C. J., & Mills, J. P. (2000). Fine scale topographic correlates of behavioural investment in offspring by female grey seals (*Halichoerus grypus*). *Animal behaviour*, 59(2), 327-338. doi: 10.1006/anbe.1999.1320
- Twiss, S. D., Wright, N. C., Dunstone, N., Redman, P., Moss, S., & Pomeroy, P. P. (2002). Behavioral evidence of thermal stress from over-heating in UK breeding gray seals. *Marine Mammal Science*, 18(2), 455-468. doi: 10.1111/j.1748-7692.2002.tb01048.x
- Watts, P. (1992). Thermal Constraints on Hauling Out By Harbor Seals (*Phoca vitulina*). *Canadian Journal of Zoology*, 70(3), 553–560. doi: 10.1139/z92-083
- White, F. N., & Odell, D. K. (1971). Thermoregulatory Behavior of the Northern Elephant Seal, *Mirounga angustirostris*. *Journal of Mammalogy*, 52(4), 758-774. doi: 10.2307/1378924
- Whittow, G. C. (1987). Thermoregulatory adaptations in marine mammals: interacting effects of

exercise and body mass. A review. *Marine Mammals Science*, 3(3), 220-241. doi: 10.1111/j.1748-7692.1987.tb00165.x

Williams, T. M., & Worhity, G. A. J. (2002). Anatomy and Physiology: the Challenge of Aquatic Living. In A. R. Hoelzel (Ed.), *Marine mammal biology: an evolutionary approach* (pp. 73-97). Oxford, UK: Blackwell Science.

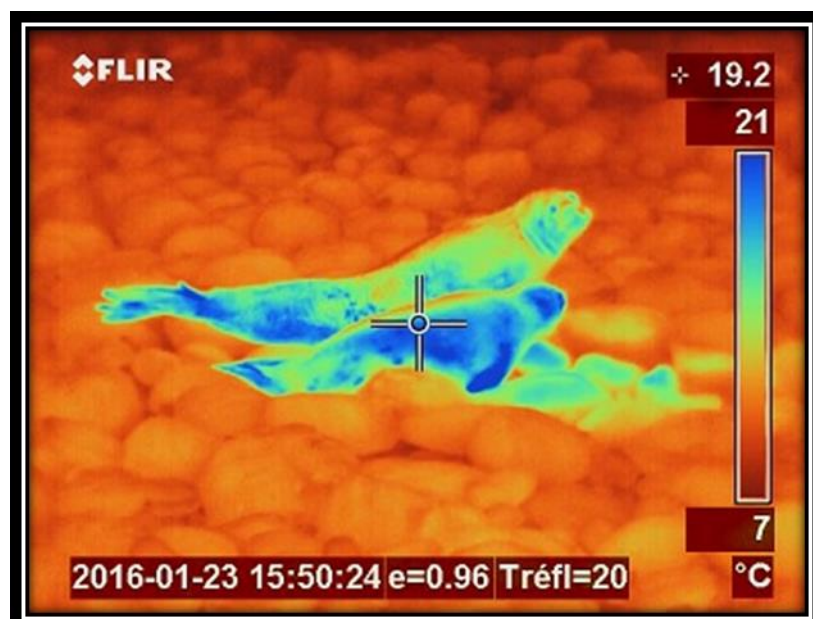
Worthy, G. A. J., Morris, P. A., Costa, D. P., & Le Boeuf, B. J. (1992). Molt energetics of the northern elephant seal (*Mirounga angustirostris*). *Journal of Zoology*, 227(2), 257–265. doi: 10.1111/j.1469-7998.1992.tb04821.x

Yochem, P. K., & Stewart, B. S. (2009). Hair and fur. In W. F. Perrin, B. Würsig & J. G. M. Thewissen (Eds.), *Encyclopedia of marine mammals, 2nd ed.* (pp. 529-530). San Diego, California: Academic Press.

Statement Data Archiving

We intend to archive data from the manuscript in Dryad Digital Repository.

Etude thermique



2. La thermorégulation sociale de l'éléphant de mer austral au cours de la mue

OBJECTIF 2.

- a) Quels sont les facteurs intrinsèques (stade de mue) et extrinsèques (habitat, conditions météorologiques) qui influencent le comportement d'agrégation ?
- b) Existe-t-il un type d'habitat préférentiel ?
- c) Quelle est l'influence du comportement d'agrégation sur la température corporelle ?

Article 2: Chaise L. L., McCafferty D. J., Krellenstein A., Gallon S. L., Paterson W., Théry M., Ancel A., Gilbert C. (en préparation). Huddling behaviour and social thermoregulation of moulting female southern elephant seals (*Mirounga leonina*).

Soumission prévue: *Journal of Thermal Biology*

2.1. Principaux résultats

Nous avons mis en évidence des variations météorologiques locales significatives entre les différents habitats (test de Kruskal-Wallis), basées sur leur type de substrat et leur topographie (ou situation géographique ; **Figures 6 et 7B**). Les souilles semblent être un habitat plus chaud (température du sol supérieure à celle de l'air d'environ +5°C ; $p < 0,0001$) et protégé du vent ($p = 0,04$; **Tableau 4**).

Le gradient de température de surface corporelle (ΔT_{corps}) des éléphants de mer femelles varie en fonction de leur stade de mue (test de Kruskal-Wallis). En effet, nous avons observé que ΔT_{corps} (positivement corrélé aux pertes thermiques) augmente en milieu de mue ($p = 0,0007$), comparé au début et à la fin de la mue (**Figure 21**).

Habitat (substrat)	Comptages (jours)	Température de l'air T_{air} (°C)	Température du sol T_{sol} (°C)	$T_{sol} - T_{air}$ (°C)	Humidité relative (%)	Vitesse du vent (m/s)	Rayonnement (W/m^2)
Herbe	54	9,0 ± 3,0	7,6 ± 1,5 a	-0,9 ± 2,3	71 ± 14	4,8 ± 2,9 b	569 ± 363
Plage	54	9,4 ± 3,1	9,9 ± 2,7 a	0,5 ± 2,8	73 ± 26	4,6 ± 3,1	555 ± 387
Souilles	39	9,2 ± 2,9	14,1 ± 5,1 a	5,4 ± 5,6 a	70 ± 13	3,4 ± 2,3 b	464 ± 366

Tableau 4 : Variation des paramètres météorologiques (moyenne ± écart-type) entre les différents habitats, mesurés au départ de chaque transect et quadrat entre 2012 et 2014-2015 (les valeurs annotées « a » diffèrent des deux autres types d'habitat et les valeurs annotées « b » diffèrent seulement entre elles ; test post hoc après un test de Kruskal-Wallis : $p < 0,05$).

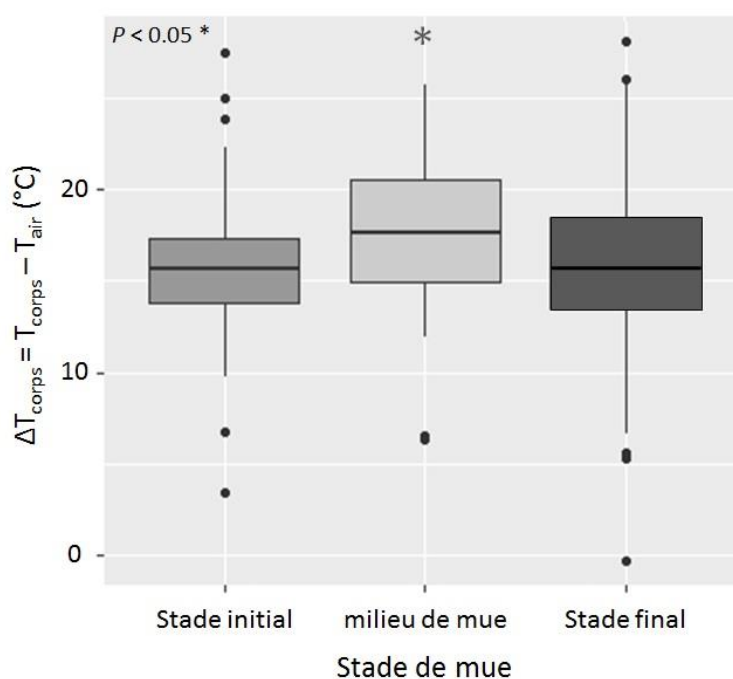


Figure 21 : Variation du gradient de température de surface corporelle au cours de la mue. Données du suivi individuel de 2012 et 2014 et des données populationnelles de 2012 et 2014-2015 (N = 842 ; test post hoc après un test de Kruskal-Wallis : $p < 0,05$ *).

Le comportement d'agrégation des éléphants de mer femelles varie en fonction du type d'habitat occupé et des conditions météorologiques (MLGM et test de Wilcoxon-Mann-Whitney par habitat). Nous avons montré que le taux d'agrégation (soit le pourcentage d'individus agrégés) et la taille des agrégations étaient en moyenne supérieurs dans les souilles comparés aux habitats herbe et plage ($p < 0,0001$), et supérieur sur l'habitat plage comparé à l'habitat herbe ($p = 0,009$; $p = 0,02$; **Figure 22A,B**). De même, en ce qui concerne la géométrie des agrégations, davantage d'individus se retrouvent en position centrale (vs. périphérique) pour une taille d'agrégation identique sur l'habitat herbe comparé aux souilles et à la plage ($p < 0,0001$; **Figure 22C**). De plus, le taux d'agrégation, la taille des agrégations et le nombre d'individus en position centrale au sein d'une agrégation de taille donnée augmentent dans les souilles lors des jours de « mauvais temps » comparés aux jours de « beau temps » ($p = 0,01$; $p = 0,005$) ; et il en est de même pour la taille des agrégations sur l'habitat plage ($p = 0,0009$; **Figure 22**).

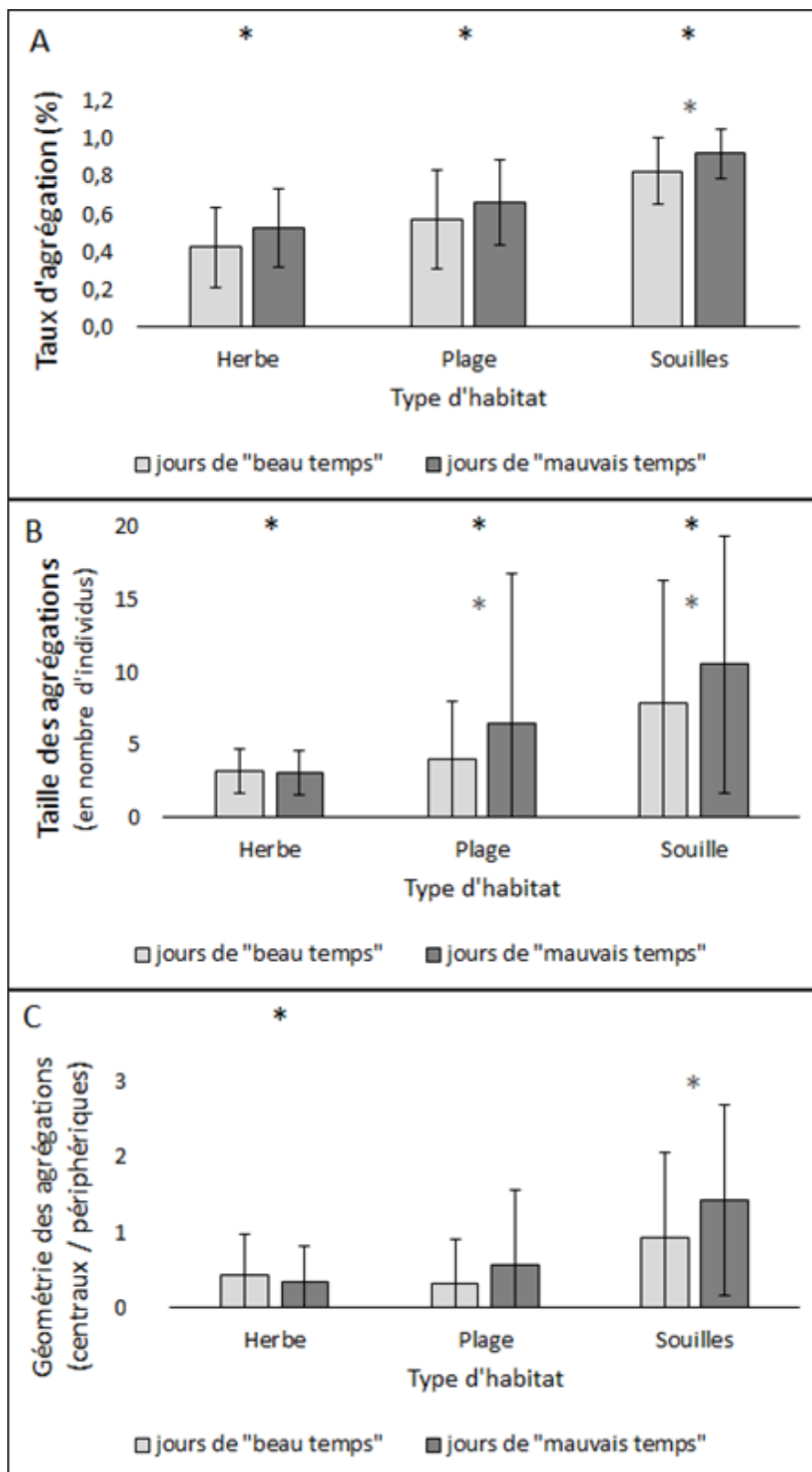


Figure 22 : Variations du comportement d'agrégation en fonction du type d'habitat et des conditions météorologiques. Les données proviennent de l'étude populationnelles entre 2012 et 2014-2015 (MLGM : différence entre habitat $p < 0,05^*$, en noir ; test de Wilcoxon par habitat : $p < 0,05^*$, en gris).

Nous avons mis en évidence que le comportement d'agrégation influençait la température corporelle et les pertes thermiques (tests de Wilcoxon-Mann-Whitney). En effet, le gradient de température au point d'insertion de la nageoire latérale ($\Delta T_{\text{nageoire}} = T_{\text{nageoire}} - T_{\text{air}} (\text{°C})$) des individus observés en agrégation, sur l'habitat herbe, était significativement inférieur à celui des individus observés isolés, en moyenne de 1,4°C (**Figure 23**). La température stomacale des individus suivis variait aussi en fonction de leur statut d'agrégation : la température stomacale des individus agrégés était inférieure à celle des individus observés isolés, en moyenne de 1,0°C (**Figure 24**). La température des individus observés en agrégation a même été enregistrée à des valeurs < 36°C (**Figure 24**). De plus, il a été observé dans les souilles que l'augmentation de la taille des agrégations (en nombre d'individus) s'accompagnait d'une faible baisse du gradient de température de surface de ces agrégations.

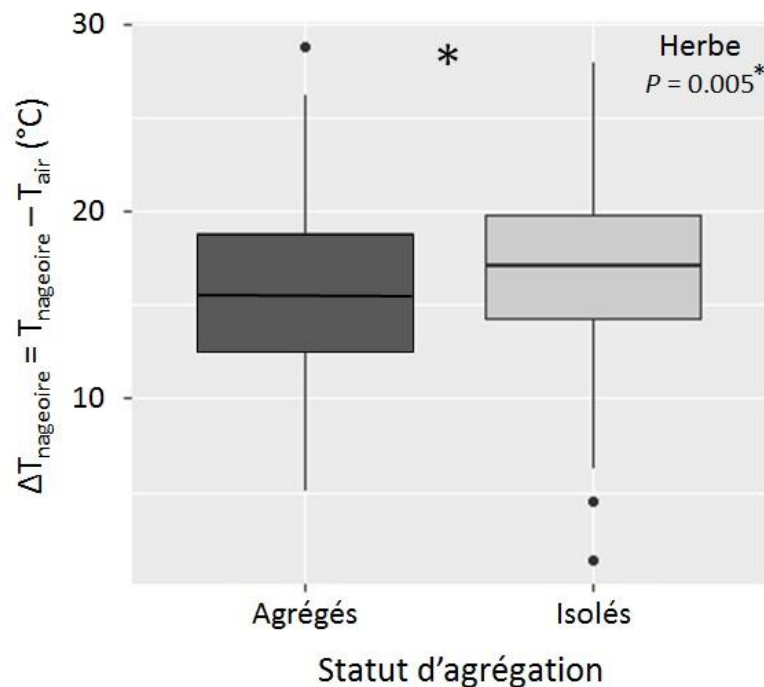


Figure 23 : Variation du gradient de température de surface ($\Delta T_{\text{nageoire}}$) en fonction du statut d'agrégation (test de Wilcoxon ; moyenne \pm écart-type : individus agrégés : $15,8 \pm 4,3^\circ\text{C}$, $15,5 [12,6 ; 18,8]$; individus isolés : $17,2 \pm 4,3^\circ\text{C}$, $17,1 [14,3 ; 19,8]$). Données populationnelles sur habitat herbe (N = 376). Température de l'air en moyenne de $9,2 \pm 2,5^\circ\text{C}$.

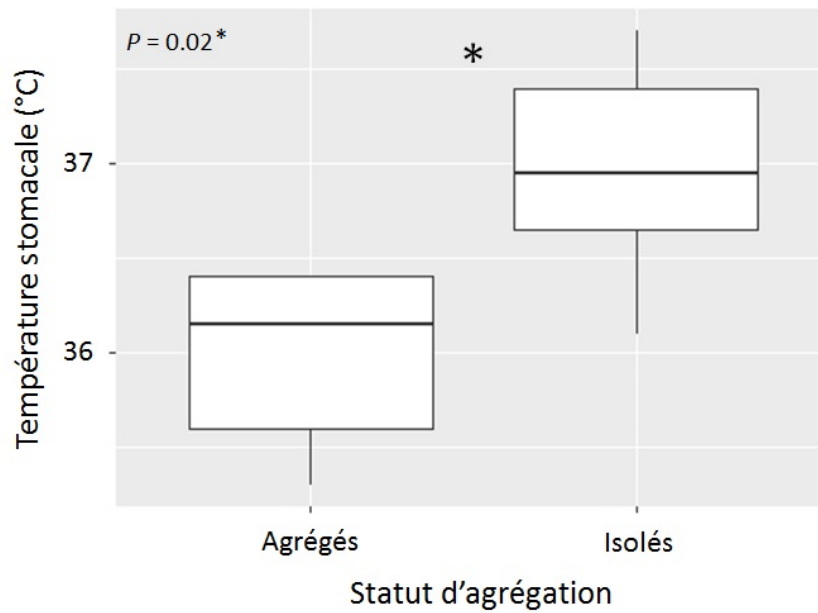


Figure 24 : Variation de la température stomacale de 6 individus équipés entre 2014 et 2016 en fonction du statut d'agrégation (test de Wilcoxon, N = 12 ; individus agrégés : $36,0 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$, 36,2 [35,6 ; 36,4]; individus isolés : $37,0 \pm 0,6^{\circ}\text{C}$, 37,0 [36,7 ; 37,4]).

Bien que la relation ne soit pas significative, le taux relatif d'agrégation individuel tendait à être positivement corrélé à la vitesse de mue (corrélation de Spearman : $p = 0,09$; **Figure 25**).

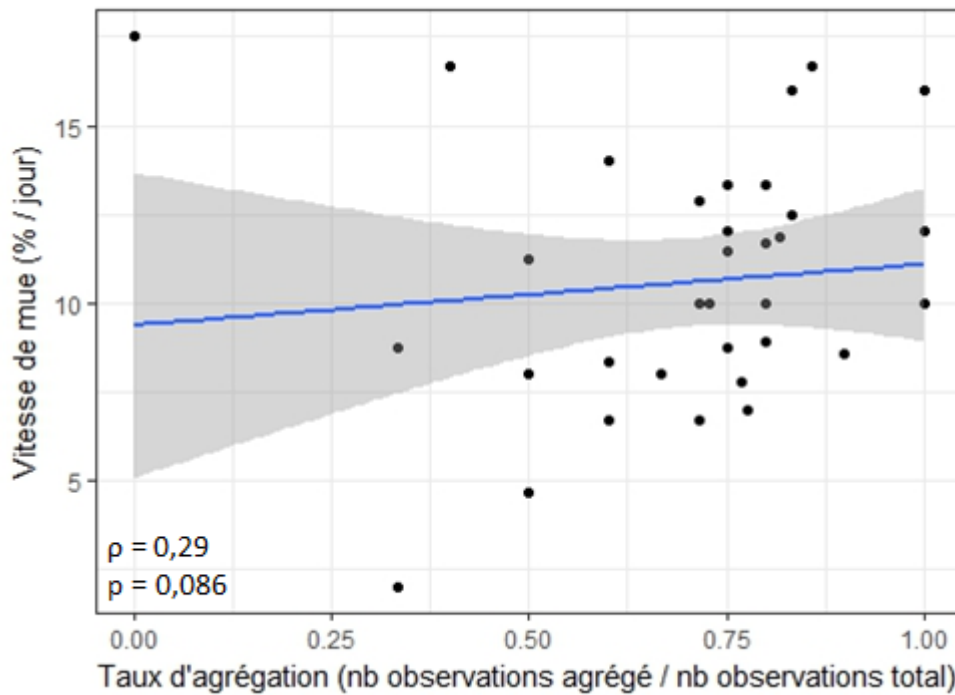


Figure 25 : Evolution de la vitesse en mue (en pourcentage de mue effectuée par jour) en fonction du taux d'agrégation individuel observé chez 41 individus entre 2012 et 2016 (corrélacion de Spearman non significative $p < 0,1$).

2.2. Discussion et conclusion

L'évolution de la température corporelle de surface au cours de la mue suggère que les contraintes thermiques (pertes thermiques) augmentent en milieu de mue. Or, le comportement d'agrégation est davantage exprimé en milieu de mue.

De plus, les souilles apparaissent comme un habitat spécifique du comportement d'agrégation et favorable à la mue : offrant un substrat plus chaud et un milieu plus abrité (d'où une diminution des pertes thermiques par conduction et convection) où le comportement d'agrégation est fortement exprimé (en nombre et en taille).

Le comportement d'agrégation permettrait de diminuer le coût de la thermorégulation en réduisant les pertes thermiques (par diminution de la surface exposée au froid et par création d'un microclimat favorable), permettant ainsi la diminution de production de chaleur métabolique. Notre hypothèse présentant le comportement d'agrégation des éléphants de mer au cours de la mue comme un comportement de thermorégulation semble être confirmée par l'intensification du comportement d'agrégation lorsque les conditions météorologiques se dégradent, ainsi que l'influence du comportement sur la température corporelle.

Les individus agrégés ont une température de surface et interne plus basse que les individus isolés : cette différence devrait engendrer une économie d'énergie pour les individus en agrégation. Cependant, nous n'avons pas trouvé de relation entre taux d'agrégation individuel observé et perte de masse au cours de la mue. Il semblerait que la relation entre thermorégulations comportementale et physiologique soit plus complexe, la température corporelle et les pertes thermiques évoluant au cours de la mue. Des analyses complémentaires sur le taux métabolique au cours de la mue, en lien avec le comportement d'agrégation, nous permettraient de conclure sur l'utilisation d'une stratégie individuelle d'économie d'énergie.

Article 2

Huddling behaviour and social thermoregulation of moulting female southern elephant seals (*Mirounga leonina*)

Chaise L. L., McCafferty D. J., Krellenstein A., Gallon S. L., Paterson W., Théry M., Ancel A., Gilbert C.

(En préparation)

Soumission prévue : *Physiology & Behavior*

Huddling behavior and social thermoregulation of molting female southern elephant seals
(*Mirounga leonina*)

Laureline L. Chaise¹, Adélie Krellenstein¹, Susan L. Gallon², William D. Paterson³, Dominic J. McCafferty², Marc Théry¹, André Ancel⁴, Caroline Gilbert^{5,1}.

¹ UMR 7179 CNRS/MNHN, 1 avenue du petit château, 91800 Brunoy, France.

² Scottish Centre for Ecology and the Natural Environment, Institute of Biodiversity, Animal Health and Comparative Medicine, University of Glasgow, Rowardennan, Glasgow, G63 0AW, Scotland, UK.

³ Sea Mammal Research Unit, Scottish Oceans Institute, University of St Andrews, St Andrews, Fife KY16 8LB, UK.

⁴ Université de Strasbourg, CNRS, IPHC UMR 7178, 67000 Strasbourg, France.

⁵ Ethologie, Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort, 7 avenue du Général de Gaulle, 94700 Maisons-Alfort, France.

*Corresponding author:

Laureline Chaise

UMR 7179 CNRS/MNHN

1 Avenue du Petit Château

91800 Brunoy, France

llchaise@gmail.com

Keywords: Phocids, aggregation behavior, heat loss, habitat type, meteorological variations, stomach temperature

Abstract

Thermoregulation is particularly costly for homeotherms living in extreme environmental conditions. The southern elephant seal *Mirounga leonina* undertakes an annual catastrophic molt while fasting on land in a wet, windy and cold environment. However, southern elephant seals show characteristic aggregation patterns that are predicted to reduce high metabolic costs during the molt. Between 2012 and 2016, 59 female elephant seals were tracked on land during their molt to study their aggregation behavior in relation to molt stage, habitat type and local weather variations. Nine seals were equipped with stomach temperature loggers and infrared thermography was used to observe variation in body and surface temperature, respectively, in relation to molt stage and aggregation behavior. We found that thermal constraints varied during the molt, with a peak in heat loss during mid-stage of the molt. Wallows (mud pools) appear as a social and favorable habitat to aggregate while molting. Indeed, wallows offered a warmer microclimate (with higher ground temperature and lower wind speed). Moreover, there was a greater proportion of aggregated seals and larger group size in wallows. These aggregation patterns in wallows were influenced by local weather such that a greater proportion of seals positioned in the center of the aggregation, and larger group size occurred during days of unfavorable meteorological conditions. We also observed that elephant seals aggregated more during the mid-stage of molt and that aggregation behaviour reduced cost of thermogenesis as surface body temperature and stomach temperature was lower in aggregated compared to isolated seals, respectively by 1.0°C and 1.5°C. Huddling behaviour was therefore thermally advantageous for female southern elephant seals during the molt.

Abbreviations

- T_a air temperature
- T_g ground (substrate) temperature
- T_b body surface temperature
- T_f surface temperature at the insertion point of the lateral flipper
- T_h surface temperature of the aggregation (huddle)
- T_{stom} stomach temperature
- ΔT_b gradient of body surface temperature
- ΔT_f gradient of surface temperature at the insertion point of the lateral flipper
- ΔT_h gradient of surface temperature of the aggregation (huddle)

1. Introduction

In order to maintain a high and relatively constant body temperature, endotherms must increase heat production to compensate for heat loss in cold environments (Schmidt-Nielsen, 1997). Therefore, thermoregulation is energetically costly, leading to high metabolic rate, particularly for animals living in extreme environmental conditions (Scholander et al., 1950; Schmidt-Nielsen, 1997).

Most Antarctic and Sub-Antarctic birds and mammals forage at sea and breed or molt while fasting on land, thereby experiencing contrasting periods of energy use and environmental conditions. Living in different physical and thermal environments requires morphological, physiological and behavioral adaptations. For example, pinnipeds are adapted to heat conservation in a cold environment with a low ratio of surface area to volume, thick layer of subcutaneous blubber, and vascular peripheral anastomoses regulating cutaneous blood perfusion (Schmidt-Nielsen, 1997; Mauck et al., 2003). Behavioral adaptations to minimise heat loss are widespread in the wild. Indeed, social thermoregulation (huddling), widely used by endotherms, allows metabolic savings by reducing thermoregulatory costs (Gilbert et al., 2010). Reducing heat loss by huddling allows reallocating energy savings to other physiological processes (e.g. reproduction or growth).

Southern elephant seals *Mirounga leonina* experience an annual 'catastrophic' molt lasting one month, not only renewing their hair but also their cornified epidermis (Ling, 1968). The molt is particularly costly in this species. Indeed, molt metabolic rate in southern elephant seals is estimated to be 2-3 times higher than resting metabolic rate (Boyd et al., 1993), while a decrease in metabolism is described in other related species during the same period (northern elephant seals *Mirounga angustirostris*: Worthy et al., 1992; harbor seals *Phoca vitulina*: Ashwell-Erickson et al., 1986; Rosen and Renouf, 1998). During this process, female body mass loss averages 4-5 kg per day, mainly fat from blubber metabolism (Slip et al., 1992; Boyd et al., 1993; Carlini et al., 1999; Postma et al., 2013). Paterson et al. (2012) showed that heat loss of phocids increases during the molt, with an increase in skin temperature due to perfusion by vasodilation through the blubber layer to supply nutrients for epidermis renewal (Ashwell-Erickson et al., 1986). Feltz and Fay (1966) demonstrated *in vitro* that the epidermal cells of phocids require a minimum temperature of 17°C, and an optimal temperature of 37°C, to grow. Thus, molting elephant seals are likely to be more sensitive to heat loss because of their inability to avoid peripheral vascular circulation. The high metabolic rate observed in southern elephant seals while molting could be related to the fact that southern elephant seals molt in a cold environment with increased thermoregulatory costs.

Southern elephant seals aggregate in large groups, mostly in mud pools (wallows), while molting on land (Laws, 1956; Boyd et al., 1993; Chaise et al. submitted) and this behavior seems to be influenced by local weather conditions (Cruwys and Davis 1995; Chaise et al. submitted). In California sea lions (*Zalophus californianus*) huddling behavior increased in colder weather and allowed animals aggregated in the middle of a group to maintain a higher surface temperature than the substrate compared to isolated individuals (Liwanag et al., 2014). In the same way, huddling individuals of most mammal and bird species increase their body temperature (Gilbert et al., 2010). However, a higher gradient between body surface temperature and ambient temperature would result in increased heat loss and associated thermoregulatory cost (Canals et al., 1989; McCafferty et al., 2011). In contrast, Gilbert et al. (2007) showed that microclimate created by huddling (up to 37.5°C within tight huddles) allows male emperor penguins (*Aptenodytes forsteri*) to save energy during their breeding fast through decreases in core temperature. We therefore predict that aggregated adult southern elephant seals benefit from huddling, either by the maintenance of a higher body temperature allowing a more rapid molt, or a lowering of thermal gradients between surface and ambient temperature, allowing energy savings during the molt.

to the aim of this study was therefore evaluate thermal consequences of aggregation in molting females, using infrared thermography as a non-invasive technique to measure body surface temperature, of free-ranging pinnipeds (Mauck et al., 2003; McCafferty et al., 2005; Paterson et al., 2012; Liwanag et al., 2014; Codde et al., 2016). We expect aggregation behavior to be more intense in wallows, where elephant seals have been observed aggregating (Laws, 1956; Boyd et al., 1993; Chaise et al. submitted), compared to other habitats (grass and rocky beach), as wallows could be a warmer habitat for molting. We also expect that aggregation behavior increases in the middle of the molt (corresponding to a peak in surface temperature; Paterson et al., 2012) and when weather conditions are deteriorating (Liwanag et al., 2014). We therefore predict that aggregation allows elephant seals to modulate their body and skin temperatures to reduce the cost of thermoregulation and increase their rate of moult in order to minimise mass loss during the molting fast.

2. Material and methods

2.1. Data collection

2.1.1. Study site

Field work took place during four molting seasons of adult female elephant seals in 2012 and 2014-16 (Table 1), at the colony of Pointe Suzanne (49°26'S, 70°26'E) in Kerguelen Island (French Southern and Antarctic Lands). Based on the assumption that different areas would offer different thermal environments, the study site was divided into three different habitats based on substrate type and topography: stony beach, grassland and wallows (mud pools without vegetation created by aggregation of molting elephant seals within grassland).

2.1.2. Population-based data

Two line transects on beach habitat (49°26'02''S, 70°26'23''E - 49°25'59''S, 70°26'17''E) and grass habitat (49°26'00''S, 70°26'16''E - 49°26'03''S, 70°26'22''E) and one quadrat in willow habitat (49°26'16''S, 70°25'59''E - 49°26'20''S, 70°25'45''E - 49°26'32''S, 70°25'46''E - 49°26'26''S, 70°26'09''E) were defined to study the influence of habitat type and local meteorological parameters on elephant seal aggregation behavior during the molt. The transects and quadrat were scanned daily for a total of 220 scans between 2012 and 2014-15 (Table 1). At the start of each scan, meteorological variables, including air temperature (T_a , °C), ground temperature (T_g , °C; 5 cm depth; from 2014), relative humidity (%), wind speed ($m.s^{-1}$) and solar radiation ($W.m^{-2}$), were measured using hand-held devices (Kestrel 3000 Pocket Weather Meter; pyranometer SKS111, Skye Instruments Ltd, Llandrindod Wells, UK). During each scan, we recorded the molt stage of each seal observed (mainly adult females, with possible presence of few juveniles and males). We defined three molt stages, assessed by the percentage of old hair/skin shed (0%: no old hair shed to 100%: all old hair shed; $\pm 10\%$): this was then divided into initial stage (0-40% of old hair shed; still largely covered with old hair), mid-stage (50-80%; most of old hair shed and new hair still not grown) and final stage (90-100%; new hair growing). We recorded whether the observed seal was aggregated or isolated, where an aggregation was defined if at least two elephant seals were in physical contact. In an aggregation, an elephant seal was considered in a peripheral position (P) when only one of its sides was in physical contact with others, otherwise it was recorded as in a central position (C). We also calculated an aggregation score (number of aggregated seals / total number of seals) for each transect and quadrat, the size of each aggregation (number of aggregated seals) and the C/P ratio of the aggregation (number of central seals / number of peripheral seals). Thermal ($\pm 0.1^\circ C$) and digital images were taken (ThermaCAM®

P25, FLIR Systems, accuracy $\pm 2^{\circ}\text{C}$; Lumix DMC-FS35 EF-K, Panasonic; TG-4, Olympus) for each aggregation or isolated female.

2.1.3. Individual data

Between 2012 and 2016, 59 adult females were captured at the initial stage of molt, then tracked during 4.7 ± 2.9 days (range 1-13 daily observations), and 53 were recaptured at the final stage of molt (Table 1), 8.6 ± 4.3 days after their first capture (range 3-20 days). Elephant seals were captured on the colony, anaesthetized using tiletamine and zolazepam (McMahon et al., 2000; Chaise et al., 2017) and tagged on both or one hind flippers with plastic identification tag (Dalton ?). Females were weighed at capture and recapture (HST Mini-Weigher, 0-1000 kg \pm 0.5 kg, HST Scales UK Ltd) to obtain initial body mass and calculate body mass loss ($\text{kg}\cdot\text{d}^{-1}$). All captured seals were equipped with VHF transmitters (Series MM300 Marine Mammal Headmount, model MM340B, 7.1 x 3.5 x 2.1 cm; 92 g, Advanced Telemetry Systems, USA) to track them on land, and nine individuals were equipped with stomach temperature pills and time-depth recorders (TDR-STP-207D; SPLASH10-309, 76 x 56 x 32 mm, 125 g, Wildlife Computers, USA) between 2014 and 2016. Stomach temperature pills were swallowed under anesthesia using a lubricated flexible tube, and recorder tags were fixed on the head with epoxy bi-composed glue Araldite® (Sauvé et al., 2014). Stomach pills were set up to record stomach temperature every 10 s. Temperature was recorded during 4.9 ± 2.7 days (range 1-10 days) before signal was lost, due to natural passage of pill through the gut. For each observation of a tracked elephant seal, digital and thermal images were taken, and molt stage and aggregation status (aggregated or isolated) were determined. We calculated the individual aggregation rate (number of observations in aggregation / total number of observations). We also recorded meteorological variables (air and ground temperature, relative humidity, wind speed and solar radiation) close to the seal.

2.2. Data analyses

2.2.1. Thermal images

Thermal images were analyzed using the software ThermaCAM® Researcher Pro 2.10 (FLIR Systems, USA). For each image, we specified air temperature (i.e. measured air temperature T_a , $^{\circ}\text{C}$), relative humidity (%), distance and emissivity of 0.98 (McCafferty et al., 2011). For measurements on caught individuals, mean body surface temperature T_b was determined by fitting a polygon around visible body of seal, , and measure mean temperature, and fore flipper surface temperature T_f , as this is an important thermal window, from spot measurement from the

axillary (Mauck et al., 2003; Nienaber et al., 2010) (Fig.1A). For transects and quadrat data, surface temperature of the aggregation T_h was determined by fitting a polygon around visible bodies of aggregated seals (mean temperature) and T_f from spot measurement from visible axillary of each seal (Fig.1B). Wet seals and images out of focus were discarded from analysis.

2.2.2. Surface body temperature of population-based data

Correlation between T_b and T_f of individuals in 2012 and 2014 was analyzed using a linear model ($R^2 = 0.74$, $F = 247.2$, $df = 87$, $P < 0.0001$) after normality and equality of variances were verified. We therefore used the linear regression for individuals ($T_b = 4.59 + 0.81 * T_f$ (°C)) to estimate body surface temperature (T_b) from lateral flipper surface temperature (T_f) recorded in seals observed during transects and quadrat scans.

2.2.3. Weather index

A temporary automatic weather station (MiniMet, Skye Instruments Ltd) located at Pointe Suzanne (49°26'18''S 70°26'31''E) recorded air temperature (°C), relative humidity (%), wind speed ($m \cdot s^{-1}$), solar radiation ($W \cdot m^{-2}$) and precipitation (mm) every 30 min during field seasons and summarized to give daily averages and daily rainfall. We used a centered-scale Principal Component Analysis (PCA) to determine an integrated weather index (from air temperature, relative humidity, wind speed, solar radiation, and precipitation) in order to examine effects of weather on aggregation behavior (dudi.pca in ade4 package; Supplementary material S1). The first component (PC1) accounted for 39% of the variation, the second (PC2) for 23% and the third (PC3) for 19%. PC1 received major positive loadings from relative humidity and precipitation and a major negative loading from solar radiation. PC2 received a major positive loading from air temperature. PC3 received a major positive loading from wind speed (Supplementary material S1). Principal components were then transformed to binary factors, based on their respective median values, to distinguish days of 'bad weather' (for days with PC1 value > PC1 median value, PC2 value < PC2 median and PC3 value > PC3 median; high relative humidity, low solar radiation, low air temperature and high wind speed) from days of 'good weather' (for days with PC1 value < PC1 median value, PC2 value > PC2 median and PC3 value < PC3 median; low relative humidity, high solar radiation, high air temperature and low wind speed). For 11% of data (11 days), variations of PC2 or PC3 differed from PC1 (e.g. days with PC1 value < PC1 median value, PC2 value < PC2 median and PC3 value < PC3 median; or days with PC1 value < PC1 median value, PC2 value > PC2 median and PC3 value > PC3 median; or days with PC1 value > PC1 median value, PC2 value < PC2

median and PC3 value < PC3 median). In those cases, classification of weather index was based on PC1 value (accounted of 39% of the global weather variation).

2.2.4. Statistical analysis

Generalized linear mixed models (GLMMs) were used to analyse aggregation behavior of elephant seals in transects and quadrat (aggregation rate, aggregation size and C/P ratio) in relation to habitat type (grass, beach, wallow) and weather index (“good weather” and “bad weather” days) as fixed effects (with size of aggregations as covariate for C/P ratio of aggregations), with date as random effect. Models were fitted with a Poisson distribution, appropriate for count data. Final GLMMs were selected based on the lowest Akaike Information Criterion (AIC). Aggregation behavior between “good weather” days and “bad weather” days were then compared for each habitat using Wilcoxon tests. We also used Wilcoxon tests to compare flipper surface temperature (ΔT_f) and stomach temperature (T_{stom}) between aggregated or isolated, and central or peripheral individuals. Local meteorological variables between habitats and body surface temperature (ΔT_b) between stages of molt were compared using Kruskal-Wallis rank sum tests, as both were a three groups comparison, followed by a multiple comparison test when significant (adjusted pairwise comparisons; `kruskalmc` in `pgirmess` package). We used a Kolmogorov-Smirnov test to compare distribution of molt stages between aggregated and isolated elephant seals during transects and quadrat scans. A generalized linear model (GLM) was used to analyze surface temperature of aggregated individuals (ΔT_h) with the aggregation size, for each habitat. Spearman’s rank coefficient tests were used to analyze correlations between body condition variations (initial body mass and daily body mass loss), molt rate, and aggregation behavior (individual relative aggregation rate). For thermal analyses, we used thermal gradients ($\Delta T_{b,f,h} = T_{b,f,h} - T_a(^{\circ}\text{C})$) to account for variability due to ambient temperature. Results were expressed as mean \pm standard deviation (SD). All statistical analyses were performed with R statistical software (The R Development Core Team, version 3.3.2; RStudio Inc., version 1.0.153) and statistical significance was accepted at $P < 0.05$.

3. Results

3.1. Thermal environment of molting elephant seals: habitats and stage of molt

When we compared meteorological variables between transects and quadrat in 2012 and 2014-15, we observed that the difference between ground temperature and air temperature ($T_g - T_a$) was more important in wallows compared to beach and grass habitats, while no difference was found between grass and beach habitats ($N = 73$, $\chi^2 = 24.92$, $df = 2$, $P < 0.0001$; Table 2). Differences in ground temperature were found between all three habitats, wallows being the warmest ($N = 73$, $\chi^2 = 35.19$, $df = 2$, $P < 0.0001$) while air temperature was not different between the three habitats ($N = 147$, $\chi^2 = 0.33$, $df = 2$, $P = 0.85$; Table 2). Wind speed was lower in wallows compared to grass habitat ($N = 145$, $\chi^2 = 6.24$, $df = 2$, $P = 0.04$; Table 2) but not when compared to beach habitat. Relative humidity and solar radiation were similar between all three habitats ($N = 144$, $\chi^2 = 0.03$, $df = 2$, $P = 0.99$; $N = 139$, $\chi^2 = 2.4$, $df = 2$, $P = 0.31$).

We compared body surface temperature between the three stages of molt for individual (2012 and 2014, $N = 134$) and population-based data (2012 and 2014-15, $N = 708$). Thermal gradient of body surface temperature was greatest by $2.0 \pm 3.6^\circ\text{C}$ during mid-stage compared to initial and final stages ($\chi^2 = 14.48$, $df = 2$, $P = 0.0007$) but no significant difference was found between initial and final stage (Fig.2).

3.2. Influence of molt, habitat and weather on aggregation behavior

Distribution of molt stages varied between aggregated and isolated seals observed on transects and the quadrat ($D = 0.18$, $P < 0.0001$), where more aggregated seals were observed at mid-stage of molt and more isolated seals at initial or final stage of molt (Fig.3).

Huddling behavior of molting female elephant seals (population based-data)) was influenced by habitat type and local weather conditions. The proportion of seals aggregated (i.e. aggregation rate, $N = 176$; Fig.4A) was lower in grass (mean \pm SD = 0.5 ± 0.2 ; estimate \pm SD = -0.58 ± 0.08 , $z = -7.41$, $P < 0.0001$) and beach habitats (0.6 ± 0.2 ; estimate \pm SD = -0.41 ± 0.07 , $z = -5.74$, $P < 0.0001$) compared to wallows (0.9 ± 0.2), and lower in grass compared to beach habitats (estimate \pm SD = -0.16 ± 0.06 , $z = -2.63$, $P = 0.009$; Fig.4A). The model also estimated that aggregation rate tended to be higher during days of “bad weather” compared to days of “good weather”, for all habitats (estimate \pm SD = 0.12 ± 0.07 , $z = -1.88$, $P = 0.06$) but this was non-significant. When we compared aggregation rate between weather index for each habitat, we observed that seals aggregated more in wallows during “bad weather” days ($N = 46$, $W = 143$,

$P = 0.01$; Fig.4A). The same tendency was shown for grass habitat ($N = 60$, $W = 246.5$, $P = 0.08$) but no difference was found for beach habitat ($N = 70$, $W = 388.5$, $P = 0.15$; Fig.4A).

Number of elephant seals per aggregation (i.e. aggregation size, $N = 754$) was lower in grass (mean \pm SD = 3.1 ± 1.5 ; estimate \pm SD = -1.03 ± 0.15 , $z = -6.66$, $P < 0.0001$) and beach habitats (4.8 ± 6.9 ; estimate \pm SD = -0.78 ± 0.15 , $z = -5.36$, $P < 0.0001$) compared to wallows (9.4 ± 8.7), and lower in grass compared to beach habitats (estimate \pm SD = -0.25 ± 0.10 , $z = -2.44$, $P = 0.02$; Fig.4B). The model also estimated that aggregation size was higher during “bad weather” days compared to “good weather” days, regardless of habitat types (estimate \pm SD = 0.32 ± 0.16 , $z = 2.05$, $P = 0.04$). The best model also identified an interaction between habitat type and weather index: the influence of weather on aggregation size was different between grass and beach habitats (estimate \pm SD = -0.29 ± 0.15 , $z = -1.99$, $P = 0.047$) and tended to differ between grass habitat and wallows (estimate \pm SD = -0.38 ± 0.21 , $z = -1.83$, $P = 0.07$). This result is explained by comparing the number of seals engaged in the same aggregation between days of different weather: aggregation size increased during days of “bad weather”, compared to “good weather”, in beach habitat ($N = 356$, $W = 8363$, $P = 0.0009$) and wallows ($N = 155$, $W = 2060$, $P = 0.005$), and no significant difference was revealed in grass habitat ($N = 243$, $W = 6808.5$, $P = 0.18$; Fig.4B).

We took into account aggregation size as a covariate in the model since the C/P ratio increased with aggregation size (estimate \pm SD = 0.07 ± 0.01 , $z = 13.90$, $P < 0.0001$; $N = 689$). The model estimated that for the same aggregation size, there were more seals in central position compared to peripheral positions in grass compared to beach habitats (estimate \pm SD = 0.30 ± 0.04 , $z = 8.65$, $P < 0.0001$) and wallows (estimate \pm SD = 0.28 ± 0.04 , $z = 8.27$, $P < 0.0001$) but no difference between beach habitat and wallows (Fig.4C). However, due to higher mean aggregation size in wallows compared to other habitats (Fig.4B), mean C/P ratio per aggregation size (Fig.4C) was higher in wallows (0.13 ± 0.11) compared to beach (0.08 ± 0.12) and grass habitats (0.09 ± 0.11). There was no general effect of weather index on aggregation C/P ratio (estimate \pm SD = 0.03 ± 0.13 , $z = 0.20$, $P = 0.84$). However when analyzed per habitat, aggregation C/P ratio was higher during “bad weather” days compared to “good weather days” in wallows ($N = 152$, $W = 1962.5$, $P = 0.005$) and tended to be higher during “bad weather” days in beach habitat ($N = 298$, $W = 5722.5$, $P = 0.09$) but no difference was found in grass habitat ($N = 239$, $W = 6695$, $P = 0.10$; Fig.4C).

3.3. Aggregation behavior and body temperature

In wallows, body surface temperature of aggregated individuals ($15.2 \pm 3.4^\circ\text{C}$) decreased with aggregation size ($N = 204$, $z = -2.149$, $P = 0.03$; Fig.5). In comparison no significant relationship

was found between body surface temperature of aggregations and aggregation size in grass ($14.0 \pm 3.1^\circ\text{C}$; $N = 172$, $z = -0.474$, $P = 0.64$) and beach ($13.5 \pm 3.4^\circ\text{C}$; $N = 218$, $z = -1.39$, $P = 0.16$) habitats.

In grass habitat, surface flipper temperature of aggregated elephant seals ($15.8 \pm 4.3^\circ\text{C}$) observed during transects scans was lower than flipper temperature of isolated seals ($17.2 \pm 4.5^\circ\text{C}$; $N = 376$, $W = 11690$, $P = 0.005$; Fig.6). The same tendency was observed in beach (aggregated: $15.5 \pm 4.3^\circ\text{C}$; isolated: $16.2 \pm 3.8^\circ\text{C}$; $N = 419$, $W = 17258$, $P = 0.07$) but no difference of temperature was revealed between aggregated and isolated animals in wallows (aggregated: $17.6 \pm 4.1^\circ\text{C}$; isolated: $17.7 \pm 3.7^\circ\text{C}$; $N = 189$, $W = 2462$, $P = 0.70$).

No significant difference was found in flipper surface temperature between central and peripheral seals observed in aggregations (grass: central: $15.6 \pm 3.6^\circ\text{C}$; peripheral: $15.7 \pm 4.4^\circ\text{C}$; $N = 103$, $W = 630$, $P = 0.95$; beach: central: $16.6 \pm 3.4^\circ\text{C}$; peripheral: $15.3 \pm 4.5^\circ\text{C}$; $N = 134$, $W = 1370$, $P = 0.15$; wallows: central: $17.6 \pm 4.3^\circ\text{C}$; peripheral: $17.7 \pm 4.1^\circ\text{C}$; $N = 156$, $W = 2688.5$, $P = 0.53$).

Stomach temperatures averaged $36.6 \pm 0.54^\circ\text{C}$ (range 30.3 - 39.9°C). Stomach temperatures recorded for individuals observed in aggregation were lower than stomach temperatures recorded for isolated individuals ($N = 12$, $W = 3$, $P = 0.02$; Fig.7).

3.4. Aggregation, body mass and molt

Females at first capture weighed 316.2 ± 34.4 kg (range 259-410 kg) and their body mass loss during the molt averaged 3.3 ± 0.9 kg.d⁻¹ (range 1.7-6.7 kg.d⁻¹). Mean relative individual aggregation rate was 0.69 ± 0.21 and molt rate averaged $10.0 \pm 3.7\%.$ d⁻¹ (range 2-17.5%.d⁻¹).

We found no significant correlation between individual aggregation rate and initial body mass ($N = 35$, $r = -0.17$, $S = 8342.7.1$, $P = 0.33$) or body mass loss per day ($N = 33$, $r = 0.11$, $S = 5356.6$, $P = 0.56$). However, individual aggregation rate tended to be positively correlated with molt rate ($N = 41$, $r = 0.29$, $S = 5039.2$, $P = 0.09$).

4. Discussion and conclusion

Our results showed an increase in surface body temperature in molting elephant seals during the mid-stage of molt in agreement with previous data on harbor seals (Paterson et al., 2012). Thus, thermal constraints of elephant seals depend on molt stage and heat loss is greatest during the mid-stage of molt. Moreover, our results showed that aggregation behavior depends on habitat type. Indeed, the proportion of aggregated seals was greatest and seals formed larger aggregations in wallows compared to beach and grass habitats. Boyd et al. (1993) already described that elephant seals prefer to aggregate in muddy wallows at South Georgia. This aggregation behavior in mud is not colony-specific, but common for this species, as long as the substrate of the site allows wallow formation. We observed at Pointe Suzanne that wallows are created by seal aggregations within grass habitat, the weight of the animal and movement destroying the vegetation after a period of time. The grass does not grow back and the same wallows are used year after year (the same wallows were observed in the quadrat since 2012). Empty wallows dry off but every season molting elephant seals move hundreds of meters from the shore to join a wallow, preferably choosing one already occupied (Chaise et al., unpublished). Mud is likely to contain a mixture of soil, faeces, urine and replenished by rainfall and may be influenced by heat generated from seals.

Elephant seals appear to aggregate in wallows either in search of a warmer environment or increase the temperature of the environment through local heating from metabolic heat production. Indeed, this study showed that ground temperature is higher in wallows compared to other habitats, so seals would lose less heat by conduction with the substrate in wallows compared to grass and beach habitats (Schmidt-Nielsen, 1997). Moreover, wallows are less exposed to wind than grass and beach habitats, reducing heat loss by convection (Schmidt-Nielsen, 1997). Our previous work found that wallows were preferably selected at initial and mid-stages of the molt (Chaise et al., submitted) when seals are shedding their old hair and skin but new hair has not yet grown. Thus, molting females experience a warmer habitat when aggregating when heat loss is greatest (Paterson et al., 2012). The loss of old skin and hair and increased peripheral blood flow for cell growth are two mechanisms that increase heat loss during molt (Paterson et al., 2012). Molt stages described in our study are based on the percentage of old hair shed (i.e. bare-skin exposed to air until new hair growth), and thus correspond to the visible part of the molting process (Boyd et al., 1993). The fact that aggregation behavior is less developed in grass habitat could be related to the use of grass as a transition habitat between beach habitat and wallows, depending on molt stage and weather (Chaise et al., submitted). The variation of

aggregation behavior between habitat types could be linked to the use of habitat depending on molt stage and to the sensitivity to weather conditions (i.e. heat loss) during the molting process (Chaise et al., submitted).

Wallows appear to be a specific and favorable habitat to molt and aggregate and aggregation behavior of molting females in this habitat was influenced by weather. Indeed, in accordance with observations of Liwanag et al. (2014) in hauled-out California sea lions, our results showed that the proportion of aggregated elephant seals in wallows, along with the aggregation size in wallows and beach habitat, increase during “bad weather” compared to “good weather” days. We also observed that elephant seals aggregate more during the mid-stage of molt, when cost of thermoregulation is greatest. Thus, aggregation behavior in female elephant seals appears to correspond to social thermoregulation (i.e. increase of huddling during unfavorable climatic conditions; Gilbert et al., 2010). Molting in wallows may also facilitate shedding of skin through physical contact/abrasion with other seals and may be an additional benefit of wallow habitats for elephant seals.

Flipper surface temperature (correlated with body surface temperature), and stomach temperature, was greater in isolated individuals compared to aggregated seals. These results suggest that huddling while molting decreases thermoregulatory cost by reducing heat loss through warming of surrounding microclimate and by decreasing body surface area exposed to air, allowing females to reduce their internal thermal set-point and corresponding metabolic heat production (Gilbert et al. 2010). However, we did not find body surface temperature differences between peripheral and central individuals (central individuals being less exposed to heat loss). Identification of positions in the aggregation may not have been precise enough to observe an effect of reduced body surface area, or that the thermal benefits of being in the center of an aggregation are related to aggregation size (Gilbert et al., 2010). Indeed, we found that the number of central positions compared to peripheral ones (C/P ratio) increased with aggregation size and that surface temperature of aggregated seals decreased with aggregation size in wallows, where mean aggregation size was greater than beach or grass habitats. Moreover, C/P ratio of aggregations increased in wallows during “bad weather” days. Based on these results, it would be interesting to study in more detail the dynamics of huddling in wallows to determine if elephant seals seek to join the center depending on their molt stage, body condition, dominance or variation in local weather (Cruwys and Davis, 1995; Gilbert et al., 2010). We observed that, for a given aggregation size, there were more seals in central position than in periphery in grass habitat compared to beach and wallow habitats. This could be related to the fact that on grass, an open area of habitat, seals gather in long linear aggregations resulting in several animals located in the

center. In contrast in wallows, seals follow the edges of the muddy hollow, creating a more ellipsoidal huddle.

We expected that aggregation behavior would lead to faster molt in female elephant seals. If elephant seals could renew their hair faster, they could then spend less time fasting on land and save energy (i.e. blubber reserves). However, we found no correlation between aggregation rate and rate of molt. A possible explanation for this may be related to the difficulty of assessing stage of molt and molt completion (Ling 2012). Molt involves not only the shedding of skin and hair but also the regrowth of new hair. We observed only the first process and therefore may not have been able to fully assess differences in molt completion by different individuals. Measurement of the rate of growth of new hair may therefore provide more precise estimates of molt completion in relation to aggregation behavior of females.

We did not find a correlation between individual aggregation rate and body mass loss during the molt (i.e. energy expenditure). The link between aggregation and energy-saving could be a more complex process (multifactorial) than the model proposes in this study. Energy-saving from thermal benefits in aggregations could be balanced with other processes such as requirements for cell growth and synthesis of new skin/hair. The individual aggregation rate defined in this study was based on observations usually once per day which may not have been representative of individual aggregation behavior. Aggregation behavior may not be only driven by perceived cooling of the body but also by social factors. Elephant seals show high fidelity to breeding and molting sites (Laws, 1956) and we may do not yet understand how aggregation behavior may be influenced by relatedness and other social aspects of conspecifics. We also measured body mass loss as an indirect measure of total energy expenditure during the molt as elephant seals were supposed fasting while on land (Crocker and Costa, 2002). However, some studies have questioned the possibility of fast-breaking during the molt (Boyd et al., 1993). Other heart rate measurement, accelerometry or doubly labelled water may therefore further complement body mass loss for estimating energy use related to aggregation behavior during the molt.

In conclusion, aggregation behavior in female elephant seals was found to be influenced by environmental factors resulting in differences in body temperature which corresponds to previously reported behavioral and physiological aspects of social thermoregulation. The thermal advantages from aggregation mainly occur in wallows that are selected as a specific social habitat where seals can benefit from huddling at the peak of molt, when thermoregulatory costs are greatest. However it is not clear if female southern elephant seals express huddling as an individual strategy in order to save energy during the molt. The relationship between behavioral

and physiological thermoregulatory mechanisms seems more complex as body temperature and heat loss of molting elephant seals change during the molting process in association with their behavior on land. Future studies measuring the metabolic rate of animals may reveal further insights into energy savings associated with aggregation behavior during the molt, which is a relatively understudied phase of the elephant seal lifecycle.

5. Acknowledgements and funding

The present research project was supported by the Institut Polaire Français Paul-Emile Victor (IPEV program 1037). We thank the Terres Australes et Antarctiques Françaises for logistic support, Christophe Guinet (CEBC CNRS; IPEV program 109) for facilitating fieldwork, Pierre-Yves Henry and Isabelle Hardy for facilitating data treatment and analyses, and also Camille Toscani, Malcolm O'Toole, Pauline Vuarin and Lucas Delalande for valuable assistance in the field.

The overall study was funded by the Institut Polaire Français Paul-Emile Victor (IPEV Program 1037 HENERGES), doctoral fellowships of French Ministry of Higher Education and Research, the University of St Andrews, the Marine Alliance for Science and Technology for Scotland (MASTS) and the Carnegie Trust for the Universities of Scotland.

Conflict of Interest: The authors declare that they have no conflict of interest.

6. Ethical approval

All applicable international, national and institutional guidelines for the care and use of animals were followed. All procedures performed in the study were in accordance with the ethical standards of the institution or practice at which the study was conducted.

Elephant seal work (Program IPEV 1037, HENERGES) was approved by The Antarctic Committee for Environmental Protection and the Ethic Committee (Cometh ANSES/ENVA/UPEC n°16: n°14-055 and n°15-061). The program was also authorized by the French Southern and Antarctic Lands (Decree 2014-131, 15th October 2014; Decree 2015-110, 4th September 2015).

7. Tables

Table 1 Dates of transects and quadrat scans, number of female elephant seals recaptured, tracked and equipped with stomach temperature pills, mean number of observations and tracking duration (days).

Years	Number of transects scans (grass / beach)	Number of quadrat scans (wallows)	Number of tracked / recaptured [equipped] females	Number of observations	Tracking duration (days)
18 Jan to 19 Feb 2012	30 / 30	14	15 / 12 [0]	5.7 ± 3.3	13.7 ± 3.8
29 Dec 29, 2013 to 1 Mar 2014	39 / 40	33	25 / 21 [3]	5.2 ± 2.9	8.6 ± 3.3
23 Dec 2014 to 15 Jan 2015	11 / 11	12	7 / 7 [2]	1.3 ± 0.5	4.1 ± 1.0
22 Jan to 27 Feb 2016	/	/	12 / 13 [4]	4.5 ± 1.6	6.1 ± 1.9

Table 2 Local meteorological variables (mean ± SD) recorded at the start of daily transects and quadrat scans (2012 and 2014-15) for each habitat type and significant differences (post-hoc test: $P < 0.05$ *). We recorded a mean of 5 ± 2 rainy days per year during scans over the field session.

Habitat	Scans (days)	Air Temp. T_a (°C)	Ground Temp. T_g (°C)	$T_s - T_a$ (°C)	Relative Humidity (%)	Wind speed ($m.s^{-1}$)	Solar radiation ($W.m^{-2}$)
Grass	54	9.0 ± 3.0	7.6 ± 1.5 *	-0.9 ± 2.3	71 ± 14	4.8 ± 2.9 *	569 ± 363
Beach	54	9.4 ± 3.1	9.9 ± 2.7 *	0.5 ± 2.8	73 ± 26	4.6 ± 3.1	555 ± 387
Wallows	39	9.2 ± 2.9	14.1 ± 5.1 *	5.4 ± 5.6 *	70 ± 13	3.4 ± 2.3 *	464 ± 366

8. Figures

Figure 1 Analyses of thermal images from observations of tracked individuals (A) and daily transects or quadrat scans (B). In A, body surface temperature (T_b) is the average temperature of the dotted polygon (outline of the body) and fore flipper surface temperature (T_f) is the pixel temperature of the cross point. In B, surface temperature of the huddle (T_h) is the average temperature of the dotted polygon (outline of the aggregation) and fore flipper surface temperatures of visible aggregated seals (T_f) are pixel temperatures of the respective cross points (ThermaCAM® Researcher Pro 2.10; FLIR Systems, USA)

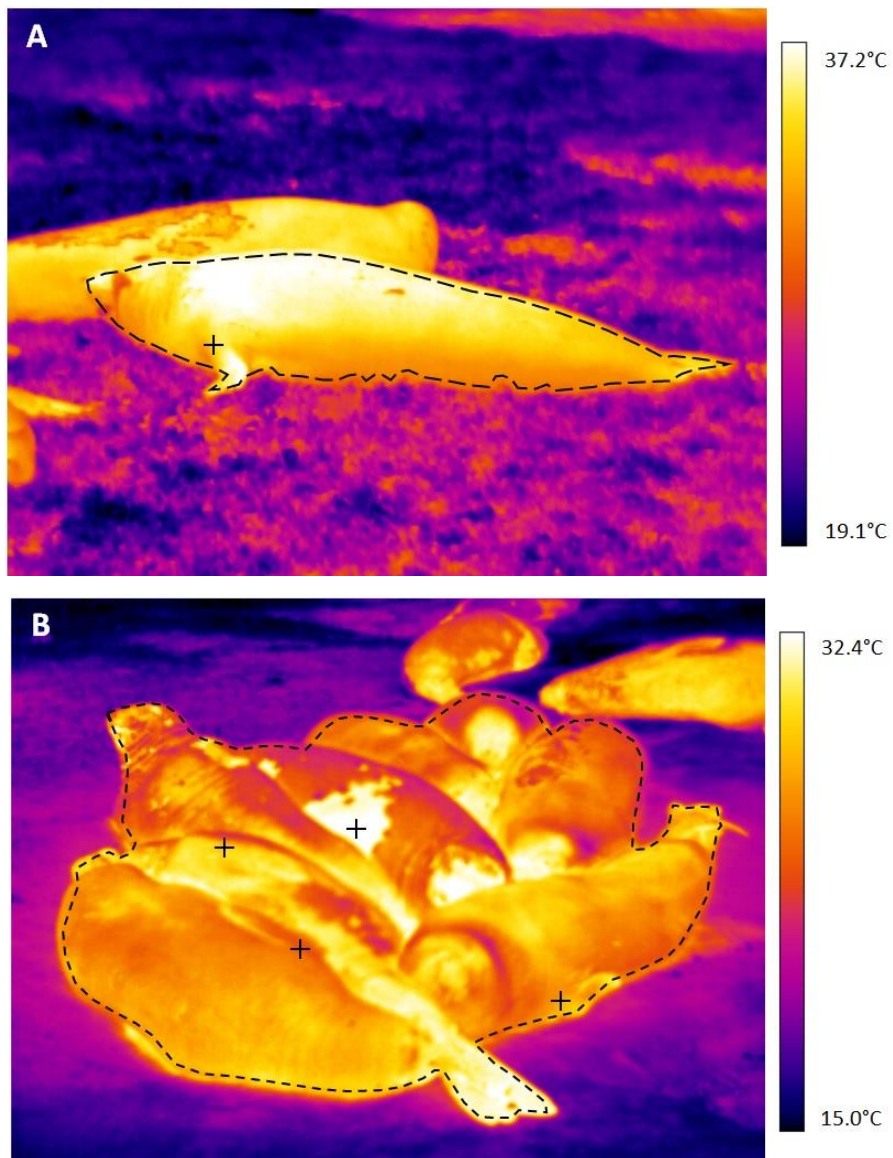


Figure 2 Body surface temperature (ΔT_b) gradient between body surface temperature (T_b) and air temperature (T_a) during the molt from individual data (2012 and 2014) and population-based data (2012 and 2014-15) (N = 842)

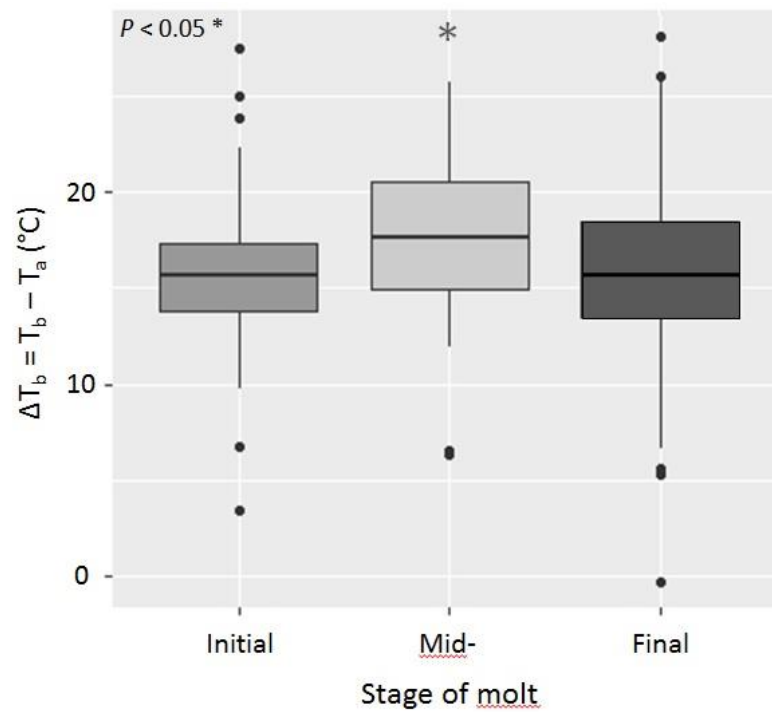


Figure 3 Distribution of molt stages between aggregated seals (A) and isolated seals (B) observed during transects and quadrat scans between 2012 and 2015.

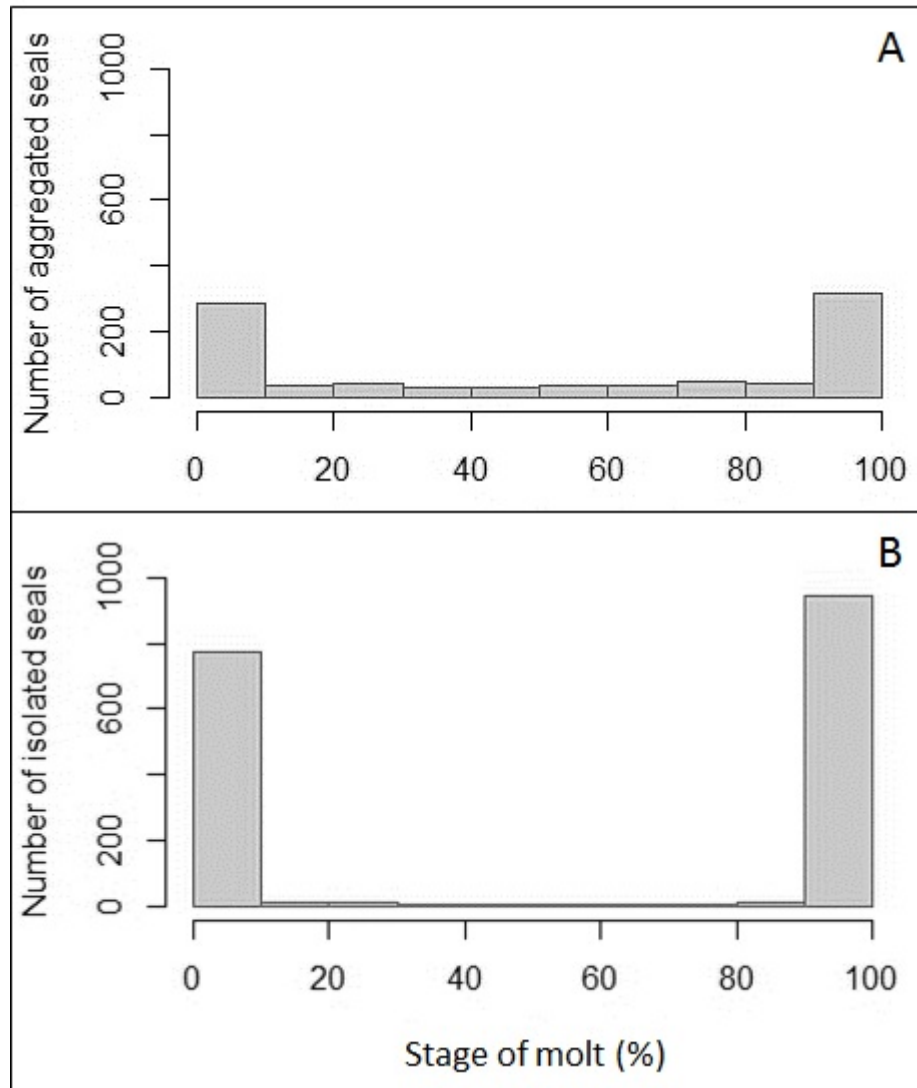


Figure 4 Variation in aggregation rate (A), aggregation size (B) and C/P ratio (number of central seals/number of peripheral seals) (C) between habitats (statistical significance $P < 0.05$: black asterisk) and influence of weather index per habitat (statistical significance $P < 0.05$: grey asterisk) (population-based data from 2012 and 2014-15)

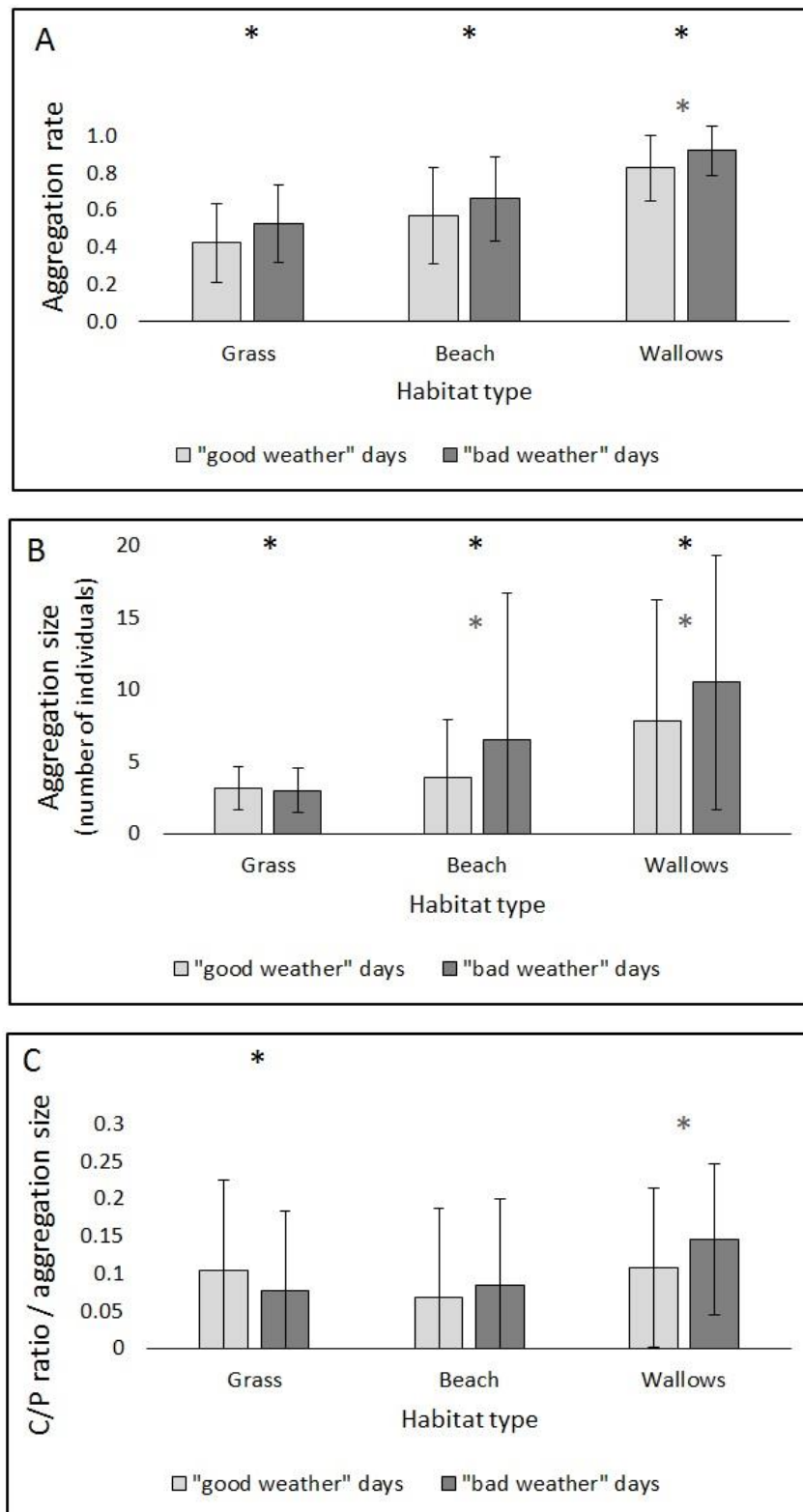


Figure 5 Relationship between surface temperature gradient of aggregated seals ΔT_h from mean surface temperature of huddle (T_h) and air temperature (T_a) (generalized regression line \pm SE in grey) with aggregation size (i.e. number of elephant seals in the aggregation from population-based data (2012 and 2014-15, N = 204)

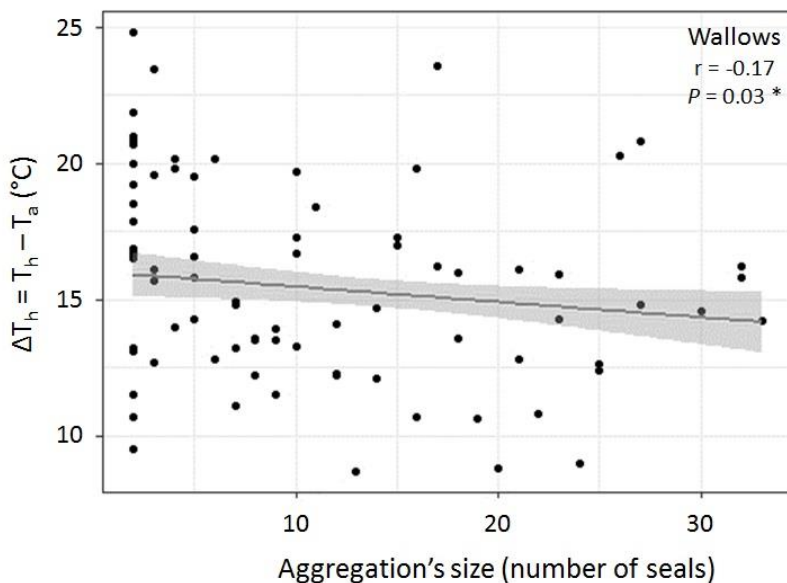


Figure 6 Influence of aggregation status (aggregated vs. isolated female elephant seals) on fore flipper surface temperature gradient (ΔT_f) between flipper surface temperature (T_f) and air temperature (T_a) from habitat grass transect scans (2012 and 2014-15, N = 376)

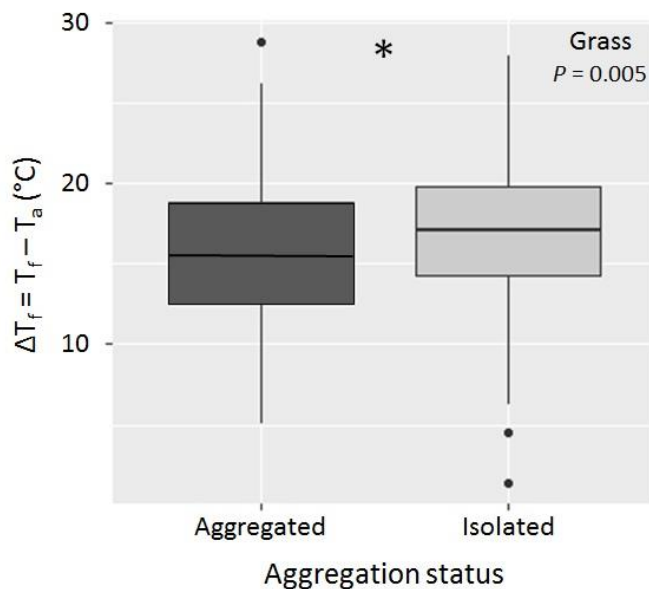
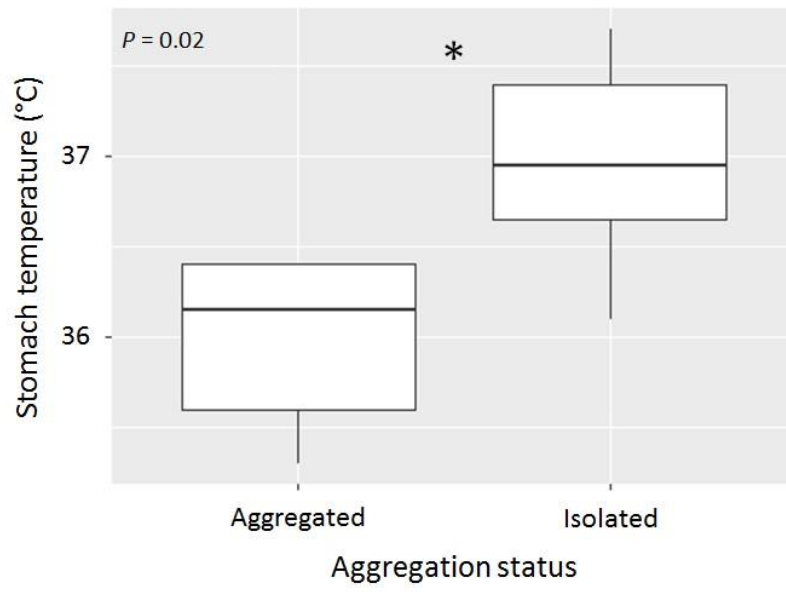


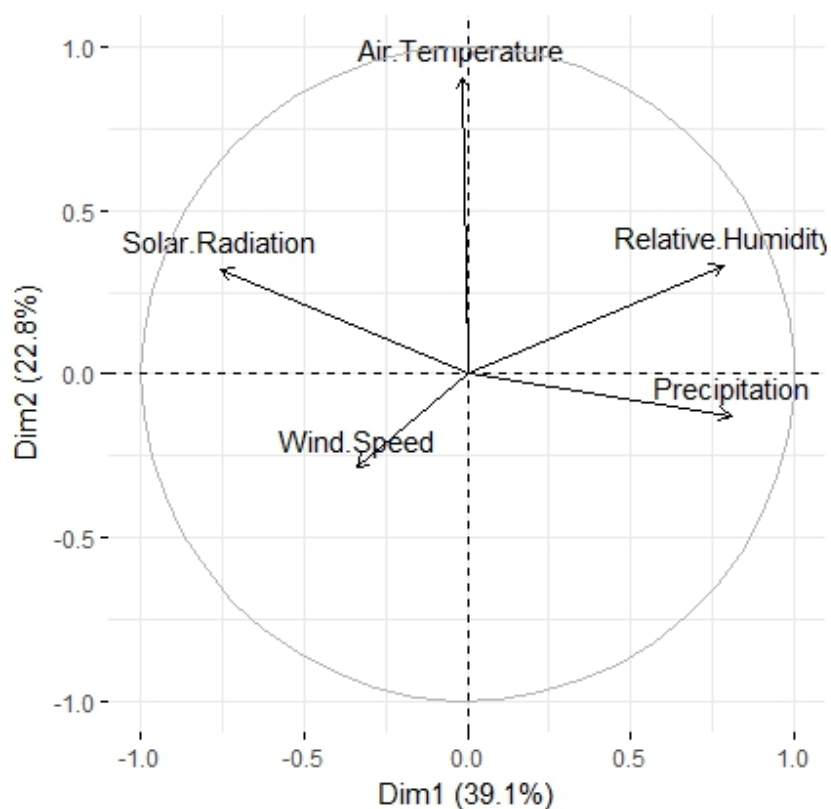
Figure 7 Recorded stomach temperature of equipped females observed in aggregation or isolated during their molt (individual data from 2014-2016, N = 12)



9. Supplementary material

S1 Contribution to the principal components and scatter diagram of the correlation circle (visualization of the variables on the factor map; fviz_pca_var in factoextra package)

Variable	PC1	PC2	PC3
Air Temperature (°C)	-0.01	0.91	0.31
Relative Humidity (%)	0.78	0.33	0.12
Solar Radiation (W.m ⁻²)	-0.76	0.32	-0.15
Wind Speed (m.s ⁻¹)	-0.34	-0.29	0.89
Precipitation (mm)	0.81	-0.13	0.13



10. References

- Ashwell-Erickson, S., Fay, F.H., Elsner, R., Wartzok, D., 1986. Metabolic and hormonal correlates of molting and regeneration of pelage in Alaskan harbor and spotted seals (*Phoca vitulina* and *Phoca largha*). *Can. J. Zool.* 64, 1086–1094. doi:10.1139/z86-163
- Boyd, I., Arnborn, T., Fedak, M., 1993. Water flux, body composition, and metabolic rate during molt in female southern elephant seals (*Mirounga leonina*). *Physiol. Zool.* 66, 43–60.
- Canals, M., Rosenmann, M., Bozinovic, F., 1989. Energetics and Geometry of Huddling in Small Mammals. *J. Theor. Biol.* 141, 181–189. doi:10.1016/S0022-5193(89)80016-5
- Carlini, A.R., Marquez, M.E.I., Daneri, G.A., Poljak, S., 1999. Mass changes during their annual cycle in females of southern elephant seals at King George Island. *Polar Biol.* 21, 234–239. doi:10.1007/s003000050358
- Chaise, L.L., Paterson, W., Laske, T.G., Gallon, S.L., McCafferty, D.J., Thøry, M., Ancel, A., Gilbert, C., 2017. Implantation of subcutaneous heart rate data loggers in southern elephant seals (*Mirounga leonina*). *Polar Biol.* doi:10.1007/s00300-017-2144-x
- Codde, S.A., Allen, S.G., Houser, D.S., Crocker, D.E., 2016. Effects of environmental variables on surface temperature of breeding adult female northern elephant seals, *Mirounga angustirostris*, and pups. *J. Therm. Biol.* 61, 98–105. doi:10.1016/j.jtherbio.2016.09.001
- Crocker, D.E., Costa, D.P., 2002. Pinniped physiology, in: Perrin, W.F., Würsig, B.G., Thewissen, J.G.M. (Eds.), *Encyclopedia of Marine Mammals*. Academic Press, San Diego
- Cruwys, E., Davies, P., 1995. The effect of local weather conditions on the behaviour of moulting southern elephant seals, *Mirounga leonina* (L). *Polar Rec.* 31, 427-430. doi:10.1017/S003224740002742X
- Feltz, E.T., Fay, F.H., 1966. Thermal requirements in vitro of epidermal cells from seals. *Cryobiology.* 3, 261-265. doi:10.1016/S0011-2240(66)80020-2
- Gilbert, C., Maho, Y. Le, Perret, M., Maho, Y. Le, Perret, M., 2007. Body temperature changes induced by huddling in breeding male emperor penguins. *Am. J. Physiol.* 292, 176–185. doi:10.1152/ajpregu.00912.2005.
- Gilbert, C., McCafferty, D., Le Maho, Y., Martrette, J.M., Giroud, S., Blanc, S., Ancel, A., 2010. One for all and all for one: The energetic benefits of huddling in endotherms. *Biol. Rev.* 85, 545–569. doi:10.1111/j.1469-185X.2009.00115.x
- Laws, R. M., 1956. The elephant seal (*Mirounga leonina* Linn.) II. General, social and reproductive behaviour. *Falkland Islands Dependencies Survey, Scientific Reports.* 13, 1-66.
- Ling, J.K., 1968. The skin and hair of the southern elephant seal, *Mirounga leonina* (L.): III. Morphology of the adult integument. *Aust. J. Zool.* 16, 629–645. doi:10.1071/ZO9680629
- Ling, J.K., 2012. The skin and hair of the southern elephant seal, *Mirounga leonina* (Linn.). IV. Annual cycle of pelage follicle activity and moult. *Aust. J. Zool.* 60, 259-271. doi:10.1071/ZO12049
- Liwanag, H.E.M., Orazé, J., Costa, D.P., Williams, T.M., 2014. Thermal benefits of aggregation in a large

- marine endotherm : huddling in California sea lions. *J. Zool.* 293, 152–159. doi:10.1111/jzo.1213
- Mauck, B., Bilgmann, K., Jones, D. D., Eysel, U., Dehnhardt, G., 2003. Thermal windows on the trunk of hauled-out seals: hot spots for thermoregulatory evaporation? *J. Exp. Biol.* 206, 1727–1738. doi:10.1242/jeb.00348
- McCafferty, D.J., 2007. The value of infrared thermography for research on mammals : previous applications and future directions. *Mamm. Rev.* 37, 207–223. doi:10.1111/j.1365-2907.2007.00111.x
- McCafferty, D.J., Gilbert, C., Paterson, W., Pomeroy, P., Thompson, D., Currie, J.I., Ancel, A., 2011. Estimating metabolic heat loss in birds and mammals by combining infrared thermography with biophysical modelling. *Comp. Biochem. Physiol. - A Mol. Integr. Physiol.* 158, 337–345. doi:10.1016/j.cbpa.2010.09.012
- McCafferty, D.J., Moss, S., Bennett, K., Pomeroy, P.P., 2005. Factors influencing the radiative surface temperature of grey seal (*Halichoerus grypus*) pups during early and late lactation. *J. Comp. Physiol. B.* 175, 423–431. doi:10.1007/s00360-005-0004-4
- McMahon, C.R., Burton, H., Slip, D., McLean, S., Bester, M., 2000. Field immobilisation of southern elephant seals with intravenous tiletamine and zolazepam. *Vet. Rec.* 146, 251–254. doi:10.1136/vr.146.9.251
- Nienaber, J., Thomson, J., Horning, M., Polasek, L., Mellish, J.-A., 2010. Surface temperature patterns in seals and sea lions: a validation of temporal and spatial consistency. *J. Therm. Biol.* 35, 435–440. doi:10.1016/j.jtherbio.2010.09.005
- Paterson, W., Sparling, C.E., Thompson, D., Pomeroy, P.P., Currie, J.I., McCafferty, D.J., 2012. Seals like it hot: Changes in surface temperature of harbour seals (*Phoca vitulina*) from late pregnancy to moult. *J. Therm. Biol.* 37, 454–461. doi:10.1016/j.jtherbio.2012.03.004
- Postma, M., Bester, M.N., De Bruyn, P.J.N., 2013. Spatial variation in female southern elephant seal mass change assessed by an accurate non-invasive photogrammetry method. *Antarct. Sci.* 25, 731–740. doi:10.1017/S0954102013000059
- Rosen, D.A.S., Renouf, D., 1998. Correlates of seasonal changes in metabolism in Atlantic harbour seals (*Phoca vitulina concolor*). *Can. J. Zool. Rev. Can. Zool.* 76, 1520–1528. doi:10.1139/z98-080
- Sauvé, C.C., Van de Walle, J., Hammill, M.O., Arnould, J.P.Y., Beauflet, G., 2014. Stomach Temperature Records Reveal Nursing Behaviour and Transition to Solid Food Consumption in an Unweaned Mammal , the Harbour Seal Pup (*Phoca vitulina*). *Plos One.* 9. doi:10.1371/journal.pone.0090329
- Scholander, P.F. , Hock, R., Walters, V., Irving, L., 1950. Adaptation to Cold in Arctic and Tropical Mammals and Birds in Relation to Body Temperature , Insulation , and Basal Metabolic Rate. *Biol. Bull.* 99, 259-271. doi:10.2307/1538742
- Slip, D.J., Galesa, N.J., Burton, H.R., 1992. Body Mass Loss, Utilisation of Blubber and Fat, and Energetic Requirements of Male Southern Elephant Seals, *Mirounga leonina*, During the Moulting Fast. *Aust. J. Zool.* 40, 235-243. doi:10.1071/ZO9920235
- Schmidt-Nielsen, K., 1997. *Animal Physiology: Adaptation and Environment* (5th ed.). Cambridge: University Press.

Worthy, G.A.J., Morris, P.A., Costa, D.P., Boeuf, B.J. Le, 1992. Moulting energetics of the northern elephant seal (*Mirounga angustirostris*). J. Zool. 227, 257–265. doi:10.1111/j.1469-7998.1992.tb04821.x

Etude énergétique



3. La physiologie et l'énergétique de la mue chez l'éléphant de mer austral en lien avec le comportement d'agrégation

OBJECTIF 3.

- a) Quelles méthodes peuvent être mises en place chez cette espèce pour déterminer la dépense énergétique sur le terrain ?
- b) Quelle est la dépense énergétique au cours de la mue et comment varient les taux hormonaux ?
- c) Est-ce que le comportement d'agrégation entraîne une diminution des dépenses énergétiques et module le métabolisme ?

Article 3: Chaise L. L., Paterson W., Laske T. G., Gallon S. L., McCafferty D. J., Théry M., Ancel A., Gilbert C. (2017). Implantation of subcutaneous heart rate data loggers in southern elephant seals (*Mirounga leonina*). *Polar Biology*. doi: 10.1007/s00300-017-2144-x

3.3. Principaux résultats : l'implantation d'enregistreurs de fréquence cardiaque chez l'éléphant de mer austral

La pose en sous-cutané d'enregistreurs de fréquence cardiaque a pu être réalisée avec succès chez l'éléphant de mer femelle adulte au cours de la mue (N = 2, 2015-16) et des données de fréquence cardiaque ($71,1 \pm 15,1$ bpm, de 33 à 122 bpm, en 2015 ; et $59,2 \pm 13,4$ bpm, de 23 à 125 bpm, en 2016) et de température sous-cutanée ($36,5 \pm 0,5^\circ\text{C}$, de $35,6$ à $38,1^\circ\text{C}$, en 2016) cohérentes avec la littérature ont pu être récoltées sur 3-6 jours. En 2015, la fréquence cardiaque enregistrée lorsque la femelle était active ($80,2 \pm 12,4$ bpm ; mouvements enregistrés par accélérométrie) était supérieure à la fréquence cardiaque enregistrée lorsque la femelle était inactive ($67,8 \pm 12,3$ bpm ; test de Wilcoxon : $p < 0,0001$).

Aucun signe d'inflammation majeure, ni rejet, n'ont été constatés lors des six implantations de $6,0 \pm 1,0$ jours réalisées en 2017 en suivant le même protocole chirurgical de préparation et d'implantation, ainsi que de suivi post-opératoire, qu'en 2016.

Article 3

Implantation of subcutaneous heart rate data loggers in southern elephant seals
(*Mirounga leonina*).

Chaise L. L., Paterson W., Laske T. G., Gallon S. L., McCafferty D. J., Théry M.,
Ancel A., Gilbert C.

Polar Biology (2017)

doi : 10.1007/s00300-017-2144-x

Implantation of subcutaneous heart rate data loggers in southern elephant seals (*Mirounga leonina*).

Laureline L. CHAISE^{1,*}, William PATERSON², Timothy G. LASKE³, Susan L. GALLON⁴, Dominic J. McCAFFERTY⁴, Marc THERY¹, André ANCEL⁵ & Caroline GILBERT^{1,6}

* Laureline L. Chaise : llchaise@gmail.com

¹ UMR 7179 CNRS/MNHN, 1 avenue du petit château, 91800 Brunoy, France.

² Sea Mammal Research Unit, Scottish Oceans Institute, University of St Andrews, St Andrews, Fife KY16 8LB, UK.

³ University of Minnesota, Department of Surgery, Minneapolis, 55455, USA.

⁴ The Scottish Centre for Ecology and the Natural Environment, Institute of Biodiversity, Animal Health and Comparative Medicine, University of Glasgow, Rowardennan, Glasgow, G63 0AW, Scotland, UK.

⁵ Université de Strasbourg, CNRS, IPHC UMR 7178, F-67000 Strasbourg, France.

⁶ Ecole Nationale Vétérinaire Paris Est, bât. BCG – éthologie, 7 avenue du Général de Gaulle, 94704 Maisons-Alfort cedex, France.

Abstract

Unlike most phocid species (Phocidae), *Mirounga leonina* (southern elephant seals) experience a catastrophic moult where they not only replace their hair but also their epidermis when ashore for approximately one month. Few studies have investigated behavioural and physiological adaptations of southern elephant seals during the moult fast, a particularly energetically costly life cycle's phase. Recording heart rate is a reliable technique for estimating energy expenditure in the field. For the first time, subcutaneous heart rate data loggers were successfully implanted during the moult in two free-ranging southern elephant seals over 3 to 6 days. No substantial postoperative complications were encountered and consistent heart rate data were obtained. This promising surgical technique opens new opportunities for monitoring heart rate in phocid seals.

Key words: marine mammals, Pinnipeds, surgery.

Introduction

Measurement of heart rate is commonly used to estimate the metabolic rate of laboratory and free-ranging mammals (Butler *et al.* 2004; Green 2011). In laboratory studies, fully implantable heart rate devices are usually used (Morhardt and Morhardt 1971; Mills *et al.* 2000). However, for studies on free-ranging pinnipeds ECG electrodes can be attached to shaved areas of skin and heart rate monitors glued to the fur (Thompson and Fedak 1993; Boyd *et al.* 1995; Ponganis *et al.* 1997). Implantation of subcutaneous electrodes to measure heart rate has previously been carried out in both otariid and phocid species (Otariidae and Phocidae; McPhee *et al.* 2003; Greaves *et al.* 2005) with the limitation that electrodes had to be wired externally to loggers and glued to the hair. Moreover, externally glued devices can be unreliable because they are prone to falling off as animals move or moult. To maximise data collection, devices are deployed when animals are not moulting to ensure longer-term attachment to fully grown hair. Alternatively, harnesses have been used to attach telemetry devices to otariid species in captive facilities (Dalton *et al.* 2014). This technique avoids the necessity to glue devices to hair, but has never been used with phocids. Recently, fully implantable subcutaneous data loggers were used successfully to record heart rate in large mammal species (*Ursus americanus*, black bear; Laske *et al.* 2011). However, in *Mirounga angustirostris* (northern elephant seal), subcutaneous loggers had to be removed after causing marked inflammation and infection (Green *et al.* 2009). Implantable devices have been used without complication in *Zalophus californianus* (California sea lion; Green *et al.* 2009) and *Phoca vitulina* (harbour seal; Blundell *et al.* 2014). Those studies indicated some variability in

subcutaneous implantation responses within and between species, depending on their lifestyle. The aim of this study was to determine if implantable devices can be used in free-ranging *Mirounga leonina* (southern elephant seal) and to develop this method for future deployments.

Materials and methods

Biological models, study site and devices

Heart rate recorders were implanted in two wild adult female *M. leonina* on Kerguelen Archipelago (49°26'S; 70°23'E) during the moult. A third female was implanted with a heart rate recorder in 2016 and followed postoperatively for ten days, but the logger migrated from the incision site before the individual was recaptured and was therefore excluded from the study. We used two different loggers: in 2015 a Reveal[®] XT Insertable Cardiac Monitor (ICM, Model 9529; Medtronic; 8 mm × 19 mm × 62 mm; 15 g; developed for humans) was used with a custom-made software patch to increase the frequency of data recording for heart rate and activity (Ditmer *et al.* 2015), and in 2016 a heart rate sensor (DST milli-HRT heart rate and temperature logger; Star Oddi; 13 mm x 39.5 mm; 11.8 g; for animals) was deployed.

Surgical procedure with Reveal[®] XT ICM

Female 37 (tag #37) was captured in early January 2015 (Table 1) using methods of McMahon *et al.* (2000) and intravenously sedated with 2 ml of tiletamine and zolazepam (0.65 mg.kg⁻¹; Zoletil[®] 100; Field *et al.* 2002). The female was weighed (using a net and hoist, suspended from a tripod, with a portable scale; ± 0.5 kg), measured (nose-tail length) and placed in a right lateral decubitus position (Lander *et al.* 2005). We visually detected the apical heart beat projection area (i.e. the point of maximum cardiac impulse) on the left ventral thorax, vertically to the caudal extremity of the scapula, and we selected a 6 x 8 cm incision site, 10 cm caudally to this projection area, behind the lateral flipper insertion. Old hairs had already been shed over this patch, thus the incision area did not need to be shaved. The implantation site was surgically cleaned using iodinated povidone 7.5% surgical scrub and iodinated povidone 10% solution (Vétédine[®]). A vertical skin incision (5 cm) was made in the centre of the patch using a sterile scalpel blade. We then used non-traumatic Mayo scissors to break adipose tissue until reaching the muscle layer and then carved the blubber to create a tunnel in the cranial direction, along the blubber muscle interface, to the apex beat projection area. We inserted the ICM in the tunnel with a non-traumatic forceps to place it under the blubber layer and against the thoracic muscle, above the apex beat projection area. A simple interrupted suture with PDS[®] II D2T monofilament absorbable (3-0, 3/8, 24 mm; Ethicon) was used in the deep adipose tissue to close the tunnel. We then

applied a simple running subcutaneous suture with PDS® II D3T monofilament absorbable (2-0, 3/8, 24 mm; Ethicon) to appose skin incision edges. Butyl cyanoacrylate tissue adhesive (Surgibond®) was applied on the incision surface and simple interrupted cutaneous sutures with Prolène® D3T monofilament non-absorbable (2-0, 3/8, 24 mm; Ethicon) sealed the skin. The wound was cleaned with iodinated povidone 10% solution (Vétédine®) and protected with an aluminium healing spray (Alumisol®). Postoperatively, the female received an intramuscular (IM) injection of amoxicilline (Clamoxyl®) at 15 mg.kg⁻¹. The whole capture and surgical procedure lasted 1.5 hours.

Surgical procedure with DST milli-HRT

Female 56 (tag #56) was captured in mid-February 2016 (Table 1). The implantation procedure was similar to that in 2015. However, an initial anaesthetic dose was administered via an IM injection of 3 ml of tiletamine and zolazepam (0.97 mg.kg⁻¹; Zoletil® 100) using a blowpipe and dart and left for 10 minutes for the drug to take effect. Heavy sedation was then completed using an IM dose of 1 ml of the same drug (0.32 mg.kg⁻¹) and maintained throughout the procedure with additional doses (0.5 ml; 0.16 mg.kg⁻¹) as required. The female was left on ventral decubitus and a local anaesthesia, which included a mixture of lidocaine and adrenaline (Lignol® 2% w/v), was administered along the intended area of implantation (three separate boluses of 1 ml at the blubber muscle interface along the future tunnel position and a 1 ml bolus at the subcutaneous layer of the future incision position). The skin incision was shorter (2-3 cm) than with ICM due to the smaller size of the logger. A non-steroidal anti-inflammatory drug (carprofen; Carprox Vet®; 4.0 mg.kg⁻¹) was administered IM, along with antibiotics. The whole capture and surgical procedure lasted 1.5 hours.

Monitoring and retrieval

Wound healing was monitored in the field for signs of inflammation, swelling and exudate with digital and thermal images (ThermaCAM™ P25 FLIR Systems) for prediction of infection, as increased local temperature is a significant sign of wound infection and can be early detected with infrared thermography (Schaefer *et al.* 2004; Fierheller & Sibbald 2011). In 2015, female 37 was observed once, two days after the operation, whereas in 2016 female 56 was observed daily, during 6 days, until instrument retrieval.

For retrieval of devices, the same capture and surgical procedures were applied with the exception that the incision site was located directly above the position of the devices and that new hair was shaved.

Data collection and analysis

From 9-12 January 2015, the ICM recorded mean heart rate (bpm) every two minutes. This was calculated from continuous monitoring of the subcutaneous electrocardiogram recorded from a differential voltage between two titanium electrodes. It also recorded the animal's physical activity (%) from a built-in accelerometer as the number of minutes spent in motion during 15 min intervals, and stored the timing of each heartbeat and daily activity (Laske *et al.* 2011).

From 16-22 February 2016, the DST milli-HRT logger recorded heart rate (bpm) and temperature ($\pm 0.2^{\circ}\text{C}$) every 5 min and stored a 5 min continuous electrocardiogram every 24 hours. The heart rate was derived from a single channel electrocardiogram with leadless electrodes as part of the housing material. The logger took a burst (graded with a quality index for validation purposes) of 600 measurements on any set time interval and calculates the mean heart rate for each recording. These data were analysed using Mercury 4.22 software (Star Oddi).

Thermal images were analysed with ThermoCAM[®] Researcher Pro 2.10 (FLIR Systems) and all statistical analysis were performed with R statistical software (R Core Team, GNU GPL, version 3.3.0).

Results

Postoperative monitoring

Females 37 and 56 recovered quickly after anaesthesia was discontinued and resumed normal behaviour. No unusual behaviours or signs of discomfort were observed during the healing period.

In 2015, female 37 was observed to have a clean healing site, two days after implantation. Upon retrieving the device, the female had lost 5 kg since deployment (i.e. $1.7 \text{ kg}\cdot\text{d}^{-1}$). The healing site was tainted with a small amount of blood, but the sutures were still in place with the wound well apposed and showing no signs of swelling or exudate. There was no sign of increased skin temperature visible with infrared imaging and a normothermic rectal temperature was measured (36.8°C).

In 2016, the healing site of female 56 was visible and clean, with no sign of inflammation (wound skin temperature was 2.0°C below maximal body skin temperature; Online Resource 1), 2 days and 3 days after implantation. The female was recaptured 6 days post-surgery. Upon retrieving the device, the female had lost 18.5 kg since deployment (i.e. $3.1 \text{ kg}\cdot\text{d}^{-1}$). The skin sutures had broken due to skin swelling during the healing process. The cutaneous layer was still slightly open at the surface, but the deep tissues were healed and closed with fibrous tissue.

Cicatricial tissue was covered with a clear exudate in low amounts and not purulent. The healing site was cleaned with iodinated povidone 10% solution (Vétédine®) and new simple interrupted cutaneous stitches were applied with Prolène® D3T monofilament non-absorbable (2-0, 3/8, 24 mm; Ethicon). No marked skin inflammation was measured upon the wound (less than +1.0°C above maximal body skin temperature) and rectal temperature was within normal limits (37.7°C). The longer deployment of the device had resulted in the device being encapsulated in thin connective tissue over time, but without retrieval complication.

Heart rate

Temporal and heart rate data per individual are detailed in Table 1. Distribution of heart rates showed a non-normal distribution (Shapiro-Wilk normality test, in 2015: $W = 0.98935$, $p < 0.0001$; in 2016: $W = 0.98641$, $p < 0.0001$; Fig.1). Female 37 spent 74% of its time inactive (physical activity = 0; $n = 277$ activity records) in 2015, with a mean heart rate of 67.8 ± 12.3 bpm, lower than when it was active (80.2 ± 12.4 bpm; Wilcoxon test: $W = 11092$, $p < 0.0001$). In 2016, only 2% of the heart rate data measured with the DST milli-HRT on female 56 were defined as “poor quality” (91% of “high quality”) by the device and were discarded (presumed muscle artefacts). Electrocardiograms recorded helped to confirm extreme heart rate values. The subblubber temperature was $36.5 \pm 0.5^\circ\text{C}$ (mean \pm SD), range 35.6 - 38.1°C ($n = 1722$ temperature records).

Discussion

Mass losses of both females were below maximal mass loss observed in moulting female *M. leonina* (Boyd *et al.* 1993; Carlini *et al.* 1999; Postma *et al.* 2013). No sign of acute infection was observed in the few days after surgeries, suggesting that surgical procedures of asepsis in the field were effective. A longer postoperative monitoring would be necessary to assess long-term tolerance of devices by *M. leonina*. During the moult, while *M. leonina* is hauled out, blood is shunted through the blubber layer via anastomoses (Ashwell-Erickson *et al.* 1986). Increased blood perfusion possibly could facilitate the healing process, which may explain why we did not observe the same inflammatory responses reported by Green *et al.* (2009) with a similar sample size (*M. angustirostris*, $n = 3$) and for the same duration of observation (3-5 days after implantation). Additional hypothesis to explain the success of implantation could be that animals during moulting show reduced physical activity and that the logger shape and implant localisation facilitated healing process and decreased infection risk. Cutaneous sutures breaking, probably due

to postoperative skin swelling, may have accounted for the non-successful surgical implantation in 2016. Skin swelling around the surgical wound might be reduced with the addition of non-steroidal anti-inflammatory drugs during the healing period. We recommend the use of dart and blowpipe for remote injection renewals to avoid recapturing the individual and minimise stress' causes during the moult process and heart rate monitoring. Recapture of the seal in the middle of the moult, or of the study, should only be resorted to in presence of signs of rejection to urgently remove the device. Multifilament (braided) sutures may be considered for the cutaneous layer to better adapt to skin surface movements in free-ranging animals (although monofilament sutures are usually used to limit risk of skin infection). We also suggest that fixing the logger with a non-absorbable thread at a deep subcutaneous level could help retrieval, particularly in free-ranging animals and for a longer-term implantation.

Heart rates measured with both data loggers in 2015 and 2016 were similar to the range previously reported by Andrews *et al.* (1997) and Green *et al.* (2009). We measured a difference in heart rates between the two females while they are of similar initial body mass at capture and similar body length (Table 1). However, this variation could be due to other differences in biological factors: females were captured at similar moult stage (at the beginning of their moult) and recaptured in the middle (2015) or the end of their moult (2016), but not at the same time. Indeed, female 37 hauled-out in early moult period in 2015, as female 56 hauled-out in late moult period in 2016 (Table 1). We did not estimate age of adult females captured (supposed ≥ 4 years old) but based on their body mass, both could have been breeders (Arnbom *et al.* 1994). However, physiological stages between the two females could have been different: gestating or not, different success and duration of the previous foraging period at sea, impacting on their heart rate. This difference in heart rate could also be linked to differences in physical activity during the study (movements on land) or to the use of two different loggers between 2015 and 2016. Even though both loggers (or similar models) were previously used to record animals' heart rate (Reveal[®] XT ICM on *Ursus americanus*, Laske *et al.* 2011; DST *micro*-HRT on rats, Dudek *et al.* 2015), further species-dependent studies are required to fully validate such data collection.

To our knowledge this study represents the first promising use of fully implanted subcutaneous heart rate monitors in free-ranging *M. leonina*. The implant method is certainly more invasive than external tag attachments and requires surgery skills and specialised equipment, but allows data collection on freely moving *M. leonina*. This technique allowed data collection in 2 out of 3 deployments in *M. leonina* with few complications and hold promise for heart rate assessment of free-ranging seals in the wild.

Acknowledgments and funding

The present research project was supported by the Institut Polaire Français Paul-Emile Victor (IPEV program 1037). We thank the Terres Australes et Antarctiques Françaises for logistic support, Christophe Guinet (CEBC – CNRS; IPEV program 109) for facilitating fieldwork and also Lucas Delalande and Ásgeir Bjarnason for valuable assistance.

The overall study was funded by the Institut Polaire Français Paul-Emile Victor (IPEV Program 1037 HENERGES), doctoral fellowships of French Ministry of Higher Education and Research (Graduate School 227 of National Museum of Natural History – University of Pierre and Marie Curie), the University of St Andrews, the Marine Alliance for Science and Technology for Scotland (MASTS) and the Carnegie Trust for the Universities of Scotland.

Conflict of Interest: The authors declare that they have no conflict of interest.

Ethical approval

Elephant seal work (Program IPEV 1037, HENERGES) was approved by The Antarctic Committee for Environmental Protection and the Ethic Committee (Cometh ANSES/ENVA/UPEC n°16: n°14-055 and n°15-061). The program was also authorised by the French Southern and Antarctic Lands (Decree 2014-131, 15th October 2014; Decree 2015-110, 4th September 2015).

All applicable international, national and institutional guidelines for the care and use of animals were followed. All procedures performed in studies involving animals were in accordance with the ethical standards of the institution or practice at which the studies were conducted.

Informed consent: Informed consent was obtained from all individual participants included in the study.

References

- Andrews RD, Jones DR, Williams JD, Thorson PH, Oliver GW, Costa DP, Le Boeuf BJ (1997) Heart rates of northern elephant seals diving at sea and resting on the beach. *J Exp Biol* 200:2083-2095
- Arnbom T, Fedak MA, Rothery P (1994) Offspring sex ratio in relation to female size in southern elephant seals, *Mirounga leonina*. *Behav Ecol Sociobiol* 35:373-378. doi: 10.1007/BF00165838
- Ashwell-Erickson S, Fay FH, Elsner R (1986) Metabolic and hormonal correlates of molting and regeneration of pelage in alaskan harbor and spotted seals (*Phoca vitulina* and *Phoca largha*). *Can J Zool* 64:1086-1094. doi:10.1139/z86-163
- Blundell GM, Hoover-Miller AA, Schmale CA, Bergartt RK, Karpovich SA (2014) Efficacy of subcutaneous VHF implants and remote telemetry monitoring to assess survival rates in harbor seals. *J Mammal* 95:707-721. doi: 10.1644/13-MAMM-A-212
- Boyd I, Arnbom T, Fedak M (1993) Water flux, body-composition, and metabolic rate during molt in female Southern elephant seals (*Mirounga leonina*). *Physiol Zool* 66:43-60
- Boyd IL, Woakes AJ, Butler PJ, Davis RW, Williams TM (1995) Validation of heart rate and doubly labelled water as measures of metabolic rate during swimming in California sea lions. *Funct Ecol* 9:151-160. doi: 10.2307/2390559
- Butler PJ, Green JA, Boyd IL, Speakman JR (2004) Measuring metabolic rate in the field: the pros and cons of the doubly labelled water and heart rate methods. *Funct Ecol* 18:168–183. doi: 10.1111/j.0269-8463.2004.00821.x
- Carlini AR, Marquez MEI, Daneri GA, Poljak S (1999) Mass changes during their annual cycle in females of southern elephant seals at King George Island. *Polar Biol* 21:234–239. doi:10.1007/s003000050358
- Dalton AJM, Rosen DAS, Trites AW (2014) Season and time of day affect the ability of accelerometry and the doubly labeled water methods to measure energy expenditure in northern fur seals (*Callorhinus ursinus*). *J Exp Mar Biol Ecol* 452:125-136. doi: 10.1016/j.jembe.2013.12.014
- Ditmer MA., Vincent JB, Werden LK, Tanner JC, Laske TG, Iazzo PA, Garshelis DL, Fieberg JR (2015) Bears show a physiological but limited behavioral response to unmanned aerial vehicles. *Curr Biol* 25:1–6. doi: 10.1016/j.cub.2015.07.024
- Dudek M, Knutelska J, Bednarski M, Nowiński L, Zygmunt M, Mordyl B, Głuch-Lutwin M, Kazek G, Sapa J, Pytka K (2015) A comparison of the anorectic effect and safety of the alpha2-adrenoceptor ligands guanfacine and yohimbine in rats with diet-induced obesity. *Plos One*. doi: 10.1371/journal.pone.0141327
- Field IC, Bradshaw CJ, McMahon CR, Harrington J, Burton HR (2002) Effects of age, size and condition of elephant seals (*Mirounga leonina*) on their intravenous anaesthesia with tiletamine and zolazepam. *Vet Rec* 151:235-240. doi: 10.1136/vr.151.8.235

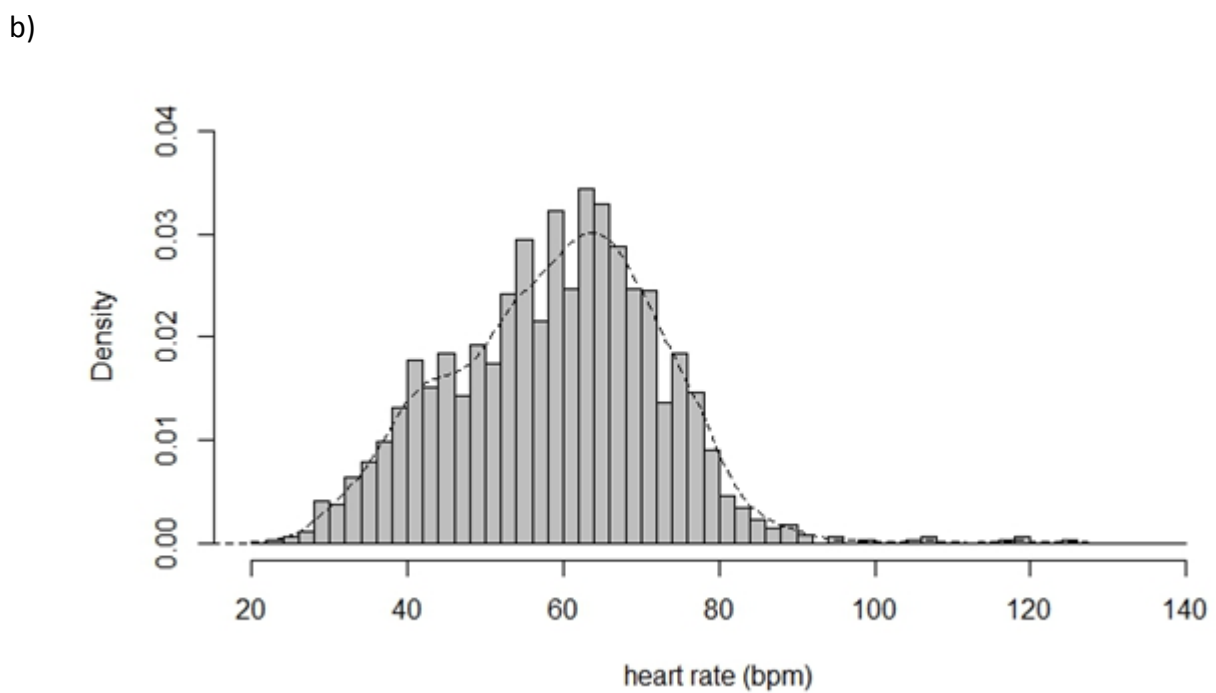
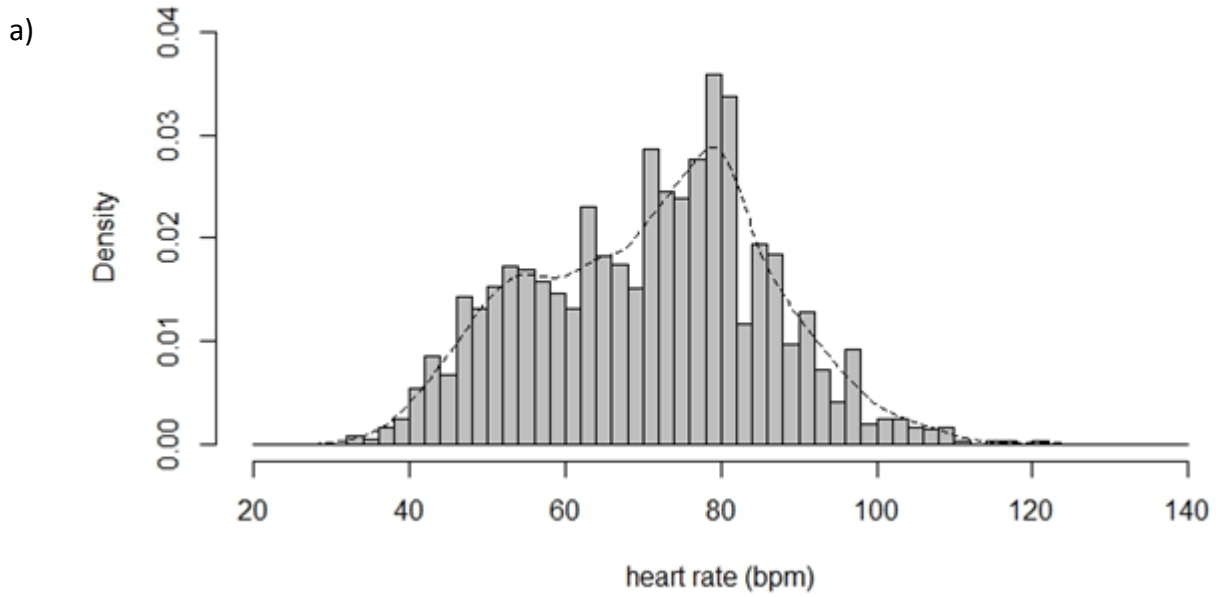
- Fierheller M, Sibbald RG (2011) A clinical investigation into the relationship between increased periwound skin temperature and local wound infection in patients with chronic leg ulcers. *Adv Skin Wound Care* 23:369-379. doi: 10.1097/01.ASW.0000383197.28192.98
- Greaves DK, Schreer JR, Hammill MO, Burns JM (2005) Diving heart rate development in postnatal harbour seals, *Phoca vitulina*. *Physiol Biochem Zool* 78:9-17. doi: 10.1086/425201
- Green JA (2011) The heart rate method for estimating metabolic rate: review and recommendations. *Comp Biochem Physiol Part A Mol Integr Physiol* 158:287-304. doi: 10.1016/j.cbpa.2010.09.011
- Green JA, Haulena M, Boyd IL, Calkins D, Gulland F, Woakes AJ, Butler PJ (2009) Trial implantation of heart rate data loggers in pinnipeds. *J Wildl Manage* 73:115-121. doi: 10.2193/2007-525
- Lander M, Haulena M, Gulland F, Harvey J (2005) Implantation of subcutaneous radio transmitters in the harbor seal (*Phoca vitulina*). *Mar Mamm Sci* 21(1):154-161
- Laske TG, Garshelis DL, Iazzo PA (2011) Monitoring the wild black bear's reaction to human and environmental stressors. *BMC Physiol* 11:13. doi: 10.1186/1472-6793-11-13
- McMahon CR, Burton H, McLean S, Slip D, Bester M (2000) Field immobilisation of southern elephant seals with intravenous tiletamine and zolazepam. *Vet Rec* 146:251-254
- McPhee JM, Rosen DAS, Andrews RD, Trites AW (2003) Predicting metabolic rate from heart rate in juvenile Steller sea lions *Eumetopias jubatus*. *J Exp Biol* 206:1941-1951. doi: 10.1242/jeb.00369
- Mills PA, Huetteman DA, Brockway BP, Zwiers LM, Gelsema AJM, Schwartz RS, Kramer K (2000) A new method for measurement of blood pressure, heart rate, and activity in the mouse by radiotelemetry. *J Appl Physiol* 88:1537-1544
- Morhardt JE, Morhardt SS (1971) Correlations between heart rate and oxygen consumption in rodents. *Am J Physiol* 221:1580-1586
- Ponganis PJ, Kooyman GL, Winter LM, Starke LN (1997) Heart rate and plasma lactate responses during submerged swimming and trained diving in California sea lions, *Zalophus californianus*. *J Comp Physiol B Biochem Syst Environ Physiol* 167:9-16. doi:10.1007/s003600050042
- Postma M, Bester MN, De Bruyn PJN (2013) Spatial variation in female southern elephant seal mass change assessed by an accurate non-invasive photogrammetry method. *Antarct Sci* 25:731-740. doi : 10.1017/S0954102013000059
- Schaefer AL, Cook N, Tessaro SV, Deregt D, Desroches G, Dubeski PL, Tong AKW, Godson DL (2004) Early detection and prediction of infection using infrared thermography. *Can J Anim Sci* 84:73-80. doi: 10.4141/A02-104
- Thompson D, Fedak MA (1993) Cardiac responses of grey seals during diving at sea. *J Exp Biol* 174:139-164

Table and figure captions

Table 1 Biometric, temporal and heart rate data per year and individual

Seal ID (tag number)	Mass at capture (kg)	Body length (m)	Capture/recapture data			Heart rate data (bpm)			
			Implant date	Explant date	Period	Total records (n)	Mean ± SD	Minimal- maximal range	Median [interquartile range]
Female 37	306	2.3	Jan 9, 2015	Jan 12, 2015	Early moult	2076	71.1 ± 15.1	33-122	73.0 [59.0 ; 81.0]
Female 56	308.5	2.2	Feb 16, 2016	Feb 22, 2016	Late moult	1717	59.2 ± 13.4	23-125	60.0 [50.0 ; 68.0]

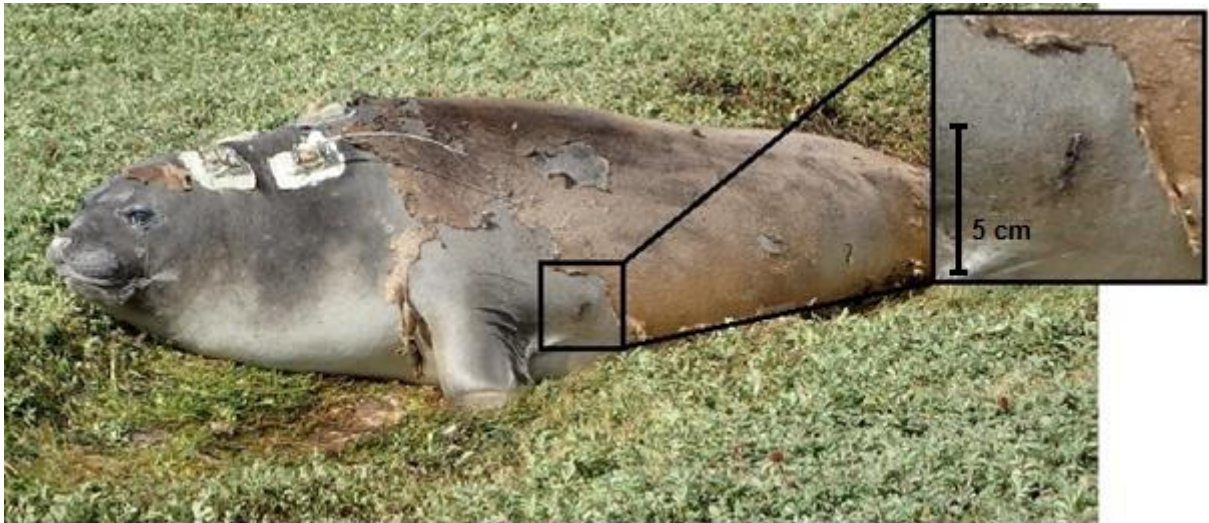
Fig.1 Distribution and density curves (dotted lines) of heart rates (bpm) recorded in female 37 in 2015 for 3 days (a) and female 56 in 2016 for 6 days (b)



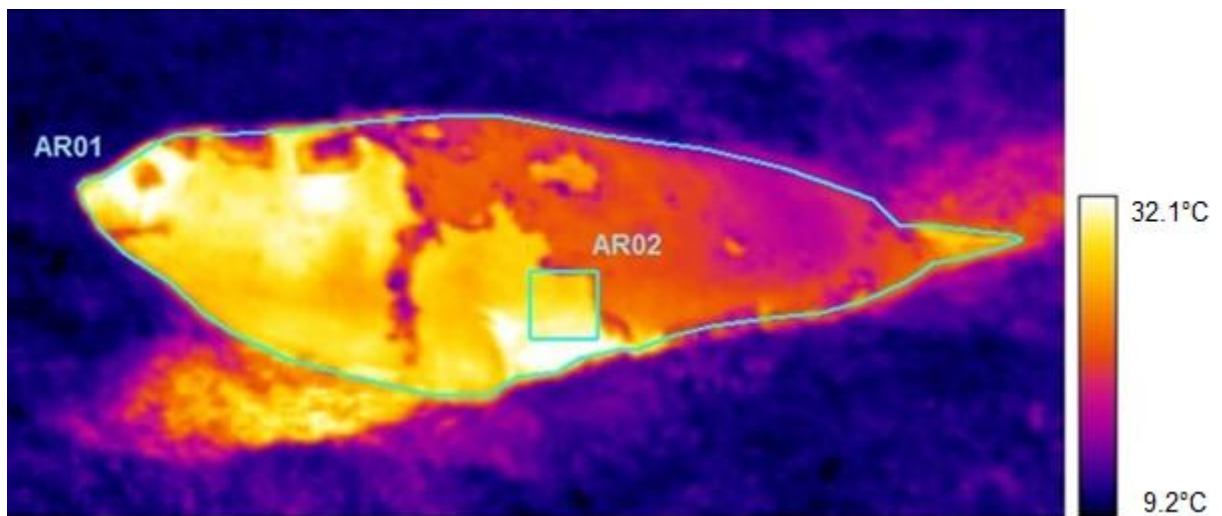
Electronic Supplementary Material

Online Resource 1 Two days post-surgery monitoring with digital (a) and thermal (b) images of the healing wound (2016). Minimum (Min), maximum (Max), average (Avg) and standard deviation (Stdev) of surface body temperature (AR01) and implantation site (AR02) are presented for comparison in the insert.

a)



b)



Label	Min (°C)	Max(°C)	Avg (°C)	Stdev (°C)
AR01	12.0	32.1	23.4	4.3
AR02	15.7	30.0	26.2	3.2

3.4. Economie d'énergie : taux métabolique et comportement d'agrégation

3.4.1. Energétique de la mue : résultats

3.4.1.1. Variations individuelles au cours de la mue :

a- Masse et réserves énergétiques

Entre 2012 et 2017 (N = 105), la masse corporelle initiale (à la capture) moyenne des éléphants de mer femelles étudiés en mue était de $316,9 \pm 45,3$ kg (de 193,5 à 470,0 kg) et l'indice de masse corporelle initiale de $59,6 \pm 5,5$ kg.m⁻² (de 51,1 à 74,1 kg.m⁻²). La perte de masse corporelle était en moyenne de $3,3 \pm 0,9$ kg.j⁻¹ (de 0,8 à 7,0 kg.j⁻¹; $10,4 \pm 2,6$ g.kg⁻¹.j⁻¹), soit égale à $8,0 \pm 3,6\%$ de la masse initiale (de 1,6 à 17,9%).

Entre 2015 et 2016 (N = 15), l'épaisseur de la couche de graisse sous-cutanée (ou pannicule) mesurée par échographie à la capture (début de mue) était en moyenne de $4,2 \pm 0,9$ cm (de 2,1 à 6,5 cm) entre l'insertion de la nageoire latérale et l'ombilic. La perte moyenne d'épaisseur du pannicule était de 3 ± 2 mm.j⁻¹, soit $1,2 \pm 0,9$ cm entre le début et la fin de la mue. Les mesures qui estimaient un gain en épaisseur du pannicule ou en circonférence entre la capture et la recapture ont été considérées comme des erreurs et retirées du jeu de données pour l'analyse des variations (pannicule B : N = 2 ; circonférence B : N = 6 ; pannicule C : N = 1 ; circonférence C : N = 2). Les circonférences mesurées à la capture et à la recapture sont positivement corrélées entre l'insertion de la nageoire et l'ombilic (coefficient de corrélation non paramétrique de Spearman : $\rho = 0,52$, N = 29, S = 1943,5, $p = 0,003$). Il en est de même pour l'épaisseur du pannicule aux deux points de mesure ($\rho = 0,67$, N = 29, S = 1336,3, $p < 0,0001$). L'épaisseur du pannicule au niveau de l'ombilic est positivement corrélée à la circonférence associée ($\rho = 0,41$, N = 29, S = 2398,2, $p = 0,03$), contrairement au niveau axillaire ($\rho = 0,03$, N = 30, S = 4354,9, $p = 0,87$).

En 2017 (N = 5), les mesures de l'épaisseur du pannicule par échographie sont fortement corrélées aux mesures directes effectuées après incision ($\rho = 0,98$, S = 0,5, $p = 0,005$). Il semblerait que la méthode échographique sous-estime l'épaisseur du pannicule de $1,2 \pm 0,7$ cm. Les mesures échographiques ont ainsi été corrigées et la moyenne entre les deux points de mesure a été faite pour le calcul de la masse grasse (ci-dessous).

En considérant que la grande majorité de la masse grasse provient du pannicule et en négligeant la part viscérale (Gales & Burton 1987 ; Crocker et al. 2014), le pourcentage de masse grasse estimé à partir des mesures morphométriques et échographiques corrigées (Ryg et al. 1990) est de $28 \pm 5\%$ de la masse corporelle totale (de 21 à 38% : en moyenne de $30 \pm 4\%$ à la capture et de $26 \pm 4\%$ à la recapture ; N = 15, 2015-2016). De même, la part en ECT est estimée à $55 \pm 4\%$ de la masse totale (de 31 à 70% : de $54 \pm 4\%$ à la capture et de $56 \pm 4\%$ à la recapture ; N = 102, 2012-2017).

b- Fréquence cardiaque et température corporelle

Seulement 10% ($\pm 5\%$) des données enregistrées sont qualifiées de « très faible qualité » (IQ = 3) et retirées de l'étude. Le jeu de données analysé comprend 68% ($\pm 13\%$) de données qualifiées « d'excellente qualité » (IQ = 0). La fréquence cardiaque enregistrée en 2017 (N = 6) est en moyenne de $55,3 \pm 15,6$ bpm (de 14 à 125 bpm, les extrêmes étant rares sur N > 5000-9000 données par individu : une mesure par minute pendant 5-7 jours) et la température sous-cutanée (ou « sous-panniculaire ») est de $35,7 \pm 1,5^\circ\text{C}$ (de $17,4$ à $38,4^\circ\text{C}$, les extrêmes étant rares sur N > 5000-9000 données par individu : une mesure par minute pendant 5-7 jours). Chez cinq des six individus implantés, le diagramme de distribution des fréquences enregistrées présente une distribution bimodale avec un pic autour de 40 bpm et un pic autour de 62 bpm, soit une diminution moyenne de 35% entre la valeur des deux pics (**Figure 26**).

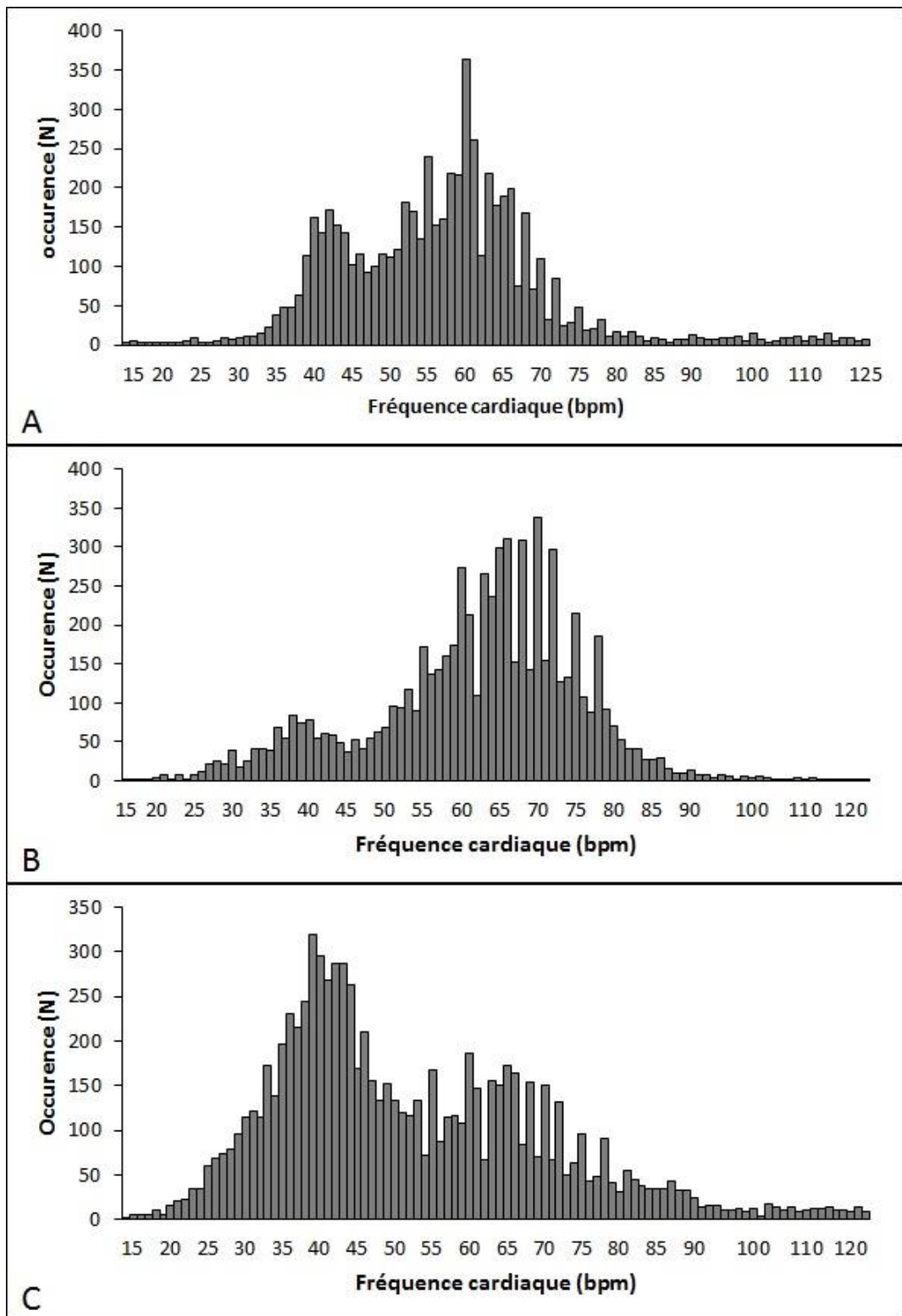


Figure 26 : Distribution bimodale des fréquences cardiaques enregistrées chez trois éléphants de mer au cours de la mue en 2017 pendant 5 (A : individu n°83 ; B : individu n°85) et 7 jours (C : individu n°91).

De plus, nous observons de brèves et rapides chutes de température sous-cutanée, pouvant être associées à des entrées dans l'eau froide (**Figure 27**). L'enregistrement en continu (toutes les 10 s) de la température stomacale chez 9 individus entre 2014 et 2016 (**Article 2**), nous a permis de mettre en évidence des variations similaires, non décrites dans le chapitre précédent. Nous observons de brefs épisodes de refroidissement brusque de la température stomacale (< 35°C), suivis d'une remontée progressive à la normale par plateau (**Figure 28**). Ces observations pourraient être liées à une ingestion d'eau froide, soit à une interruption du jeûne hydrique, voire alimentaire.

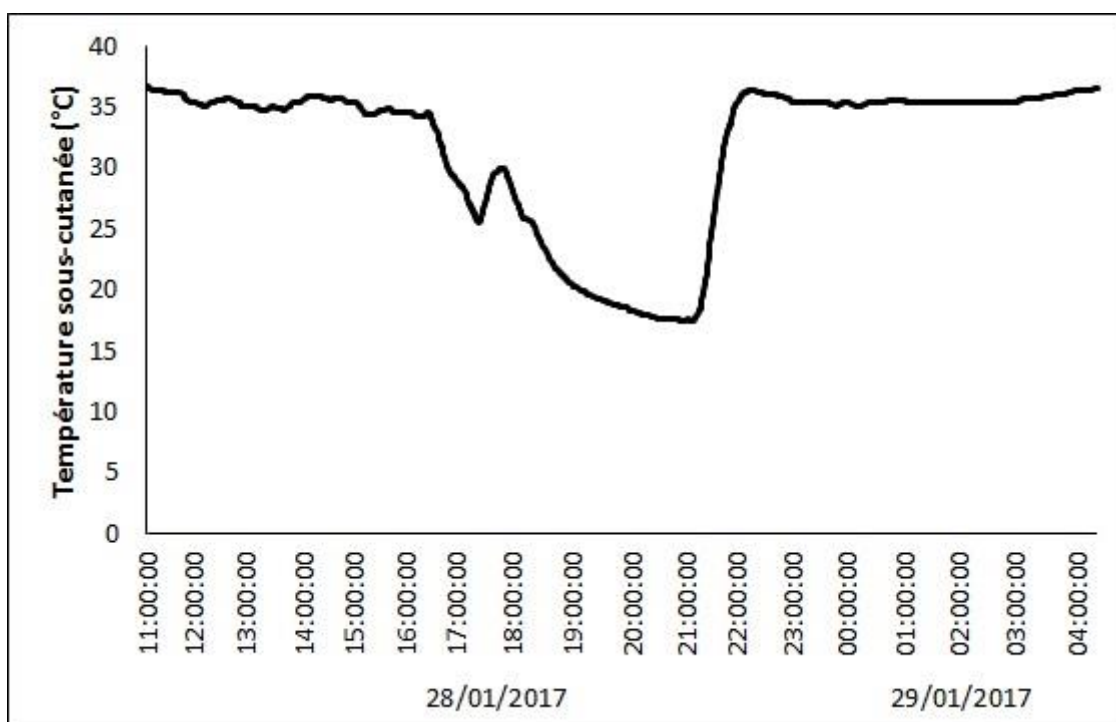


Figure 27 : Exemple de chute de la température sous-panniculaire enregistrée (jusqu'à un minimum de 17,4°C) chez un éléphant de mer femelle au cours de la mue en 2017 (individu n°83, en milieu de mue ; environ 10h après la fin de sa capture ; UTC).

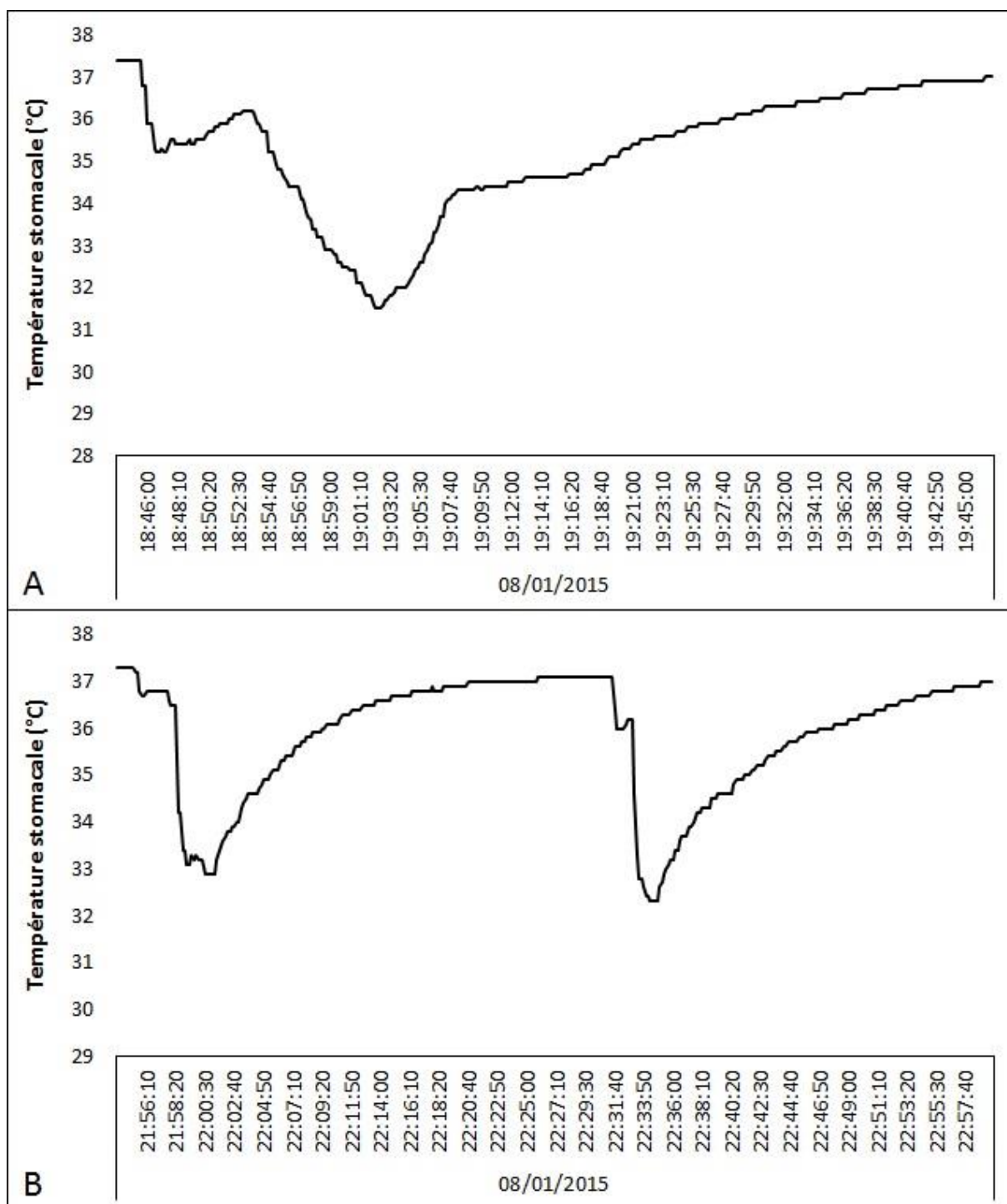


Figure 28 : Exemples de chute de la température stomacale enregistrée chez deux éléphants de mer femelles au cours de la mue en 2015 (A : individu n°35, en début de mue ; B : individu n°36, en milieu de mue ; environ 2-3h après la fin de leur capture ; heure locale : UTC + 5h).

c- Variations hormonales

En 2016 (N = 13), la concentration sérique en cortisol augmente en moyenne entre la capture ($33,9 \pm 21,2 \text{ ng.ml}^{-1}$) et la recapture ($60,5 \pm 34,3 \text{ ng.ml}^{-1}$; test non paramétrique de la somme des rangs de Wilcoxon-Mann-Whitney pour données appariées : $V = 11$, $p = 0,01$). Nous n'observons pas de différence significative entre les concentrations sériques en hormone T3 ($1,6 \pm 0,3 \text{ ng.ml}^{-1}$) entre la capture et la recapture ($V = 69$, $p = 0,11$). Une tendance de pic de T3 en milieu de mue est observée ($1,8 \pm 0,2 \text{ ng.ml}^{-1}$) mais nous ne disposons pas de suffisamment de données aux différents stades de mue pour confirmer cette observation. La variation en concentration sérique de cortisol entre la capture et la recapture tend à être négativement corrélée à la masse initiale à la capture ($\rho = -0,56$, $N = 10$, $S = 257,3$, $p = 0,09$) : les individus plus lourds tendent à avoir une augmentation moindre en cortisol en fin de mue, voire des concentrations en cortisol inférieures à la recapture (soit en fin de mue), comparées à la capture (début ou milieu de mue).

d- Impédance et composition corporelle

A partir des mesures exploratrices de bio-impédancemétrie effectuées sur le terrain en 2015 et 2016 (N = 14) nous obtenons une composition en eau corporelle totale très faible ($27 \pm 3\%$ de la masse totale) que nous supposons erronée. Les calculs en pourcentage de masse grasse et de masse maigre qui en découlent sont donc biaisés (Kyle et al. 2014). Cependant, lorsque l'on s'intéresse aux variations estimées de la composition corporelle entre la capture et la recapture, nous obtenons des estimations plus cohérentes pour six individus : la perte de masse entre la capture et la recapture serait composée à $31 \pm 19\%$ d'eau, à $57 \pm 26\%$ de masse grasse et à $12 \pm 7\%$ de protéines.

Pour quatre individus, les mesures indiquent un gain en masse grasse de $7 \pm 2\%$ de la masse corporelle totale, et pour quatre autres, nous estimons un gain en eau totale de $7 \pm 3\%$ de la masse corporelle. Ces huit observations semblent aberrantes et ont été considérées comme des erreurs de mesure.

Deux des individus pour lesquels les calculs estiment un gain en eau totale étaient aussi équipés d'enregistreurs de température stomacale qui nous ont permis d'observer de courts épisodes de chute brutale de la température stomacale, suivie d'une remontée progressive à la normale (par plateau), pouvant être associés à une prise de boisson et/ou alimentaire (**Figure 28**). De plus, bien que ces données n'aient pas été analysées en détail lors de cette étude, les appareils externes associés aux enregistreurs de température stomacale étaient aussi équipés de balises

Argos, et des trajets en mer de plusieurs dizaines de kilomètres ont été observés chez des éléphants de mer femelles en mue (**Figure 29**).

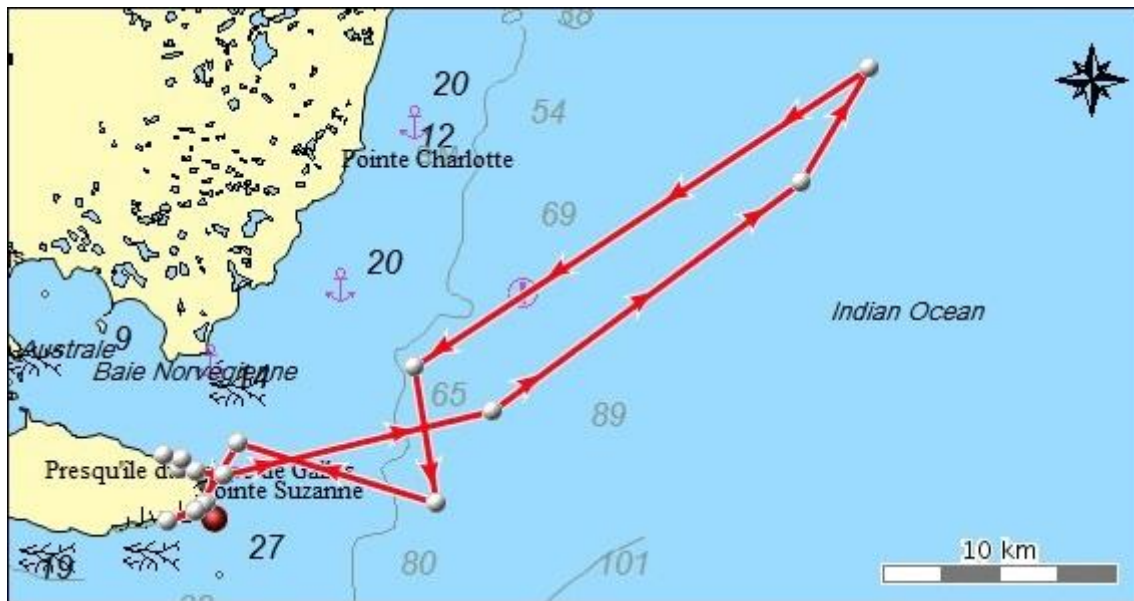


Figure 29 : Déplacement en mer enregistré chez un éléphant de mer (individu n°51) en milieu de mue (le lendemain de sa capture) en 2016 (CLS Argos).

Les mesures d'impédance pour lesquelles on observe un gain de masse grasse entre la capture et la recapture sont retirées du jeu de données. Le coefficient de corrélation positive entre la perte en épaisseur du pannicule au niveau axillaire et la perte en masse grasse estimée par bio-impédancemétrie est supérieur à 30% ($\rho = 0,36$, $N = 8$, $S = 54$, $p = 0,39$; **Figure 30**).

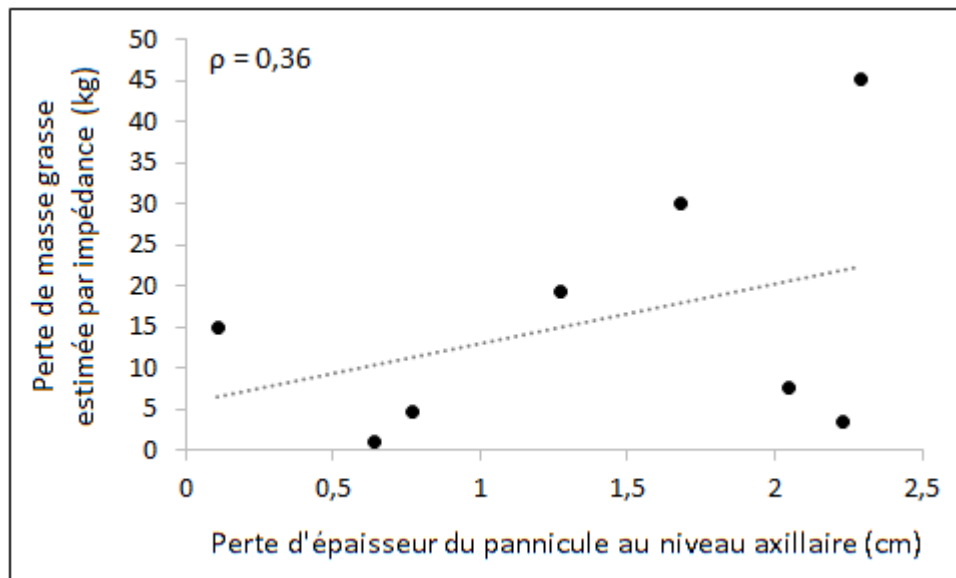


Figure 30 : Variation de l'épaisseur du pannicule au niveau de l'axillaire (mesures échographiques) en fonction de la variation de masse grasse estimée par les mesures prospectives de bio-impédancemétrie réalisées en 2015 et 2016 (corrélation de Spearman : $\rho = 0,39$)

e- Dépense énergétique et métabolisme

Le taux de consommation en oxygène au cours de la mue estimé à partir des mesures de fréquence cardiaque (N = 8) est de $6,5 \pm 1,0 \text{ ml O}_2 \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$. Converti en taux métabolique, nous obtenons un TM au cours de la mue de $2,2 \pm 0,34 \text{ W} \cdot \text{kg}^{-1}$, soit $0,9 \pm 0,1 \text{ MJ} \cdot \text{kg}^{-1}$ sur 5 ± 1 jours.

3.4.1.2. Influence du comportement d'agrégation :

Bien que la relation ne soit pas significative, peut-être due au faible nombre d'observations (N = 6 ; individus recapturés et échographiés pour lesquels le taux d'agrégation individuel a été calculé : observations ≥ 3 jours), le coefficient de corrélation négative entre le taux d'agrégation individuel et la perte d'épaisseur du pannicule mesurée (au niveau axillaire ou de l'ombilic) est supérieur à 40% ($\rho = -0,43$, S = 50, $p = 0,42$; **Figure 31**) : les individus observés plus souvent en agrégation semblent brûler moins de réserves lipidiques.

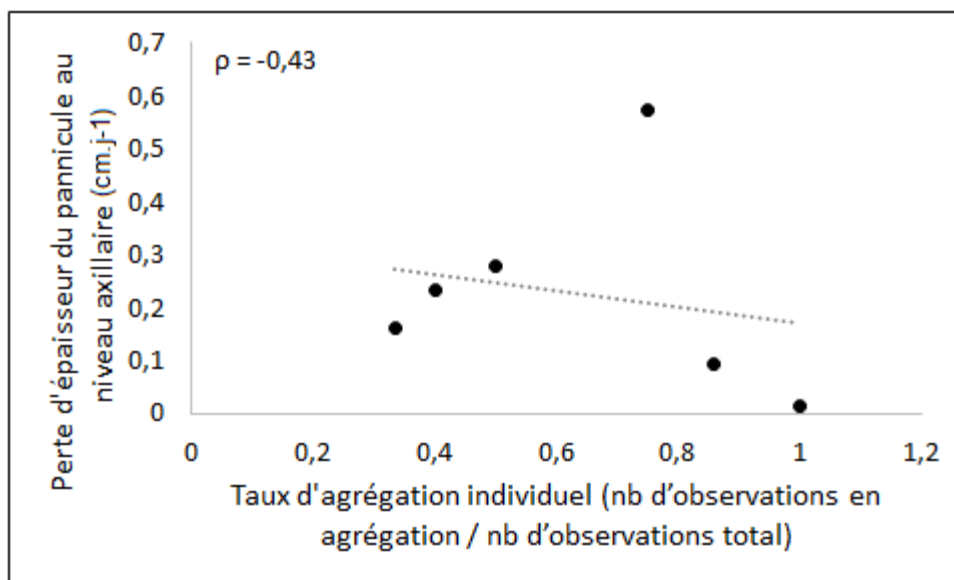


Figure 31 : Variation de l'épaisseur du pannicule au niveau axillaire en fonction du taux d'agrégation individuel observé en 2015 et 2016 (corrélation de Spearman : $\rho = 0,42$).

De même, le coefficient de corrélation positive, bien que non significatif, entre le taux d'agrégation individuel et la concentration en hormone T3 à la recapture est supérieur à 40% ($\rho = 0,46$, $N = 11$, $S = 118,6$, $p = 0,15$; **Figure 32**) : les individus observés plus souvent en agrégation semblent avoir une concentration en T3 supérieure à la recapture. Il en est de même avec la variation individuelle calculée entre la capture et la recapture ($\rho = 0,48$, $N = 11$, $S = 113,5$, $p = 0,13$) : les individus observés plus souvent en agrégation semblent avoir une concentration en T3 supérieure à la recapture (soit en fin de mue) comparée à la capture (début ou milieu de mue).

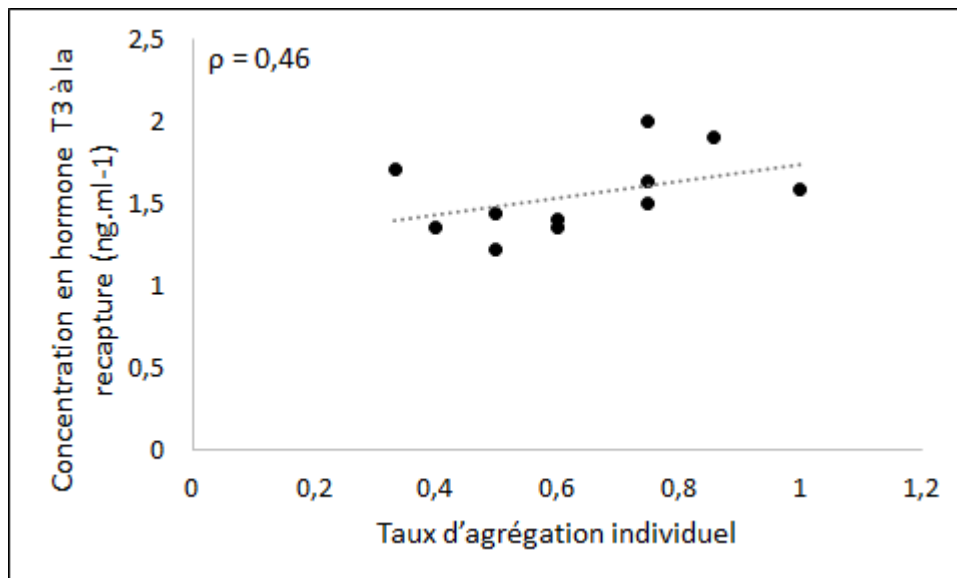


Figure 32 : Variation de la concentration plasmatique en hormone triiodothyronine (T3) en fonction du taux d'agrégation individuel observé en 2016 (corrélation de Spearman : $\rho = 0,15$; $N = 11$ individus prélevés pour lesquels le taux d'agrégation individuel a été calculé : observation ≥ 3 jours).

Le taux métabolique, calculé à partir des mesures de fréquence cardiaque (estimation de la consommation en oxygène), est fortement corrélé aux taux d'agrégation observés ($\rho = -0,94$, $N = 6$; $S = 67,9$, $p = 0,005$; **Figure 33**) : les individus observés plus souvent en agrégation ont un taux métabolique plus bas au cours de la mue.

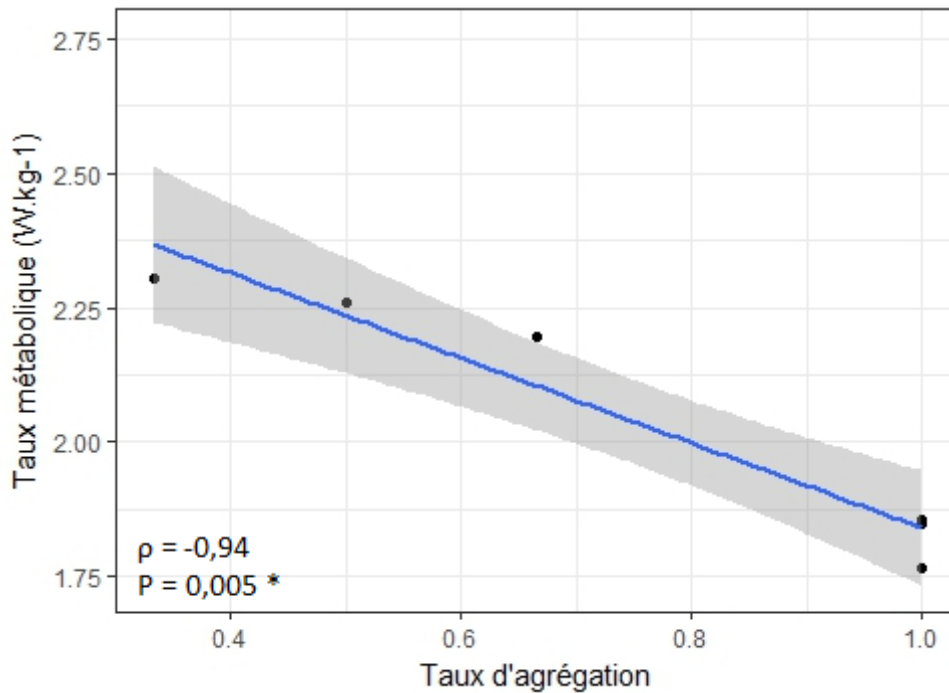


Figure 33 : Variation du taux métabolique, estimé à partir de la fréquence cardiaque, en fonction du taux d'agrégation chez six individus entre 2015 et 2017 (corrélacion de Spearman : $p = 0,005 *$).

3.4.2. Discussion et conclusion : influence de la mue et du comportement d'agrégation sur le métabolisme des éléphants de mer austraux femelles

3.4.2.1. Variation de la masse et de la composition corporelle au cours de la mue :

Les femelles étudiées à Kerguelen ont une masse initiale, à leur arrivée à terre pour la mue ($316,9 \pm 45,3 \text{ kg}$), et une perte de masse journalière moyenne au cours de la mue ($3,3 \pm 0,9 \text{ kg.j}^{-1}$) inférieures à celles rapportées chez les femelles d'autres colonies d'éléphant de mer austral (perte de masse moyenne : $4,7 \pm 0,2 \text{ kg.j}^{-1}$; masses corporelles par colonie : île Marion : $443 \pm 61 \text{ kg}$; île du Roi-Georges : $567 \pm 73 \text{ kg}$; Géorgie du Sud : $483 \pm 86 \text{ kg}$; île Macquarie : $447 \pm 69 \text{ kg}$; Boyd et al. 1993; Carlini et al. 1999; Postma et al. 2013). Cependant, on observe une perte de masse ($10,4 \pm 2,6 \text{ g.kg}^{-1}.\text{j}^{-1}$) identique à ce qui a été décrit chez l'espèce une fois rapportée à leur masse initiale ($10,0 \pm 1,2 \text{ g.kg}^{-1}.\text{j}^{-1}$; Carlini et al. 1999 ; Hindell et al. 1994). Cette différence de masse corporelle peut-être due à un plus grand nombre de femelles capturées tôt, en début de saison de mue, en raison des dates de présence sur le terrain, où des femelles plus jeunes et de masse inférieure viennent muer à terre en priorité (Laws 1956). D'autres auteurs émettent aussi l'hypothèse de l'influence de l'exploitation par l'homme au XIX^{ème} - XX^{ème} siècle, de plus longue durée dans les colonies du Sud de l'Océan Indien, ou d'une baisse en ressources alimentaires induite par des

variations climatiques ou la surpêche (Hindell et al. 2003 ; McMahon et al. 2005 ; Hindell & Perrin 2009 ; Postma et al. 2013).

Comme les mesures échographiques sont réalisées sur la ligne latérale lorsque l'individu est allongé ventralement, la mesure de l'épaisseur du pannicule peut être biaisée par 1) la pression appliquée par l'expérimentateur avec la sonde échographique et 2) l'affaissement du tissu adipeux sous l'effet de la gravité (Slip et al. 1992b; Mellish et al. 2004). Pour parer à la première éventualité, les images ont été enregistrées lors de trois relâchements consécutifs de la pression sur la surface cutanée et la valeur maximale a été retenue. Pour la deuxième, une correction de +1,2 cm a été appliquée aux mesures échographiques, après comparaison par mesure directe (incision du plan cutané et du pannicule lors d'implantation), avant de calculer la masse totale du pannicule associé. Nos mesures de l'épaisseur du pannicule ne diffèrent pas des valeurs trouvées dans la littérature par échographie chez les femelles adultes de la même espèce à différents stades physiologiques ($4,6 \pm 1,1$ cm ; Gales & Burton 1987). De plus, nous observons une cohérence des mesures effectuées, respectivement morphométriques (la circonférence) et échographiques, entre les deux points de mesures latéraux (B : axillaire et C : ombilical). Cependant, nous observons une corrélation entre les mesures échographiques et morphométriques, mais seulement au niveau ombilical. Cette observation peut être due au fait que de nombreuses erreurs de mesure de la circonférence entre la capture et la recapture ont été faites au niveau axillaire, peut-être dues à une variation plus importante, comparé à l'ombilic, du point exact de mesure entre les deux manipulations. La mesure de l'épaisseur du pannicule par échographie au niveau de l'ombilic semble ainsi plus fiable, en suivant notre protocole, qu'au niveau de l'insertion de la nageoire latérale.

L'indice ($d \cdot \sqrt{\text{Longueur/Masse}}$) de condition corporelle à partir de l'épaisseur du pannicule a été déterminé à partir de trois espèces de Phocidés (phoque annelé, du Groenland et phoque gris ; Ryg et al. 1990) puis a été repris et validé dans des études plus récentes (Gales & Renouf 1994 ; Bowen & Northridge 2010). Nos estimations de la composition corporelle, en pourcentage en eau corporelle et masse grasse (ou masse du pannicule), à partir de nos mesures morphométriques et échographiques sont cohérentes avec ce qui est décrit dans la littérature chez l'éléphant de mer austral (ECT = $51,8 \pm 3,6\%$ et $55,4 \pm 1,4\%$; MG = $25,7 \pm 2,9\%$ et $28,3 \pm 5,3\%$; Slip et al. 1992b ; Tierney et al. 2001). Slip et al. (1992b) estiment l'exactitude de l'utilisation de l'épaisseur du pannicule pour estimer la masse grasse totale, après correction de l'affaissement du tissu adipeux, à 2,6-7,0%.

Nos mesures prospectives de la composition de la perte de masse par impédancemétrie semblent correctes en ce qui concerne la part protéique (12%) et inversées en ce qui concerne la part en eau (31%) et en masse grasse (57%), comparées à ce qui a été trouvé chez l'éléphant de mer austral adulte femelle en mue en utilisant la méthode de dilution de l'eau tritiée (49% eau, 33% masse grasse et 16% protéines ; Boyd et al. 1993). La valeur brute d'eau corporelle totale mesurée est quant à elle sous-estimée d'environ 50%. Il semble essentiel de calibrer nos mesures de bio-impédancemétrie par des mesures de référence de l'ECT (par dilution de l'eau deutérée) au sein de la population d'éléphants de mer austraux de Kerguelen.

3.4.2.2. Dépenses énergétiques et physiologie de la mue :

Nos mesures de la fréquence cardiaque sont en adéquation avec les études précédemment réalisées chez l'éléphant de mer. En effet, nous obtenons une distribution d'apparence bimodale des fréquences enregistrées, typique des Pinnipèdes, ainsi que des valeurs moyennes cohérentes avec ce qui est décrit chez cette espèce à terre (Andrews et al. 1997; Green et al. 2009). De plus, nous observons une différence d'un facteur environ 1,5-1,6 entre les fréquences cardiaques moyennes des deux pics, correspondant à la différence de fréquence cardiaque mesurée entre les périodes d'eupnée et d'apnée (bradycardie de 35%) réalisées à terre chez l'éléphant de mer (facteur 1,4-1,5, bradycardie de 31% ; Andrews et al. 1997 ; Green et al. 2009). Cependant, il se peut que nous enregistrons aussi des apnées effectuées en mer. En effet, les baisses de température sous-cutanée observées corrèlent fortement à celles mesurées chez des Pinnipèdes lors d'activité de plongée (Green et al. 2009 ; **Figure 27**).

De plus, le taux métabolique obtenu à partir des données de fréquence cardiaque au cours de la mue est très proche de celui observé par Boyd et al. (1993) : $2,2 \pm 0,2 \text{ W.kg}^{-1}$; Slip et al. 1992a: $7,5 \pm 2,5 \text{ MJ.kg}^{-1}$ sur 35 ± 6 jours), soit 2 à 3 fois supérieur à celui d'un éléphant de mer austral au repos. Pour estimer la consommation en oxygène à partir des valeurs de fréquence cardiaque enregistrées, nous avons choisi l'équation d'une étude récente qui, bien qu'elle ait été établie chez une espèce plus éloignée (Otaridés), mais néanmoins proche en masse corporelle moyenne, a été réalisée dans un état physiologique similaire (femelles adultes, au repos à terre et à jeun ; Young et al. 2011).

L'augmentation du taux métabolique au cours de la mue peut être liée à l'activité hormonale observée, avec des concentrations en cortisol et en hormones thyroïdiennes supérieures à ce qui a été dosé chez les Phocidés en dehors de la période de mue (Riviere et al.

1977; Ashwell-Erickson et al. 1986; John et al. 1987). Boily & Lavigne (1996), ainsi que Routti et al. (2010), suggèrent que le taux élevé d'hormones thyroïdiennes serait lié : 1) au renouvellement du pelage (maintien d'une croissance rapide du poil, en fin de mue) ; 2) à une production de chaleur élevée ; 3) à la mobilisation des réserves lipidiques au cours du jeûne. L'augmentation du cortisol en fin de mue pourrait être liée à une augmentation du métabolisme à la fois protéique (pour la croissance du poil) et lipidique (jeûne prolongé) en fin de mue. De plus, une production élevée de chaleur métabolique serait nécessaire au maintien de la température interne en cas d'augmentation des pertes de chaleur (vasodilatation périphérique au cours de la mue). Ainsi, à l'inverse, la baisse du taux métabolique observée sur le terrain chez certains Phocidés au cours de la mue serait plus vraisemblablement due à une diminution générale de l'activité physique (à terre, comparé à la recherche alimentaire en mer) et non pas liée à une dépression du métabolisme au repos (Boily & Lavigne 1996).

Pour conclure, le comportement d'agrégation entraînerait une économie d'énergie mesurable par une moindre sollicitation des réserves énergétiques, notamment lipidiques (soit en provenance principalement du pannicule ; Worthy et al. 1992 ; Boyd et al. 1993). Cette économie d'énergie serait due à une diminution du métabolisme. Cependant, cette diminution du métabolisme, en lien avec le comportement d'agrégation au cours de la mue, ne serait pas liée à une dépression du métabolisme hormonal ou à une diminution en perte de masse corporelle totale. Au contraire, les individus présentant une forte activité hormonale (notamment thyroïdienne) semblent s'agréger davantage. Une forte activité thyroïdienne pourrait être liée à une phase de croissance capillaire maximisée, en milieu et fin de mue, associée à une importante production de chaleur métabolique, d'où une importante déperdition de chaleur associée (Riviere et al. 1977 ; Boily & Lavigne 1996 ; Routti et al. 2010). Ainsi les éléphants de mer s'agrégeraient pour bénéficier de la diminution des pertes thermiques associée au mécanisme de thermorégulation sociale et ainsi économiser de l'énergie (Gilbert et al. 2010). Il pourrait être intéressant de mesurer précisément la variation individuelle d'évolution de la composition corporelle au cours de la mue pour constater si les individus passant davantage de temps en agrégation suscitent davantage leurs réserves énergétiques protéiques (en comparaison des réserves lipidiques) pour subvenir à leur dépense totale.

IV. DISCUSSION GENERALE ET CONCLUSION



IV. DISCUSSION, CONCLUSION ET PERSPECTIVES

1. Discussion générale

1.1. Confort thermique et plasticité comportementale des éléphants de mer femelles en mue

Le projet de ce travail de thèse consiste à explorer les mécanismes et implications des adaptations comportementales et physiologiques mises en place par les éléphants de mer en mue. Dans ce but, nous avons étudié l'ensemble des comportements et mécanismes physiologiques exprimés par les femelles adultes à terre au cours de la mue. L'étude a été réalisée à la fois à l'échelle individuelle (distances parcourues, agrégation, utilisation de l'habitat ; en fonction de l'avancement de la mue et des conditions météorologiques et corporelles), et à celle de la population (variation de la densité au cours de la saison et patrons d'agrégations, par habitat et en fonction des conditions météorologiques).

1.1.1. Thermorégulation comportementale et zone de thermoneutralité :

Deux méthodes (comptage populationnel et suivi individuel) nous ont permis de mettre en évidence des patrons de réponses des éléphants de mer austraux en lien avec les conditions environnementales. En effet, nos résultats montrent, qu'en fonction de l'avancement de la mue, les variations météorologiques locales influencent à la fois la sélection d'habitat et les déplacements des individus. Des adaptations comportementales, supposées à but thermorégulateur, des éléphants de mer en réponse à des variations environnementales avaient déjà été mises en évidence chez l'adulte par quelques rares études précédentes (éléphant de mer du Nord : White & Odell 1971 ; Codde et al. 2016 ; éléphant de mer austral : Cruwys & Davis 1994, 1995). La plupart des auteurs suppose que les adaptations anatomiques des Phocidés, en réponse au challenge de la vie d'endothermes dans un milieu aquatique conducteur et froid (telle une épaisse couche de graisse sous-cutanée), entraîneraient un risque de surchauffe une fois à terre (Williams & Worthy 2002 ; Castellini 2009 ; Norris et al. 2010). Laws (1956) avait en effet décrit les éléphants de mer comme des « corps noirs » qui absorberaient en grande partie la chaleur émise par les rayonnements solaires. La plupart des études sur la thermorégulation des Phocidés à terre s'est ainsi penchée sur les adaptations permettant d'augmenter les pertes thermiques, comme l'utilisation de fenêtres thermiques (par augmentation de la perfusion cutanée), de sable humide recouvrant le corps, ou l'entrée dans l'eau (Whittow 1987 ; Twiss et al. 2002 ; Mauck et al. 2003).

Chez l'éléphant de mer du Nord, qui vit en milieu tempéré (environ 13°C en moyenne, jusqu'à 25°C, de décembre à mars sur les côtes californiennes), des comportements similaires ont été observés à terre dans le but d'augmenter les pertes thermiques par évaporation lors de jours ensoleillés (White & Odell 1971 ; Codde et al. 2016). Chez l'éléphant de mer austral, Evans & Raga (2001) supposent que les femelles de la Péninsule Valdès sélectionnent leur habitat terrestre en vue d'éviter un stress thermique. De même, Cruwys & Davis (1994, 1995) ont décrit que les éléphants de mer en mue des Îles Shetland du Sud quittaient les souilles ou changeaient de localisation à la recherche d'un habitat plus frais les jours où la température dépassait 4 à 8°C, les jours de fort ensoleillement et avec peu de vent. Tout ceci laisse supposer que ces conditions environnementales entraînent de l'inconfort chez ces éléphants de mer. Cependant, il est aussi décrit que les individus sélectionnaient les souilles les mieux abritées du vent, et cherchaient à atteindre le centre de l'agrégation au sein d'une souille lorsque la température de l'air chutait en dessous de 3°C (cela a aussi été décrit par Laws (1956)). Ces comportements entraîneraient quant à eux une diminution des pertes thermiques. La zone exacte de thermoneutralité de l'éléphant de mer, juvénile ou adulte, dans l'air ou dans l'eau, n'est cependant pas connue. Celle-ci a été déterminée dans l'air chez d'autres espèces de Phocidés (Irving & Hart 1957 ; Hansen et al. 1995 ; Boily & Lavigne 1996 ; Ochoa-Acuña et al. 2009) : le phoque du Groenland (de -12 à 15°C), le phoque commun (juvénile : de -10 à 30°C ; adulte : de -2,3 à 25°C), le phoque annelé (de -5 à 5°C) et le phoque gris (juvénile : de -18 à 30°C). La plage importante de températures attribuées au phoque commun et au phoque gris pourrait être associée à leur distribution géographique variée, tandis que les températures critiques inférieure et supérieure plus basses du phoque du Groenland pourraient s'expliquer par sa distribution davantage arctique et sa plus grande taille (Boily & Lavigne 1996 ; Ochoa-Acuña et al. 2009). Ainsi, dû à sa grande taille (rapport surface/volume plus faible) et à sa répartition dans des milieux subantarctiques (moins polaires), nous pouvons supposer que la zone de thermoneutralité de l'éléphant de mer austral en mue serait plus réduite que celle des espèces décrites ci-dessus. Cette première constatation serait en accord avec les observations de thermorégulation comportementale abordées précédemment. Néanmoins, une taille augmentée pourrait aussi permettre aux éléphants de mer d'être mieux isolés, d'où d'élargir leur zone de thermoneutralité. Cependant, au cours de la mue, la vasodilatation périphérique entraîne une diminution de l'isolation du pannicule, d'où une possible réduction de la zone de thermoneutralité des éléphants de mer.

1.1.2. Mue et facteurs environnementaux :

Au cours de la phase de mue, la sensibilité des éléphants de mer aux variations environnementales varie en fonction du stade de mue. En effet, le renouvellement cellulaire entraîne une importante vasodilatation périphérique qui augmente la température de surface cutanée. En début et fin de mue, la température de surface corporelle (T_{corps}) est de $25,4 \pm 3,7^{\circ}\text{C}$, tandis qu'elle est de $27,7 \pm 3,4^{\circ}\text{C}$ en milieu de mue. Ceci rejoint les résultats de Paterson et al. (2012) sur le phoque commun. Pour une température ambiante (T_{air}) moyenne de $9,7 \pm 2,7^{\circ}\text{C}$, une augmentation du gradient de température de surface corporelle ($\Delta T_{\text{corps}} = T_{\text{corps}} - T_{\text{air}}$) en milieu de mue d'environ 2°C est observée (en moyenne : $\Delta T_{\text{corps}} = 15,7^{\circ}\text{C}$ en début et fin de mue ; et $\Delta T_{\text{corps}} = 17,7^{\circ}\text{C}$ en milieu de mue). Pour des mammifères terrestres, cette différence de gradient représente une augmentation significative des pertes de chaleur dans l'environnement (Schmidt-Nielsen 1997 ; Phillips & Heath 1995).

Nos résultats mettent en évidence que les éléphants de mer femelles se déplacent davantage à terre lorsque l'indice de refroidissement éolien est bas (le « *windchill factor* », soit la température de l'air ressentie) ou que l'ensoleillement est élevé, et ceci seulement en milieu ou fin de mue. L'adaptation du comportement à des extrêmes de température suggère un inconfort thermique. Les déplacements à terre peuvent permettre de quitter un type d'habitat pour un autre, ou de rejoindre ou de quitter une agrégation. Nous observons par exemple, en début de mue, le choix de l'habitat herbe, comparé à l'habitat plage rocheuse, lors des jours de beaux temps. Or l'herbe est davantage exposée au vent que les souilles et offre une température de sol inférieure aux autres habitats, ce qui permettrait d'augmenter respectivement les pertes thermiques par convection et conduction lors des jours chauds. Cependant, les déplacements à terre sont énergétiquement coûteux pour les éléphants de mer (une augmentation du nombre de déplacements entraîne une augmentation significative de la dépense énergétique : Crocker et al. 2012). Ainsi, la diminution des déplacements au cours de la mue permettrait de diminuer les dépenses énergétiques. Au lieu de se déplacer pour changer d'habitat, les individus peuvent s'agrèger, pour diminuer les effets des conditions environnementales sur leurs pertes thermiques (cf. paragraphe 1.3. ci-dessous). On observe ainsi une diminution en moyenne des déplacements à terre en milieu et fin de mue, comparé au début de la mue où une augmentation des déplacements est nécessaire à la recherche d'un habitat favorable pour muer. Il est ainsi probable que les éléphants de mer soient sensibles aux variations environnementales rencontrées à terre dès le début de la mue, mais que l'influence de la température ressentie (association de la température de l'air et de la vitesse du vent) et de l'ensoleillement sur les déplacements soit

compensée (dissimulée) par des distances parcourues déjà importantes. Une autre hypothèse pour expliquer l'évolution de l'adaptation du comportement aux variations météorologiques au cours de la mue serait qu'en début de mue, les individus encore recouverts de leur ancienne peau et fourrure seraient mieux isolés et moins sensibles aux pertes thermiques, tandis que les individus en milieu et fin de mue seraient plus sensibles aux pertes thermiques, d'une part dû à l'exposition au froid d'une peau vascularisée lors de la pousse du nouveau poil, et d'autre part moins isolés en raison de la perte d'épaisseur du pannicule au cours du jeûne. Cependant, l'adaptation de la fourrure de l'éléphant de mer à la vie aquatique (comme l'absence de duvet) a considérablement diminué sa fonction isolatrice dans l'air comparée à d'autres mammifères (Ling 1970).

De plus, indépendamment des conditions météorologiques, l'utilisation de l'habitat évolue en fonction du stade de mue. En effet, les individus sont principalement dans les souilles, et en partie sur l'herbe, en début et milieu de mue, puis sont retrouvés sur la plage (et sur l'herbe) en fin de mue. Les différents types d'habitat sont définis dans notre étude par leur substrat et leur topographie. L'environnement thermique offert par un type d'habitat varie en fonction des conditions météorologiques locales. Les souilles, davantage abritées du vent que l'herbe, ont un substrat plus chaud que celui des autres habitats et de 5°C supérieur à la température de l'air. Les types d'habitat disponibles sur un site influencent fortement les comportements liés à la thermorégulation (Campagna & Le Boeuf 1988 ; Trites 1990 ; Redman et al. 2001 ; Codde et al. 2016). La sélection des souilles en milieu de mue, lorsque les pertes thermiques sont augmentées par le processus de mue, permettrait de diminuer les pertes thermiques par conduction et convection (Schmidt-Nielsen 1997). L'occupation de la plage en fin de mue, lorsque les individus ont quitté les souilles et ne sont plus soumis aux mêmes contraintes thermiques, peut être liée au futur départ en mer. L'herbe apparaît comme un habitat de transition entre la plage et les souilles dont l'occupation dépendrait des conditions météorologiques et des besoins en thermorégulation (par exemple, augmentation des pertes thermiques en cas de réchauffement). Nous pouvons donc supposer que les déplacements à terre entre habitats sont influencés en premier lieu par les contraintes thermiques liées aux stades de la mue (choix d'un habitat adapté au déroulement de la mue), puis en second lieu par l'influence des conditions météorologiques sur les pertes thermiques (en vue de diminuer le coût de la thermorégulation).

1.1.3. Stratégies individuelles et condition corporelle :

Au cours de la mue, les éléphants de mer sont supposés rester à jeun pendant 3-5 semaines (Laws 1956 ; Hindell & Perrin 2009). Les dépenses énergétiques engendrées par le renouvellement du poil, les déplacements à terre et les mécanismes de thermorégulation ne sont *a priori* compensés que par les réserves énergétiques constituées en mer, principalement sous forme de graisse sous-cutanée (énergie fournie par l'oxydation des lipides du pannicule ; Iverson 2009 ; Crocker & Costa 2009). Une méthode pour approcher la variation des réserves énergétiques entre individus serait la comparaison de l'indice de masse corporelle à l'arrivée à terre, en début de mue (IMCi, « i » pour « initial »). Nos résultats présentent des variations comportementales en fonction de l'IMCi des individus. Les femelles avec un IMCi plus important se déplacent moins à terre et sélectionnent davantage l'habitat plage comparé à l'habitat herbe au cours de la mue. Nous supposons que les femelles ont deux stratégies pour diminuer leurs dépenses énergétiques : 1) diminuer leurs déplacements à terre, ou 2) diminuer le coût de la thermorégulation. Les femelles qui possèdent un IMC plus important (avec un rapport surface/volume plus faible) seront moins soumises aux pertes thermiques (si leur pannicule est plus épais), d'où moins sensibles aux conditions environnementales, que les femelles avec un IMC faible, mais les déplacements à terre leur seront plus coûteux énergétiquement du fait de leur masse relativement plus élevée (Schmidt-Nielsen 1997). Ainsi, nous pouvons supposer, en lien avec nos résultats, la mise en place de stratégies individuelles dans le but de minimiser les dépenses énergétiques, en fonction de la condition corporelle. Les femelles équilibreraient les dépenses dues aux déplacements à terre avec celles dues aux mécanismes physiologiques de thermorégulation : les femelles plus petites se déplaceront davantage pour occuper un habitat thermiquement avantageux en fonction des conditions météorologiques, tandis que les femelles plus lourdes, moins sensibles aux variations environnementales, se déplaceront le moins possible. Cette hypothèse expliquerait l'absence d'observation de corrélation positive entre distances parcourues à terre et perte de masse corporelle.

Nous observons, en accord avec Laws (1956), que les femelles plus grosses arrivent plus tard sur la colonie pour muer (début et pic de la saison de mue, décembre-janvier : masse initiale = $305 \pm 42,7$ kg et IMCi = $57,6 \pm 4,5$ kg.m⁻²; fin de saison, février : masse initiale = $357 \pm 73,9$ kg et IMCi = $63,1 \pm 6,2$ kg.m⁻²). Sur le terrain, nous observons que les souilles se vident progressivement en fin de saison de mue. Or le comportement d'agrégation dans les souilles est un comportement social et coopératif. Ainsi, les femelles d'IMCi important, qui arrivent tard à terre, passeraient la plus grande partie de leur mue sur la plage. Les femelles ne pouvant

bénéficier de l'avantage de muer dans les souilles (*cf.* paragraphe 1.2. ci-dessous) risquent de passer davantage de temps à muer à terre, à jeun, et par conséquent de puiser davantage dans leurs réserves énergétiques. Ceci expliquerait que la vitesse de mue (soit le taux de perte de l'ancienne peau) augmente avec le temps relatif passé sur la plage. Une arrivée plus tardive des femelles plus grosses, ou plus âgées alors que toujours reproductrices (Carrick et al. 1962a ; Ling 1970 ; Kirkman et al. 2003, 2004), peut être liée à un coût plus important de la reproduction, d'où un temps plus long passé en mer pour reformer les réserves énergétiques. Cependant, les femelles plus grosses mettent au monde des jeunes de masse plus importante (Fedak et al. 1996 ; Carlini et al. 1997). L'intérêt de mettre au monde des petits plus gros permettrait de dépenser moins d'énergie au cours de la lactation pour atteindre une masse plus importante au sevrage, augmentant les chances de survie du jeune au cours de sa première année en mer (Fedak et al. 1996 ; McMahon et al. 2000b). La gestion de la condition corporelle au cours du cycle de vie est un important facteur de survie. Nos observations des variations de température stomacale supposent que les femelles rompraient leur jeûne, du moins hydrique, en cours de mue. Cette possibilité avait déjà été émise par Boyd et al. (1993). Des épisodes de recherche alimentaire en mer en cours de mue pourraient être liés au maintien d'une condition corporelle minimale nécessaire au succès reproductif. Cette nécessité surpasserait les importantes pertes thermiques engendrées par l'entrée dans l'eau en période d'augmentation de la circulation sanguine cutanée (par vasodilatation périphérique).

Récapitulatif (1) des réponses apportées aux questions scientifiques :

Objectif 1.

a) Quels sont les facteurs extrinsèques et intrinsèques qui influencent la sélection de l'habitat et les déplacements à terre ?

→ La sélection de l'habitat et les déplacements sont influencés par :

- 1) Le stade de mue : utilisation des souilles et de l'habitat herbe en début et milieu de mue vs. utilisation des habitats plage et herbe en fin de mue ; distances journalières parcourues en début de mue supérieures aux distances parcourues en milieu et fin de mue.
- 2) Les conditions météorologiques : l'habitat herbe est sélectionné lors des jours de « beau temps » vs. l'habitat plage sélectionné lors des jours de « mauvais temps », en début de mue ; les distances journalières parcourues augmentent avec l'ensoleillement et inversement avec le refroidissement éolien (« *windchill* ») en milieu et fin de mue.
- 3) La condition corporelle : les femelles d'indice de masse corporelle initial plus important passent davantage de temps sur l'habitat plage comparé à l'habitat herbe, et se déplacent moins à terre au cours de la mue.

b) Quels sont les patrons de déplacements et les distances parcourues à terre au cours de la mue ?

→ Les déplacements varient entre individus. Les femelles parcourent en moyenne près de 600 m.j⁻¹ à terre. Des déplacements en mer au cours de la mue ont été observés et d'autres sont suspectés.

c) Quelles sont les stratégies individuelles en lien avec les réserves énergétiques ?

→ L'utilisation de l'habitat varie au cours de la saison de mue en fonction de la densité à terre. Les femelles d'indice de masse corporelle plus important arrivent en moyenne plus tard sur la colonie pour muer. Les femelles équilibreraient leurs dépenses énergétiques (déplacements vs. pertes thermiques) en fonction de leurs réserves corporelles (coût des déplacements à terre vs. sensibilité aux pertes thermiques).

1.2. Avantages de l'utilisation spécifique des souilles au cours de la mue

La sélection des souilles en fonction du stade de mue, et notamment en milieu de mue lorsque la température de surface est augmentée (d'où augmentation du gradient de température entre la surface cutanée et la température de l'air), indépendamment des variations météorologiques, nous laisse supposer que leur utilisation est en lien direct avec le processus même de la mue.

Les souilles sont thermiquement avantageuses. Les différences de température du sol mesurées entre les habitats peuvent s'expliquer par une différence d'absorption de la chaleur émise par le rayonnement solaire entre les différents substrats. Ainsi, la terre nue ou la boue des souilles serait un meilleur « corps noir » que la végétation (principalement *Azorella selago* et *Acaena magellanica* endémiques, mêlées de pissenlits invasifs, *Taraxacum officinale* ; Chapuis et al. 2004) ou la roche volcanique (basalte, parfois recouvert d'algues brunes, *Durvillaea antarctica* ; Nicolaysen et al. 2000). Ces caractéristiques en font un habitat thermiquement favorable pour un endotherme homéotherme exposé à un milieu humide, froid et venteux. D'après nos observations de terrain, les souilles seraient créées au milieu de l'herbe par l'agrégation des éléphants de mer, dont la chaleur et le poids des corps finiraient par tuer la végétation et mettraient le sol à nu. La formation de boue, mêlée d'urine et de fèces, serait entretenue par les précipitations et la chaleur des agrégations. Les mêmes souilles ont pu être étudiées entre 2012 et 2017. En effet, les souilles sèchent après le départ en mer des animaux, mais la végétation ne repousse pas et les mêmes souilles sont de nouveau utilisées l'année suivante. Les individus qui arrivent à terre pour muer semblent préférentiellement sélectionner une souille déjà occupée par des congénères (d'où chauffée par conduction, par la présence des animaux), plutôt qu'une souille vide.

Les souilles semblent être l'habitat spécifique d'expression du comportement d'agrégation. En effet, nous observons dans les souilles une plus grande proportion d'éléphants de mer agrégés que sur les autres habitats, ainsi que des agrégations de plus grande taille (en nombre d'individus agrégés). Ainsi la sélection des souilles serait motivée d'une part par la recherche d'un environnement de surface plus chaud et abrité du vent, entraînant la diminution des pertes thermiques par conduction et convection (Schmidt-Nielsen 1997), et d'autre part par la recherche d'une agrégation. En fonction des colonies, les souilles pourraient représenter une ressource limitée et convoitée au cours de la mue (Setsaas et al. 2008), pouvant entraîner d'éventuelles relations de compétition intraspécifique entre ou au sein des différentes classes d'âge et de sexe. Par exemple, Cruwys & Davis (1995) observent que les éléphants de mer n'hésitent pas à faire se

déplacer les autres individus pour atteindre le centre d'une souille. De même, nous avons observé sur le terrain que l'arrivée d'un nouvel individu dans une agrégation pouvait créer une agitation parmi les individus agrégés, des vocalisations, voire le départ d'un ou plusieurs individus, entraînant l'éclatement puis la recomposition de l'agrégation.

Nos résultats mettent en évidence que le taux de perte de l'ancienne peau est accéléré pour les individus plus souvent observés dans les souilles. Ainsi il y aurait un avantage non négligeable à muer dans les souilles. En effet, si le déroulement de la mue est accéléré, les éléphants de mer passeraient moins de temps à terre à jeûner. Nous pouvons émettre deux hypothèses pour expliquer cette relation : 1) la perte des lambeaux de peau serait favorisée par l'action mécanique des frottements entre individus au sein des agrégations formées dans les souilles ; 2) s'agréger dans les souilles créerait un microclimat favorable permettant d'une part de diminuer les pertes thermiques, d'où le coût de la thermorégulation, l'énergie économisée pouvant être alors réallouée à la mue (Gilbert et al. 2010), et d'autre part d'augmenter la température cutanée pour maintenir la température minimale requise (17°C), nécessaire au renouvellement cellulaire épidermique, voire d'atteindre la température optimale de 37°C (Feltz & Fay 1966).

Boyd et al. (1993) décrivent une phase d'occupation des souilles au cours de la mue (*the « wallow phase »*), où les éléphants de mer resteraient agrégés jusqu'à ce que l'ancienne peau et fourrure soient tombées. Rester inactif au plus fort de la mue aurait des avantages énergétiques non négligeables. Cependant, l'occupation d'une souille lors de jours chauds, secs et sans vent pourrait entraîner un inconfort thermique qui agiterait les éléphants de mer et pourrait les pousser à quitter la souille (Cruwys & Davis 1995). Du fait de son substrat, nous supposons que les souilles ne présenteraient pas seulement un avantage en vue de diminuer les pertes thermiques, mais offriraient un environnement globalement plus stable thermiquement. En effet, autant une surface absorbante et abritée permet de diminuer les pertes thermiques lors de jours froids et venteux, autant l'immersion en partie de la surface corporelle dans la boue (humide) permettrait à l'inverse d'augmenter la dissipation de chaleur par évaporation et de diminuer le gain de chaleur par radiation lors des jours chauds et ensoleillés, évitant ainsi la surchauffe. Bien que la stabilité thermique offerte par les souilles puisse avoir ses limites, celles-ci permettraient aux individus de maintenir une température corporelle constante à un coût minime et sur une plus large plage de température, comparée à d'autres habitats.

Un coût non négligeable du fait de s'agréger dans les souilles serait un risque plus élevé de mortalité, des carcasses d'éléphants de mer étant retrouvées dans la boue (Laws 1956).

Cependant, les souilles étudiées sur le site de Pointe Suzanne sont trop peu profondes pour empêcher la sortie des individus. Un autre coût du regroupement dense d'individus dans un même habitat pourrait être l'augmentation du risque de transmission de pathogènes ou parasites (Krause & Ruxton 2002 ; Gilbert et al. 2010). Cependant, le renouvellement à terre du pelage et de l'épiderme, associé à une période plus ou moins longue d'immersion dans la boue, pourrait constituer un mécanisme d'élimination ou de contrôle, du moins des parasites externes. S'agréger dans les souilles diminuerait ainsi le coût associé à la socialité et optimiserait ou amplifierait les bénéfices associés à ce comportement.

Récapitulatif (2) des réponses apportées aux questions scientifiques :

Objectif 2.

b) Existe-t-il un type d'habitat préférentiel ?

→ Les souilles sont thermiquement avantageuses. Elles sont préférentiellement sélectionnées en début et milieu de mue, lorsque les pertes thermiques sont maximisées, et indépendamment des conditions météorologiques. Le comportement d'agrégation est augmenté dans les souilles. L'utilisation des souilles augmente la vitesse de la mue.

1.3. Comportement d'agrégation, thermorégulation sociale et économie d'énergie

1.3.1. Thermorégulation sociale par agrégation :

Le comportement de thermorégulation sociale peut être défini comme une « agrégation dense et active d'individus » (Gilbert et al. 2010). Ce comportement coopératif permet de diminuer les dépenses énergétiques en minimisant les pertes thermiques (Gilbert et al. 2010). Dans le cas où le comportement d'agrégation observé chez les éléphants de mer austraux lors de la mue serait principalement un comportement social thigmotactique en réponse à un instinct grégaire, on peut tout de même supposer qu'un regroupement dense d'un grand nombre d'individus aurait des conséquences sur l'environnement thermique des animaux. Ainsi, ce comportement devrait engendrer des adaptations physiologiques associées à la thermorégulation.

Le comportement d'agrégation des femelles a principalement lieu dans les souilles (taux d'agrégation et taille des agrégations supérieurs aux autres habitats), un habitat dont l'environnement physique favorise la diminution des pertes thermiques, voire apporte une stabilité thermique, favorable au déroulement de la mue. De plus nous avons mis en évidence que l'expression du comportement d'agrégation variait au cours de la mue et en fonction des conditions météorologiques. En effet, on retrouve au sein des agrégations une plus grande proportion d'individus en milieu de mue, comparés aux individus observés isolés. Or les individus en milieu de mue ont une température de surface supérieure. Un individu isolé en milieu de mue subirait donc des pertes thermiques plus importantes (Paterson et al. 2012), tandis que l'agrégation à ce stade de mue entraînerait une diminution de la surface corporelle exposée au froid, d'où une diminution des pertes thermiques (Gilbert et al. 2010). De même, nous observons lors des jours froids, humides et venteux (comparés à des jours chauds, secs et sans vent) que la proportion d'individus agrégés dans les souilles augmente, ainsi que le nombre d'individus par agrégation dans les souilles et sur la plage (en accord avec Liwanag et al. 2014). La diminution de la température de l'air, associée à une vitesse de vent élevée, voire à la pluie, entraînerait une augmentation de la conductivité de surface corporelle ainsi que du gradient thermique entre la température corporelle d'un endotherme et son environnement, d'où une augmentation des pertes thermiques (Schmidt-Nielsen 1997). L'augmentation du nombre d'individus agrégés au sein d'une même agrégation augmente la diminution de surface corporelle exposée à l'air (Gilbert et al. 2010). Une réponse comportementale adaptative face à un inconfort thermique a pour but de réguler les échanges thermiques avec l'environnement (Liwanag et al. 2014). L'augmentation du comportement d'agrégation face à des conditions météorologiques défavorables est l'un des déterminants de la thermorégulation sociale (Gilbert et al. 2010). De plus, Cruwys et Davis (1995) ont observé que lorsque la température de l'air atteint ou descend en-dessous de 3°C, les individus tendent à rechercher une meilleure position au centre de la souille occupée. De la même façon, nous observons une augmentation du nombre d'individus en position centrale, comparés aux individus situés en périphérie, dans les agrégations des souilles lors des jours de mauvais temps, comparés aux jours de beau temps. Dans le but de diminuer ses pertes thermiques pour économiser de l'énergie, la position au centre d'une agrégation est plus avantageuse à basse température (Gilbert et al. 2010).

Les variations de l'expression du comportement d'agrégation entre les différents types d'habitat peuvent être liées à la sélection préférentielle d'un habitat en fonction du stade de mue (souilles et herbe en début et milieu de mue, et plage en fin de mue), ou à l'évolution de la sensibilité aux variations environnementales au cours de la mue. En effet, les souilles sont

sélectionnées en début et milieu de mue, lorsque les pertes thermiques dues au renouvellement de la couche superficielle sont augmentées, et que le comportement d'agrégation est par conséquent intensifié. De plus, les variations météorologiques influencent le comportement d'agrégation sur les souilles et la plage, qui sont principalement sélectionnées en milieu et fin de mue. Or nous avons vu précédemment que c'est en milieu et fin de mue que la température de l'air, la vitesse du vent et l'ensoleillement influencent significativement le comportement des individus à terre (distances parcourues). Nous avons aussi observé que le rapport C/P (nombres d'individus centraux/périphériques) des agrégations augmentait avec la taille de l'agrégation. Ainsi, il se peut que l'augmentation du ratio C/P observé dans les souilles lors de conditions défavorables reflète simplement l'augmentation de la taille moyenne des agrégations formées. Cependant, nous observons aussi une augmentation de la taille des agrégations lors des jours de mauvais temps sur la plage, mais sans augmentation du ratio C/P. Cette différence pourrait être liée soit à une différence de taille des agrégations formées dans les deux habitats, soit à une différence dans la forme géométrique des agrégations formées dans les souilles et sur la plage. En effet, l'augmentation de la taille des agrégations pourrait être due au fait que lors des jours de mauvais temps, les éléphants de mer tendent à rejoindre davantage la plage, comparée à l'herbe. Cependant, nous observons que les agrégations formées sur la plage sont plus « lâches », les individus étant peu serrés les uns contre les autres, comparés aux autres habitats (**Figure 34A**). Nous supposons que le rapport C/P supérieur observé sur l'herbe comparé aux autres habitats (pour une taille d'agrégation donnée) pourrait être lié à la géométrie (la forme) des agrégations formées, et que cette géométrie serait en partie fonction de la topographie de l'habitat. En effet, l'habitat herbe étant un habitat ouvert, les agrégations formées tendent à s'allonger avec un nombre grandissant d'individus, ceux-ci venant s'agréger à l'extrémité du groupe (**Figure 34B**). Tandis que dans les souilles, les agrégations épousent les contours des piscines de boue et sont plus arrondies (**Figure 34C**). Une agrégation linéaire serait ainsi composée d'un grand nombre d'individus en position centrale pour peu d'individus en périphérie, mais serait peu efficace d'un point de vue thermorégulateur, les individus étant moins étroitement agrégés, comparée à une agrégation plus circulaire (Liwanag et al. 2014). La forme des agrégations est directement liée à la morphologie des éléphants de mer, dont le corps allongé semble moins propice à la formation d'agrégations denses (avec un minimum d'air et d'espace entre les corps des individus agrégés) et thermiquement avantageuses (entraînant une grande réduction de surface exposée), comparé à celui d'un rongeur de petite taille (Gilbert et al. 2010).



Figure 34 : Exemples d'agrégations types formées par habitat, sur la plage (A), l'herbe (B) et dans les souilles (C).

La plupart des études montre que le comportement de thermorégulation sociale chez les endothermes entraîne un mécanisme de réchauffement (par diminution des pertes thermiques), soit d'augmentation de la température corporelle (Gilbert et al. 2010 ; Liwanag et al. 2014). Cependant, quelques rares études mettent en évidence chez différentes espèces d'oiseaux et de mammifères que, dans certaines circonstances, un troisième mécanisme d'ajustement de la température corporelle, voire d'hypothermie, serait mis en place (Roverud & Chappell 1991 ; Fortin et al. 2000; Séguy & Perret 2005; Gilbert et al. 2007). Nous mettons en évidence chez les éléphants de mer femelles un résultat similaire. En effet, nous trouvons à la fois une diminution de la température stomacale de 1.0°C, associée à une diminution de la température de surface de 1,5°C, chez les individus agrégés comparés aux individus isolés. Cependant, la baisse de température de surface n'est mise en évidence que sur l'habitat herbe. Les baisses de température liées aux agrégations constatées sur les souilles (de 0,3°C) et la plage (de 0,1°C) ne sont pas significatives (respectivement : $p = 0,7$ et $0,07$). La différence de résultat entre les habitats peut être due soit à une différence des mécanismes physiologiques associés au comportement d'agrégation, soit à notre jeu de données. En effet, le haut taux d'agrégation observé dans les souilles déséquilibre le nombre d'individus observés isolés ($N = 34$) comparé au nombre d'individus en agrégation ($N = 157$). Il faudrait, pour confirmer ce résultat, mesurer la température de surface de davantage d'individus présents dans les souilles mais non agrégés. Une autre hypothèse qui expliquerait la faible différence en température de surface entre individus agrégés et isolés dans les souilles, comparée à l'herbe, pourrait être un éventuel réchauffement des individus présents dans les souilles, dû à la diminution des pertes thermiques. En effet, on observe qu'en moyenne les individus présents dans les souilles ont une température de surface de 1°C supérieure à celle des individus sur herbe ($26,7 \pm 3,5^\circ\text{C}$ vs. $25,6 \pm 3,7^\circ\text{C}$). En prenant en compte

les variations de la température de l'air entre habitat, cette différence de température est de 1,3°C entre les gradients de température de surface ($\Delta T_{\text{corps}} = T_{\text{corps}} - T_{\text{air}}$; corrélés aux pertes thermiques) respectifs des individus agrégés et isolés. Cette dernière hypothèse semble ainsi pouvoir expliquer la différence d'effet de l'agrégation sur la température de surface observée entre l'habitat herbe et les souilles. La faible différence de température de surface observée entre les individus agrégés et isolés observés sur la plage pourrait être associée à une moindre efficacité des agrégations formées sur la plage : due soit à la présence d'eau (un pelage humidifié par les vagues augmenterait la conductivité cutanée et ne permettrait pas de mettre en place le même mécanisme de diminution de la température corporelle), soit si les individus sont moins étroitement serrés les uns contre les autres (**Figure 34A** ; Gilbert et al. 2010).

L'influence du comportement d'agrégation sur la température corporelle validerait l'utilisation de ce comportement comme stratégie d'économie d'énergie par thermorégulation sociale. Effectivement, la diminution de la température corporelle, par réduction de la production de chaleur métabolique, entraînerait une importante économie d'énergie (Gilbert et al. 2010 ; cf. paragraphe 1.3.2. ci-dessous).

Récapitulatif (3) des réponses apportées aux questions scientifiques :

Objectif 2.

a) Quels sont les facteurs intrinsèques et extrinsèques qui influencent le comportement d'agrégation ?

→ Le comportement d'agrégation varie en fonction :

- 1) Du type d'habitat : le taux d'agrégation et la taille des agrégations sont supérieurs dans les souilles comparés aux habitats herbe et plage. Le taux et la taille d'agrégation sont supérieurs sur l'habitat plage comparé à l'habitat herbe. La géométrie des agrégations formées varie entre habitat.
- 2) Des conditions météorologiques : Le taux et la taille d'agrégation, ainsi que le nombre d'individus au centre de l'agrégation, augmentent lors des jours de « mauvais temps » dans les souilles. La taille des agrégations augmente lors des jours de « mauvais temps » sur l'habitat plage.

c) Quelle est l'influence du comportement d'agrégation sur la température corporelle ?

→ Le comportement d'agrégation permet un ajustement de la température corporelle : les individus agrégés ont une température interne et de surface inférieure à celle des individus isolés.

1.3.2. Stratégies d'économie d'énergie au cours de la mue :

La mue des éléphants de mer austraux est coûteuse énergétiquement, entraînant chez la femelle une perte de 2 à 18% de la masse corporelle depuis son arrivée à terre. Les éléphants de mer étant *a priori* à jeun au cours de la mue, les individus doivent faire face à un compromis entre économie d'énergie et renouvellement de la peau et du pelage. Nous supposons donc que les femelles diminueraient leur activité physique une fois à terre (agrégation dans les souilles). Cependant, au cours de la mue, les femelles se déplacent tout de même à terre sur près de 600 m.j⁻¹. Nos précédents résultats suggèrent que ces déplacements, bien que potentiellement coûteux énergétiquement, auraient pour but de rejoindre un habitat thermiquement favorable pour diminuer le coût associé chez les endothermes au maintien d'une température corporelle élevée constante (Schmidt-Nielsen 1997). Le comportement d'agrégation a lieu principalement dans les souilles qui offrent naturellement un microclimat favorable. Il est ainsi difficile de faire la part entre la diminution des pertes thermiques associée à l'habitat, au comportement, ou à l'association des deux.

Nous constatons que le comportement d'agrégation entraîne une diminution de la température corporelle. Deux hypothèses peuvent expliquer une baisse de température interne : 1) une diminution de la production de chaleur par dépression métabolique, ou 2) une vasodilatation périphérique (soit une augmentation des pertes de chaleur) associée à un taux métabolique constant (Fortin et al. 2000 ; Gilbert et al. 2007). Or, pour une capacité thermique massique de 3,35 J.°C⁻¹.g⁻¹, une diminution de 1°C de la température corporelle entraînerait une économie d'énergie de 0,9 W.kg⁻¹ pour chaque heure passée en agrégation (Schmidt-Nielsen 1997). Cependant, nous observons une diminution du taux métabolique (estimé à partir des données de fréquence cardiaque) de 0,44 W.kg⁻¹ lorsque que le temps passé en agrégation est doublé (entre un individu dont le taux d'agrégation est de 0,5 et ceux dont le taux d'agrégation est égal à 1). Ainsi, la diminution du taux métabolique observée en lien avec le comportement d'agrégation ne peut pas être seulement associée à la diminution de la température interne (Fortin et al. 2000). Nous supposons ainsi que la régulation de la température corporelle résulte d'une complexe association des deux mécanismes précédemment cités. En effet, la mue entraîne naturellement une vasodilatation périphérique, d'où une augmentation du coût du maintien de l'homéothermie.

De plus, chez cette espèce, le taux métabolique au cours de la mue est augmenté (Boyd et al. 1993). Cette augmentation pourrait être liée soit à une augmentation du coût de la thermorégulation, soit à une activité folliculaire et hormonale augmentées. Or le comportement d'agrégation adopté dans les souilles au plus fort de la mue entraîne une diminution du coût de la thermorégulation par diminution du gradient thermique. Cette économie d'énergie, normalement allouée au maintien de l'homéothermie, permet une diminution du taux métabolique, entraînant une diminution des températures interne et de surface. La diminution de la consommation en oxygène, qui entraînerait une baisse de température interne, pourrait être liée à des phases de repos à terre. Ces phases de repos seraient mises en évidence par nos mesures de la fréquence cardiaque au cours de la mue. En effet, les bradycardies observées (distribution bimodale des fréquences cardiaques enregistrées) sont supposées être associées à des épisodes d'apnée à terre (Andrews et al. 1997 ; Green et al. 2009). L'entrée en apnée lors du repos à terre permettrait ainsi de diminuer la température corporelle.

Cette légère dépression d'un taux métabolique élevé permet aux éléphants de mer de diminuer leur dépense énergétique sans pour autant impacter le bon déroulement de la mue. En effet, malgré la diminution moyenne observée, les individus agrégés maintiennent une température de surface (entre 16,8 et 36,4°C) comprise entre les températures minimale requise (17°C) et optimale (37°C) supposées au développement cellulaire des follicules pileux (Feltz & Fay 1966). De plus, bien que le résultat ne soit pas significatif ($p = 0,15$) il semblerait que les individus observés le plus souvent en agrégation aient une concentration en hormone T3 plus élevée en fin de mue. Ce résultat (si validé par de futures mesures) pourrait confirmer une réallocation de l'énergie économisée de la diminution du coût de la thermorégulation à la pousse du nouveau poil. Le comportement d'agrégation faciliterait ainsi le déroulement de la mue.

Le comportement de thermorégulation sociale par agrégation permettrait ainsi d'économiser de l'énergie au cours de la mue, par une réduction des pertes thermiques d'une part, et associée à une baisse du taux métabolique d'autre part. Les mécanismes physiologiques associés permettraient aux éléphants de mer de rester agrégés dans les souilles au cours de la mue, sans entrer en hypo- ou hyperthermie, dans un environnement thermiquement variable. Cependant, l'équilibre établi entre la diminution du coût de la thermorégulation et l'énergie allouée au renouvellement de l'épiderme et du pelage peut expliquer qu'on n'ait pas mis en évidence de relation significative entre perte de masse et taux d'agrégation au cours de la mue.

Récapitulatif (4) des réponses apportées aux questions scientifiques :

Objectif 3.

a) Quelles méthodes peuvent être mises en place chez cette espèce pour déterminer la dépense énergétique sur le terrain ?

→ Les mesures massiques, morphométriques et échographiques, ainsi que l'enregistrement de la fréquence cardiaque par implantation sous-cutanée, semblent être des méthodes fiables pour mesurer la dépense énergétique et la variation des réserves corporelles des femelles éléphants de mer en mue. La méthode de la bio-impédancemétrie, bien que prometteuse, nécessite d'être standardisée au sein de la colonie étudiée.

b) Quelle est la dépense énergétique au cours de la mue et comment varient les taux hormonaux ?

→ Les femelles perdent en moyenne 3 kg.j^{-1} ($10 \text{ g.kg}^{-1}.\text{j}^{-1}$), soit 8% de leur masse totale. Cette perte de masse est en moyenne composée d'une perte moyenne de 1 cm d'épaisseur du pannicule. Le taux métabolique (2 W.kg^{-1}) double voire triple pendant la mue. La concentration en hormones T3 est élevée au cours de la mue. La concentration en cortisol est élevée et double entre le début/milieu et la fin de la mue. Il semblerait que les éléphants de mer rompent leur jeûne en cours de mue.

c) Est-ce que le comportement d'agrégation entraîne une diminution des dépenses énergétiques et module le métabolisme ?

→ Aucune corrélation entre taux d'agrégation individuel et perte de masse journalière n'a été observée. Cependant, le taux métabolique diminue avec le taux d'agrégation.

2. Conclusion et perspectives

A partir des variations des contraintes thermiques, de l'utilisation de l'habitat, des distances parcourues et de l'expression du comportement d'agrégation, nous décrivons une mue se déroulant en trois phases :

- (1) En début de mue, une **phase de recherche d'un habitat favorable pour muer** (une souille), résultant en une augmentation des distances parcourues à terre. Les individus, encore recouverts de leur ancienne peau, arrivent sur la plage et traversent l'herbe pour rejoindre une agrégation dans une souille.
- (2) En milieu de mue, une **phase de repos et d'agrégation dans une souille**. La perte de l'ancienne peau expose à l'air froid et humide une peau nue, irriguée et chaude. L'environnement thermique et physique des souilles associé à un comportement de thermorégulation sociale permet de diminuer les pertes thermiques, par réduction de la surface cutanée exposée au froid et la mise en place d'un microclimat favorable.
- (3) En fin de mue, une **phase de pré-départ en mer**. Les individus ont perdu leur ancienne peau et quittent les souilles pour rejoindre la plage, en passant par l'herbe, dans l'attente que le nouveau poil pousse. Les individus adaptent leur comportement en fonction des variations environnementales pour économiser de l'énergie réallouée à la pousse du poil.

Le comportement des éléphants de mer femelles à terre fait preuve d'une plus grande plasticité que précédemment rapportée. Elles adaptent leurs « patterns » de déplacements et d'agrégation, voire de rupture du jeûne, en fonction de leurs contraintes thermiques, des variations environnementales et de leur condition corporelle, tout au long de la mue, mettant en évidence des stratégies individuelles d'équilibre des dépenses énergétiques.

Le comportement d'agrégation adopté par les femelles au cours de la mue répond aux mêmes déterminants et entraîne des avantages thermiques et énergétiques similaires aux mécanismes de thermorégulation sociale. Les éléphants de mer étant supposés à jeun, il n'y aurait donc pas de coût associé au temps passé en agrégation (qui diminuerait le temps de recherche alimentaire dans le cas contraire). Cette stratégie comportementale permet de diminuer le coût de la thermorégulation chez un endotherme, entraînant une économie d'énergie tout en favorisant le processus de mue. La réduction du coût de maintien de l'homéothermie, due à une diminution de la température corporelle, permet de réallouer l'énergie économisée à d'autres fonctions, notamment de biosynthèse (telle la synthèse de nouveaux poils au cours de la mue) et

ceci dans des conditions environnementales défavorables. Chez certaines espèces, la baisse de la température interne par thermorégulation sociale n'est pas une conséquence passive d'un abandon du maintien de l'homéothermie mais bien un mécanisme actif et finement régulé. Un mécanisme similaire pourrait permettre aux éléphants de mer d'allonger la durée des plongées de recherche alimentaire en mer en eau froide sans augmenter leurs dépenses énergétiques.

Pour conclure, les adaptations comportementales adoptées par les éléphants de mer au cours de la mue permettraient une modulation à la fois de leur métabolisme et de leur circulation sanguine. La modulation de leur activité hormonale et de leur température corporelle (interne, périphérique ou régionale) favoriserait le processus de mue tout en entraînant une économie d'énergie. Or la gestion des réserves énergétiques au cours du cycle de vie est essentiel à l'optimisation de la valeur sélective (ou *fitness*).

L'éléphant de mer austral est la seule espèce de Phocidés à renouveler à la fois la couche cornée de son épiderme et son pelage, dans un milieu subpolaire au climat froid, venteux et humide. Or il s'agit aussi d'une des rares espèces à exprimer un comportement d'agrégation. On peut supposer ainsi que la stratégie de thermorégulation sociale a été sélectionnée d'un point de vue évolutif par les contraintes énergétiques associées à une telle mue dans un milieu défavorable. Peu d'études discutent de l'intérêt d'une mue drastique chez les quatre espèces de *Monachinae*. Cependant, comme le phoque moine est l'espèce la plus primitive et proche génétiquement des éléphants de mer, nous pouvons supposer que la liaison de l'épiderme au poil (lors de la phase télogène du cycle folliculaire) et le renouvellement annuel de la couche cornée seraient un caractère primitif hérité d'un ancêtre commun. Ce caractère aurait été perdu lors de la différenciation des *Phocinae*, il y a 15 Ma, et des espèces antarctiques de *Monachinae*, il y a 10 Ma, qui ont migré vers des milieux plus polaires. La conservation de ce type de mue chez des espèces principalement tempérées à tropicales, face à sa perte chez des espèces polaires, peut suggérer que le coût de venir muer à terre serait trop important dans des milieux plus extrêmes. L'éléphant de mer austral représenterait donc un modèle unique pour l'étude de l'énergétique de la mue chez les Phocidés.

Il serait ainsi intéressant d'étudier plus en avant l'énergétique de la mue et les adaptations associées à la fois davantage chez l'éléphant de mer austral (budget-temps, composition corporelle, croissance cellulaire, taux métabolique etc.), mais aussi chez d'autres espèces de *Monachinae*, comme l'éléphant de mer du Nord ou le phoque moine qui renouvellent leur épiderme dans des environnements plus chauds, ou chez des espèces antarctiques qui renouvellent leur pelage dans des milieux polaires. Des différences comportementales et physiologiques adaptatives pourraient être mises en relation avec des différences métaboliques et d'espérance de vie entre espèces. Chez l'éléphant de mer austral, diverses méthodes prometteuses (comme les mesures de bio-impédancemétrie ou la pose d'implants longue-durée pour enregistrer la fréquence cardiaque) nous permettraient de répondre à nos questions. De plus, certaines données non présentées dans cette étude ont été récoltées sur le terrain entre 2012 et 2016 (notamment des données embarquées de température, luminosité et pression, et d'accélérométrie). Leur exploitation future, mise en lien avec nos résultats actuels, pourrait faire l'objet d'une étude complémentaire.

Enfin, notre étude ouvre sur les questions de stratégies métaboliques d'économie d'énergie et d'adaptation au froid (dans notre cas, lié au coût du jeûne de la mue). Nous pouvons en effet nous demander si une réelle hétérothermie régionale peut être observée chez l'éléphant de mer, comme cela a été supposé par exemple chez le manchot royal (*Aptenodytes patagonicus*), en lien avec une flexibilité du métabolisme mitochondrial. Au cours de notre étude, nous avons commencé à nous intéresser aux variations hormonales et au métabolisme protéique et lipidique au cours de la mue. Cependant, davantage d'analyses seraient nécessaires pour conclure sur le sujet. De même, une étude du métabolisme oxydatif mitochondrial chez l'éléphant de mer austral (activité et efficacité au cours de la mue, régulation de l'expression des UCP et transport protonique), en comparaison avec ce qui a déjà été démontré chez le manchot royal, voire avec ce qui pourrait être mis en évidence l'éléphant de mer du Nord, serait complémentaire de nos premiers résultats.

V. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES



V. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Alberts, J.R. (1978a). Huddling by rat pups: group behavioral mechanisms of temperature regulation and energy conservation. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 92, 231–245.
- Alberts, J.R. (1978b). Huddling by rat pups: multisensory control of contact behaviour. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 92, 220–230.
- Allan, R., Lindesay, J., & Parker, D. (1996). *El Niño Southern Oscillation and Climate Variability*. CSIRO Publishing, Melbourne.
- Andrews, R.D., Jones, D.R., Williams, J.D., Thorson, P.H., Oliver, G.W., Costa, D.P., & Le Boeuf B. J. (1997). Heart rates of northern elephant seals diving at sea and resting on the beach. *Journal of Experimental Biology*, 200, 2083-2095.
- Arnason, U., Gullberg, A., Janke, A., Kullberg, M., Lehman, N., Petrov, E. A., & Väinölä, R. (2006). Pinniped phylogeny and a new hypothesis for their origin and dispersal. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 41, 345–354.
- Ashwell-Erickson, S., Fay, F. H., Elsner, R., & Wartzok, D. (1986). Metabolic and hormonal correlates of molting and regeneration of pelage in Alaskan harbor and spotted seals (*Phoca vitulina* and *Phoca largha*). *Canadian Journal of Zoology*, 64, 1086–1094.
- Bartholomew G.A. (1970). A model for the evolution of pinniped polygyny. *Evolution*, 24, 546-559.
- Bartholomew, G. A. (1952). Reproductive and social behavior of the northern elephant seal. *University of California publications in zoology*, 47, 369-472.
- Bautista, A., Drummond, H., Martinez-Gomez, M. & Hudson, R. (2003). Thermal benefit of sibling presence in the newborn rabbit. *Developmental Psychobiology*, 43, 208–215.
- Bengtson, J. L. (2009). Crabeater seal *Lobodon carcinophaga*. In *Encyclopedia of Marine Mammals* (2nd Ed.). (Perrin, W., Würsig, B., & Thewissen, J. G. M. eds.) Academic Press. pp.290-291
- Berta, A., & Churchill, M. (2012). Pinniped taxonomy : review of currently recognized species and subspecies, and evidence used for their description. *Mammal Review*, 42, 207–234.
- Berta, A., Sumich, J., & Kovacs, K. (2015). *Marine Mammals, Evolutionary Biology*, Third Edition. Academic Press. p. 738
- Biuw, M., Boehme, L., Guinet, C., Hindell, M., Costa, D., Charrassin, J.-B., Roquet, F., Bailleul, F., Meredith, et al. (2007). Variations in behavior and condition of a Southern Ocean top predator in relation to *in situ* oceanographic conditions. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 104, 13705-13710.
- Blix, A. S., Grav, H. J., Ronald, K. (1979). Some aspects of temperature regulation in newborn harp seal pups. *American Journal of Physiology - Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 236, 188-197.

- Boily, P. (1995). Theoretical Heat Flux in Water and Habitat Selection of Phocid Seals and Beluga Whales during the Annual Molt. *Journal of Theoretical Biology*, 172, 235–244.
- Boily, P. (1996). Metabolic and hormonal changes during the molt of captive gray seals (*Halichoerus grypus*). *American Journal of Physiology - Regulatory Integrative and Comparative Physiology*, 270, 1051-1058.
- Boily, P., & Lavigne, D. M. (1996). Thermoregulation of juvenile grey seals, *Halichoerus grypus*, in air. *Canadian Journal of Zoology*, 74, 201–208.
- Boss, O., Samec, S., Paoloni-Giacobino, A., Rossier, C., Dulloo, A., Seydoux, J., Muzzin, P., & Giacobino, J.-P. (1997). Uncoupling protein-3: a new member of the mitochondrial carrier family with tissue-specific expression. *FEBS Letters*, 408, 39-42.
- Bowen, W. D. (1991). Behavioral ecology of pinniped neonates. In *Behavior of Pinnipeds*. (D. Renouf, ed.). Chapman and Hall and Cambridge University Press, Cambridge. pp. 66-127
- Bowen, W. D., & Iverson, S. J. (1998). Estimation of total body water in Pinnipeds using hydrogen-isotope dilution. *Physiological Zoology*, 71, 329-332.
- Bowen, W. D., & Sniff, D. B. (1999). Distribution, population biology, and feeding ecology of marine mammals. In *Biology of Marine Mammals*. (J.E.I. Reynolds, and S.A. Rommel, eds.). Smithsonian Press, Washington, DC. pp. 423-484
- Bowen, W.D., & Northridge, S. (2010). Morphometrics, age estimation, and growth. In *Marine Mammal Ecology and Conservation: A Handbook of Techniques*. (I.L. Boyd, and S.J. Iverson, eds.). Oxford University Press, Oxford. p. 100.
- Bowen, W.D., Beck, C.A., & Austin, D. A. (2009). Pinniped Ecology. In *Encyclopedia of Marine Mammals (2nd Ed.)*. (Perrin, W., Würsig, B., & Thewissen, J. G. M. eds.) Academic Press. pp.852-861
- Boyd, I. L. (1984). The relationship between body condition and the timing of implantation in pregnant Grey seals (*Halichoerus grypus*). *Journal of Zoology*, 203, 113–123.
- Boyd, I. L. (1991). Environmental and physiological factors controlling the reproductive cycles of pinnipeds. *Canadian Journal of Zoology*, 69, 1135-1148.
- Boyd, I. L. (2009). Pinniped life history. In *Encyclopedia of Marine Mammals (2nd Ed.)*. (Perrin, W., Würsig, B., & Thewissen, J. G. M. eds.) Academic Press. pp.868-872
- Boyd, I. L., Bevan, R. M., Woakes, A. J., & Butler, P. J. (1999b). Heart rate and behavior of fur seals : implications for measurement of field energetics. *American Journal of Physiology – Heart and Circulatory Physiology*, 276, 844–857.
- Boyd, I. L., Lockyer, C. H., Marsh, H. (1999a). Reproduction in marine mammals, Chapter 8. In *Marine Mammals, Volume I*. (J.E. Reynolds, and S.A. Rommel, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington DC. pp. 218-286
- Boyd, I., Arnborn, T., & Fedak, M. (1993). Water flux, body composition, and metabolic rate during molt in female southern elephant seals (*Mirounga leonina*). *Physiological Zoology*, 66, 43–60.

- Bryden, M. M. (1964). Insulating capacity of the sub-cutaneous fat of the southern elephant seal. *Nature*, 203,1299-1300.
- Bryden, M. M. (1967). Testicular Temperature in the Southern Elephant Seal, *Mirounga Leonina* (Linn.). *Reproduction*, 13, 583–584.
- Burns, J. J. (2009). Harbor seal and Spotted seal *Phoca vitulina* and *P. largha*. In *Encyclopedia of Marine Mammals* (2nd Ed.). (Perrin, W., Würsig, B., & Thewissen, J. G. M. eds.) Academic Press. pp.533-541
- Butler, P. J., Green, J. A., Boyd, I. L., & Speakman, J. R. (2004). Measuring metabolic rate in the field : the pros and cons of the doubly labelled water and heart rate methods. *Functional Ecology*, 18, 168–183.
- Butler, P. J., Woakes, A. J., Boyd, I. L., & Kanatous, S. (1992). Relationship between heart rate and oxygen consumption during steady-state swimming in California sea lions. *Journal of Experimental Biology*, 170, 35–42.
- Campagna, C., Fedak, M. A., & McConnell, B. J. (1999). Post-Breeding Distribution and Diving Behavior of Adult Male Southern Elephant Seals from Patagonia. *Journal of Mammalogy*, 80, 1341–1352.
- Campagna, C., Le Bœuf, B. J., Blackwell, S. B., Crocker, D. E., & Quintana, F. (1995). Diving behaviour and foraging location of female southern elephant seals from Patagonia. *Journal of Zoology*, 236, 55-71.
- Campagna, C., Le Boeuf, B.J. (1988). Thermoregulatory behavior of Southern sea lions and its effect on mating strategies. *Behaviour*, 107, 72-90.
- Canals, M., Rosenmann, M. & Bozinovic, F. (1997). Geometrical aspects of the energetic effectiveness of huddling in small mammals. *Acta Theriologica* 42, 321–328.
- Cannon, B., & Nedergaard, J. (2004). Brown Adipose Tissue: Function and Physiological Significance. *Physiological Reviews*, 84, 277-359.
- Carlini, A. R., Daneri, G. A., Marquez, M. E. I., Soave, G. E., & Poljak, S. (1997). Mass transfer from mothers to pups and mass recovery during the post-breeding foraging in southern elephant seals (*Mirounga leonina*) at King George Island. *Polar Biology*, 18, 305–310.
- Carlini, A. R., Marquez, M. E. I., Daneri, G. A., & Poljak, S. (1999). Mass changes during their annual cycle in females of southern elephant seals at King George Island. *Polar Biology*, 21, 234–239.
- Carlini, A. R., Márquez, M. E. I., Panarello, H., Ramdohr, S., Daneri, G. A., Bornemann, H., & Plötz J. (2004). Lactation costs in southern elephant seals at King George Island, South Shetland Islands. *Polar Biology*, 27, 266-276.
- Carlini, A. R., Negrete, J., Daneri, G. A., Rogers, T., Márquez, M. E. I., Ciaglia, M., & Mennucci, J. A. (2009). Immobilization of adult male southern elephant seals (*Mirounga leonina*) during the breeding and molting periods using a tiletamine/zolazepam mixture and ketamine. *Polar Biology*, 32, 915–921.

- Carrick, R., Csordas, S. E., & Ingham, S. E. (1962a) Studies on the southern elephant seal, *Mirounga leonina* (L.). IV. Breeding and development. CSIRO Wildlife Research, 7, 161-197.
- Carrick, R., Csordas, S. E., Ingham, S. E., & Keith, K. (1962b). Studies on the southern elephant seal *Mirounga leonina* (L.). III. The annual cycle in relation to age and sex. CSIRO Wildlife Research, 7, 119-160.
- Castellini, M. (2009). Thermoregulation. In Encyclopedia of Marine Mammals (2nd Ed.). (Perrin, W., Würsig, B., & Thewissen, J. G. M. eds.) Academic Press. pp.1166-1171
- Castellini, M. A., & Costa, D. P. (1990). Relationships between plasma ketones and fasting duration in neonatal elephant seals. American Journal of Physiology - Regulatory, Integrative and Comparative Physiology, 259, 1086–1089.
- Chapuis, J. L., Frenot, Y., & Lebouvier, M. (2004). Recovery of native plant communities after eradication of rabbits from the subantarctic Kerguelen Islands, and influence of climate change. Biological Conservation, 117, 167–179.
- Codde, S. A., Allen, S. G., Houser, D. S., & Crocker, D. E. (2016). Effects of environmental variables on surface temperature of breeding adult female northern elephant seals, *Mirounga angustirostris*, and pups. Journal of Thermal Biology, 61, 98–105.
- Condy, P. R. (1979). Annual cycle of the southern elephant seal *Mirounga leonina* (Linn.) at Marion Island. African Zoology, 14, 95-102.
- Costa, D. P. (1993). The relationship between reproductive and foraging energetics and the evolution of the Pinnipedia. Symposia of the Zoological Society of London, 66, 293-314.
- Costa, D. P. (2009) Energetics. In Encyclopedia of Marine Mammals (2nd Ed.). (Perrin, W., Würsig, B., & Thewissen, J. G. M. eds.) Academic Press. pp.383-391
- Costa, D. P., Le Boeuf, B. J., Huntley, A. C., & Ortiz, C. L. (1986). The energetics of lactation in the Northern elephant seal, *Mirounga angustirostris*. Journal of Zoology, 209, 21–33.
- Crocker, D. E., & Costa, D. P. (2009). Pinniped physiology. In Encyclopedia of Marine Mammals (2nd Ed.). (Perrin, W., Würsig, B., & Thewissen, J. G. M. eds.) Academic Press. pp.873-878
- Crocker, D. E., Houser, D. S., & Webb, P. M. (2012). Impact of Body Reserves on Energy Expenditure, Water Flux, and Mating Success in Breeding Male Northern Elephant Seals. Physiological and Biochemical Zoology, 85, 11–20.
- Crocker, D. E., Houser, D. S., Janz, D., Kellar, N., & Cockrem, J. F. (2013). Variability of Hormonal Stress Markers and Stress Responses in a Large Cross-Sectional Sample of Elephant Seals. Annual Report – Defense Technical Information Center. Distribution Statement A. Approved for public release.
- Crocker, D.E., Champagne, C.D., Fowler, M.A., and Houser, D.S. (2014). Adiposity and fat metabolism in lactating and fasting northern elephant seals. Advances in Nutrition: An International Review Journal, 5, 57–64.

- Cruwys, E., & Davis, P. B. (1994). Moulting southern elephant seals, *Mirounga leonina* (L.) and local weather conditions, on Livingston Island, South Shetland Islands. Polish Polar Research, 15, 135–146.
- Cruwys, E., Davies, P., (1995). The effect of local weather conditions on the behaviour of moulting southern elephant seals, *Mirounga leonina* (L). Polar Record, 31, 427-430.
- Daneri, G., & Carlini, A. (2002). Fish prey of southern elephant seals, *Mirounga leonina*, at King George Island. Polar Biology, 1248, 739–743.
- Davis, B. K. (1963). Quantitative morphological studies upon the influence of the endocrine system on the growth of hair by white mice. ACTA Endocrinologica, 85, 1-31.
- Davis, C. S., Delisle, I., Stirling, I., Siniff, D. B., & Strobeck, C. (2004). A phylogeny of the extant Phocidae inferred from complete mitochondrial DNA coding regions. Molecular Phylogenetics and Evolution, 33, 363–377.
- De Lorenzo, A., Andreoli, A., Matthie, J., & Withers, P. (1997). Predicting body cell mass with bioimpedance by using theoretical methods : a technological review. Journal of Applied Physiology, 82, 1542–1558.
- Dejours, P. (1989). From comparative physiology of respiration to several problems of environmental adaptations and to evolution. Journal of Physiology, 410, 1-19
- Deméré, T. A., Berta, A., & Adam, P. J. (2003). Chapter 3 Pinnipedimorph Evolutionary Biogeography. Bulletin of the American Museum of Natural History, 279 :32-76
- Ebling; F. J. G. (1990). The hormonal control of hair growth. In Hair and hair diseases. (C.E. Orfanos, & R. Happle, eds.). University of California, US. pp 267-299
- Evans, P. G. H., & Raga, J. A. (2001). Marine Mammals, Biology & Conservation. Springer US, Kluwer Academic / Plenum Publishers, NY.
- Fabiani, A., Galimberti, F., Sanvito, S., & Hoelzel, R. (2006). Relatedness and site fidelity at the southern elephant seal, *Mirounga leonina*, breeding colony in the Falkland Islands. Animal Behaviour, 72, 617–626.
- Fedak, M., Arnbom, T., & Boyd, I. (1996). The relation between the size of southern elephant seal mothers, the growth of their pups, and the use of maternal energy, fat, and protein during lactation. Physiological Zoology, 69, 887–911.
- Fedoseev, G. (2002). Ribbon seal *Histiophoca fasciata*. In Encyclopedia of Marine Mammals (1st Ed.). (Perrin, W., Würsig, B., & Thewissen, J. G. M. eds.) Academic Press.
- Feltz, E.T., & Fay, F.H. (1966). Thermal requirements in vitro of epidermal cells from seals. Cryobiology, 3, 261-265.
- Fick, A. (1870) U" ber die Messung des Blutquantums in der Herzventrikeln. Sitz Physik Med Ges, 2, 16-17.

- Field, I. C., Bradshaw, C. J., McMahon, C. R., Harrington, J., & Burton, H. R. (2002). Effects of age, size and condition of elephant seals (*Mirounga leonina*) on their intravenous anaesthesia with tiletamine and zolazepam. *Veterinary Record*, 151, 235–240.
- Fleury, C., Neverova, M., Collins, S., Raimbault, S., Champigny, O., Levi-Meyrueis, C., Bouillaud, F., Seldin, M., F., Surwit, R., S., Ricquier, D., & Warden, C., H. (1997). Uncoupling protein-2: a novel gene linked to obesity and hyperinsulinemia. *Nature Genetics*, 15, 269-272.
- Fortin, D., Gauthier, G., & Larochelle, J. (2000). Body Temperature and Resting Behavior of Greater Snow Goose Goslings in the High Arctic. *The Condor*, 102, 163.
- Fulton, T. L., & Strobeck, C. (2010). Multiple fossil calibrations, nuclear loci and mitochondrial genomes provide new insight into biogeography and divergence timing for true seals. *Journal of Biogeography*, 37, 814–829.
- Gales, N. J., & Burton, H. R. (1987). Ultrasonic Measurement of Blubber Thickness of the Southern Elephant Seal, *Mirounga-leonina* (Linn.). *Australian Journal of Zoology*, 35, 207-217.
- Gales, R., & Renouf, D. (1994). Assessment of body condition of harp seals. *Polar Biology*, 14, 381-387.
- Gales, R., Renouf, D., & Worthy G. A. J. (1994). Use of bioelectrical impedance analysis to assess body composition of seals. *Marine Mammal Science*, 10, 1–12.
- Galimberti, F., & Boitani, L. (1999). Demography and breeding biology of a small, localized population of southern elephant seals (*Mirounga leonina*). *Marine Mammal Science*, 15, 159–178.
- Gentry, R. L. (1973) Thermoregulatory Behavior of Eared Seals. *Behaviour*, 46, 73–93
- Gilbert, C., Blanc, S., Le Maho, Y., & Ancel, A. (2008a). Energy saving processes in huddling emperor penguins: from experiments to theory. *Journal of Experimental Biology*, 211, 1–8.
- Gilbert, C., Maho, Y. L., Perret, M., & Ancel, A. (2007). Body temperature changes induced by huddling in breeding male emperor penguins. *AJP: Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 292, 176–185.
- Gilbert, C., McCafferty, D., Le Maho, Y., Martrette, J. M., Giroud, S., Blanc, S., & Ancel, A. (2010). One for all and all for one: The energetic benefits of huddling in endotherms. *Biological Reviews*, 85, 545–569.
- Gilbert, C., Robertson, G., Le Maho, Y., & Ancel, A. (2008b). How do weather conditions affect the huddling behaviour of emperor penguins? *Polar Biology*, 31, 163–169.
- Gilmartin, W.G., & Forcada, J. (2009). Monk seals *Monachus monachus*, *M. tropicalis* and *M. shauinslandi*. In *Encyclopedia of Marine Mammals* (2nd Ed.). (Perrin, W., Würsig, B., & Thewissen, J. G. M. eds.). Academic Press. pp.741-744
- Grav, H. J., & Blix, A. S. (1976). Brown adipose tissue - a factor in the survival of harp seal pups. *Revue canadienne de physiologie et pharmacologie*, 54, 409-412.
- Green, J. A. (2011). The heart rate method for estimating metabolic rate: Review and recommendations. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A*, 158, 287–304.

- Green, J. A., Haulena, M., Boyd, I. L., Calkins, D., Gulland, F., Woakes, A. J., Butler, P. J. (2009). Trial Implantation of Heart Rate Data Loggers in Pinnipeds. *Journal of Wildlife Management* 73, 115-121.
- Hall, A., & Thompson, D. (2009). Gray seal *Halichoerus grypus*. In *Encyclopedia of Marine Mammals* (2nd Ed.). (Perrin, W., Würsig, B., & Thewissen, J. G. M. eds.). Academic Press. pp. 500-503
- Handrich, Y., Bevan, R. M., Charrassin, J.-B., Butler, P. J., Ptz, K., Woakes, J., Lage, J., & Le Maho, Y. (1997). Hypothermia in foraging king penguins. *Nature*, 388, 64-67.
- Hansen, S., & Lavigne, D. M. (1997). Ontogeny of the Thermal Limits in the Harbor Seal (*Phoca vitulina*). *Physiological and Biochemical Zoology*, 70, 85–92.
- Hansen, S., Lavigne, D. M., & Innes, S. (1995). Energy metabolism and thermoregulation in juvenile harbor seals (*Phoca vitulina*) in air. *Physiological Zoology*, 68, 290–315.
- Hayes, J. P., Speakman, J. R. & Racey, P. (1992). The contributions of local heating and reducing exposed surface-area to the energetic benefits of huddling by short-tailed field voles (*Microtus agrestis*). *Physiological Zoology*, 65, 742–762.
- Heath, C. B. (1989). The behavioral ecology of the California sea lion, *Zalophus californianus*. PhD thesis, University of California, Santa Cruz.
- Higdon, J. W., Bininda-emonds, O. R. P., Beck, R., & Ferguson, S. H. (2007). Phylogeny and divergence of the pinnipeds (Carnivora : Mammalia) assessed using a multigene dataset. *BMC Evolutionary Biology*, 7, 216.
- Hill, R. D., Schneider, R. C., Liggins, G. C., Schuette, A. H., Elliott, R. L., Guppy, M., Hochachka, P. W., Qvist, J., Falke, K. J., Zapol, W. M. (1987). Heart rate and body temperature during free diving of Weddell seals. *American Journal of Physiology - Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 253, 344-351.
- Hind, A.T., & Gurney, W.S.C. (1998). Are there thermoregulatory constraints on the timing of pupping for harbour seals? *Canadian Journal of Zoology*, 76, 2245-2254.
- Hindell, M. A. (1991). Some Life-History Parameters of a Declining Population of Southern Elephant Seals, *Mirounga leonine*. *Journal of Animal Ecology*, 60, 119-134.
- Hindell, M. A., Bradshaw, C. J. A., Sumner, M. D., Michael, K. J., & Burton, H. R. (2003). Dispersal of female southern elephant seals and their prey consumption during the austral summer: Relevance to management and oceanographic zones. *Journal of Applied Ecology*, 40, 703–715.
- Hindell, M. A., Burton, H. R., & Slip, D. J. (1991b). Foraging areas of southern elephant seals, *Mirounga leonina*, as inferred from water temperature data. *Marine and Freshwater Research*, 42, 115-28.
- Hindell, M. A., David, J., & Harry, R. (1991a). The Diving Behaviour of Adult Male and Female Southern Elephant Seals, *Mirounga leonina* (Pinnipedia : Phocidae). *Australian Journal of Zoology*, 39, 595-619.
- Hindell, M., Slip, D., & Burton, H. (1994). Body mass loss of moulting female southern elephant seals, *Mirounga leonina*, at Macquarie Island. *Polar Biology*, 14, 275–278.

- Hindell, M.A., & Little, G.J. (1988). Longevity, fertility and philopatry of two female southern elephant seals (*Mirounga leonina*) at Macquarie Island. *Marine Mammal Science*, 4, 168-171.
- Hindell, M.A., & Perrin, W.F. (2009). Elephant seals *Mirounga angustirostris* and *M. leonina*. In *Encyclopedia of Marine Mammals* (2nd Ed.). (Perrin, W., Würsig, B., & Thewissen, J. G. M. eds.) Academic Press. pp.364-368
- Hoelzel, A. R. (2002). *Marine mammal biology: an evolutionary approach*. Blackwell Publishing, Oxford.
- Hoelzel, A. R., Campagna, C., & Arnbom, T. (2001). Genetic and morphometric differentiation between island and mainland southern elephant seal populations. *Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences*, 268.
- Houser, D. S., Champagne, C. D., & Crocker, D. E. (2007). Lipolysis and glycerol gluconeogenesis in simultaneously fasting and lactating northern elephant seals. *American Journal of Physiology - Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 293, 2376–2381.
- Innes, S., Worthy, G. A. J., Lavigne, D. M., & Ronald, K. (1990). Surface area of phocid seals. *Canadian Journal of Zoology*, 68, 2531-2538.
- Irving, L., & Hart, J. S. (1957). The metabolism and insulation of seals as bared-skinned mammals in cold waters. *Canadian Journal of Zoology*, 1957, 35, 497-511,
- Iverson, S. J. (2009). Blubber. In *Encyclopedia of Marine Mammals* (2nd Ed.). (Perrin, W., Würsig, B., & Thewissen, J. G. M. eds.). Academic Press. pp.115-120
- John, T. M., Ronald, K., & George, J. C. (1987). Blood levels of thyroid hormones and certain metabolites in relation to moult in the harp seal (*Phoca groenlandica*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 88, 655–657.
- Kenyon, K. W., & Rice, D. W. (1957). Life history of the Hawaiian monk seal. *Pacific Science*, 8, 215-252.
- Kirby, V. L., & Ortiz, C. L. (1994). Hormones and fuel regulation in fasting elephant seals. In *Elephant seals: Population Ecology, Behavior, and Physiology*. (B.J. Le Boeuf, and R.M. Laws, eds.). University of California Press, Los Angeles, CA. pp. 374-386
- Kirkman, S. P., Bester, M. N., Hofmeyr, G. J. G., Jonker, F. C., Pistorius, R., Owen, R., & Strydom, N. (2004). Variation in the timing of the breeding haulout of female southern elephant seals at Marion Island. *American Journal of Zoology*, 52, 379–388.
- Kirkman, S. P., Bester, M. N., Pistorius, P. A., Hofmeyr, G. J. G., Jonker, F. C., Owen, R., & Strydom, N. (2003). Variation in the timing of moult in southern elephant seals at Marion Island. *South African Journal of Wildlife Research*, 33, 79–84.

- Kooyman, G. L. (1981). Weddell Seal: Consummate Diver. Cambridge University Press, Cambridge.
- Koretsky, I. A., & Sanders, A. E. (1994). Paleontology of the Late Oligocene Ashley and Chandler Bridge Formations of South Carolina, 1 : Paleogene Pinniped Remains ; The Oldest Known Seal (Carnivora : Phocidae). *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, 93, 179–183.
- Kovacs, K. M. (2009a) Bearded seal *Erignathus barbatus*. In *Encyclopedia of Marine Mammals* (2nd Ed.). (Perrin, W., Würsig, B., & Thewissen, J. G. M. eds.). Academic Press. pp.97-100
- Kovacs, K. M. (2009b). Hooded seal *Cystophora cristata*. In *Encyclopedia of Marine Mammals* (2nd Ed.). (Perrin, W., Würsig, B., & Thewissen, J. G. M. eds.). Academic Press. pp.569-573
- Krause, J., & Ruxton, G. D. (2002). *Living in groups*. Oxford Series in Ecology and Evolution. Oxford University Press. pp 6–54.
- Kushner, R. F. (1992) Bioelectrical impedance analysis: A review of principles and applications. *Journal of the American College of Nutrition*, 11, 199-209.
- Kyle, U. G., Bosaeus, I., De Lorenzo, A. D., Deurenberg, P., Elia, M., Gomez, J. M., Heitmann, B. L., Kent-Smith, L., Melchior, J.-C., et al. (2004). Bioelectrical impedance analysis - part I : review of principles and methods. *Clinical Nutrition*, 23, 1226–1243.
- Lager, A. R., Nordøy, & Blix, A. S. (1994). Seasonal changes in food intake of harp seals (*Phoca groenlandica*) at 69°N. *Marine Mammal Science*, 10, 332–341.
- Lavigne, D. M. (2009) Harp seal *Pagophilus groenlandicus*. In *Encyclopedia of Marine Mammals* (2nd Ed.). (Perrin, W., Würsig, B., & Thewissen, J. G. M. eds.). Academic Press. pp.542-546
- Laws, R.M. (1953). The elephant seal (*Mirounga leonina* Linn.). I. Growth and age. *Falkland Islands Dependencies Survey Scientific Report*, 8, 1-62.
- Laws, R.M. (1956). The elephant seal (*Mirounga leonina* Linn.). II. General, social and reproductive behavior. *Falkland Islands Dependencies Survey, Scientific Reports* 13: 1-88.
- Laws, R.M. (1960). The southern elephant seal (*Mirounga leonina* Linn.) at South Georgia. *Norsk Hvalf. Tid.* 49, 466-476, 520-542
- Le Boeuf, B.J. (1974). Male-male competition and reproductive success in elephant seals. *American Zoologist*, 14, 163-176.
- Le Boeuf, B. J., Costa, D. P., Huntley A. C., & Feldkamp, D. S. (1988). Continuous, deep diving in female northern elephant seals, *Mirounga angustirostris*. *Canadian Review of Zoology*, 66, 446-458
- Le Boeuf, B. J., & Laws, R. M. (1974). *Elephants Seals Population ecology, behavior, and physiology*. J. Le Boeuf & Richard M. Laws Eds. University of California Press.
- Le Boeuf, B. J., & Mesnick, S (1991). Sexual Behavior of Male Northern Elephant Seals : I. Lethal Injuries to Adult Females. *Behaviour*, 116, 143–162.
- Le Boeuf, B.J., & Peterson, R.S. (1969). Social status and mating activity in elephant seals. *Science*, 163, 91-93.
- Le Boeuf, B.J., & Petrinovich, L.F. (1974). Elephant seals: Interspecific comparisons of vocal and reproductive behavior. *Mammalia*, 38, 16-32.

- Le Boeuf, B. J., Whiting, R. J., & Gantt, R. F. (1973). Perinatal Behavior of Northern Elephant Seal Females and Their Young. *Behaviour*, 43, 121–156.
- Le Maho, Y. (1977). The emperor penguin: A strategy to live and breed in the cold: Morphology, physiology, ecology, and behavior distinguish the polar emperor penguin from other penguin species, particularly from its close relative, the king penguin. *American Scientist*, 65, 680-693.
- Lewis, M., Campagna, C., & Quintana, F. (1996). Site fidelity and dispersion of southern elephant seals from Patagonia. *Marine Mammal Science*, 12, 138–147.
- Lewis, M., Campagna, C., Marin, M. R., & Fernandez, T. (2006). Southern elephant seals north of the Antarctic Polar Front. *Antarctic Science*, 18, 213–221.
- Ling, J. K. (1965). Hair growth and moulting in the southern elephant seal, *Mirounga leonina* (Linn.). In *Biology of the Skin and Hair Growth*. (A. G. Lyne and B. F. Short, eds.). Angus and Robertson, Sydney. p. 525- 544.
- Ling, J. K. (1968). The skin and hair of the southern elephant seal, *Mirounga leonina* (L.): III. Morphology of the adult integument. *Australian Journal of Zoology*, 16, 629–645.
- Ling, J. K. (1969). A review of ecological factors affecting the annual cycle in island populations of seals. *Pacific Science*, 23, 399-413.
- Ling, J. K. (1970). Pelage and Molting in Wild Mammals with Special Reference to Aquatic Forms. *The Quarterly Review of Biology*, 45, 16-54.
- Ling, J. K. (1972). Adaptive Functions of Vertebrate Molting Cycles. *Integrative and Comparative Biology*, 12, 77–93.
- Ling, J.K. (2012). The skin and hair of the southern elephant seal, *Mirounga leonina* (Linn.). IV. Annual cycle of pelage follicle activity and moult. *Australian Journal of Zoology*, 60, 259-271.
- Ling, J.K., & Bryden, M.M. (1981). Southern elephant seal – *Mirounga leonina*. In *Handbook of Marine Mammals vol.2*. (SH Ridgway and RJ Harrison eds). Academic Press, London. pp 297-328
- Ling, J. K., & Bryden, M. M. (1992). *Mirounga leonina*. *Mammalian Species*, 391, 1–8.
- Little, G. J. (1991). Thyroid morphology and function and its role in thermoregulation in the newborn southern elephant seal (*Mirounga leonina*) at Macquarie Island. *Journal of Anatomy*, 176, 55–69.
- Liwanag, H. E. M., Berta, A., Costa, D. P., Budge, S. M., & Williams, T. M. (2012). Morphological and thermal properties of mammalian insulation: The evolutionary transition to blubber in pinnipeds. *Biological Journal of the Linnean Society*, 106, 926–939.
- Liwanag, H. E. M., Orazé, J., Costa, D. P., & Williams, T. M. (2014). Thermal benefits of aggregation in a large marine endotherm: Huddling in California sea lions. *Journal of Zoology*, 293, 152–159.
- Lowry, L., & Boveng, P. (2009). Ribbon seal *Histiophoca fasciata*. In *Encyclopedia of Marine Mammals (2nd Ed.)*. (Perrin, W., Würsig, B., & Thewissen, J. G. M. eds.). Academic Press. pp.955-958

- Lydersen, C., Kovacs, K. M., & Hammill, M. O. (2000). Reversed molting pattern in starveling gray (*Halichoerus grypus*) and harp (*Phoca groenlandica*) seal pups. *Marine Mammal Science*, 16, 489–493.
- Martin, A. R., & Reeves, R. R. (2002). Diversity and zoogeography. In *Marine mammal biology: an evolutionary approach*. (A. R. Hoelzel Eds.). Blackwell Publishing, Oxford.
- Mauck, B., Bilgmann, K., Jones, D. D., Eysel, U., Dehnhardt, G. (2003). Thermal windows on the trunk of hauled-out seals: hot spots for thermoregulatory evaporation? *Journal of Experimental Biology*, 206, 1727–1738.
- McCafferty, D. J., Gilbert, C., Paterson, W., Pomeroy, P., Thompson, D., Currie, J. I., & Ancel, A. (2011). Estimating metabolic heat loss in birds and mammals by combining infrared thermography with biophysical modelling. *Comparative Biochemistry and Physiology - A Molecular and Integrative Physiology*, 158, 337–345.
- McCann, T. S. (1980). Population structure and social organization of Southern Elephant Seals , *Mirounga leonina* (L.). *Biological Journal of the Linnean Society*, 14, 133–150.
- McCann T.S. (1981). Aggression and sexual activity of male southern elephant seals, *Mirounga leonina*. *Journal of Zoology*, 195, 295-310.
- McConnell, B. J., Chambers, C., & Fedak, M. A. (1992). Foraging ecology of southern elephant seals in relation to the bathymetry and productivity of the Southern Ocean. *Antarctic Science*, 4, 393–398.
- McGinnis SM & Schusterman RJ (1981). Northern elephant seal – *Mirounga angustirostris*. In *Handbook of Marine Mammals vol.2*. (SH Ridgway and RJ Harrison eds). Academic Press, London. pp 229-350
- McMahan, C. R., Bester, M. N., Burton, H. R., Hindell, M. A., & Bradshaw, C. J. A. (2005). Population status, trends and a re-examination of the hypotheses explaining the recent declines of the southern elephant seal *Mirounga leonina*. *Mammal Review*, 35, 82–100.
- McMahan, C. R., Burton, H. R., & Bester, M. N. (2000b). Weaning mass and the future survival of juvenile southern elephant seals, *Mirounga leonina*, at Macquarie Island. *Antarctic Science*, 12, 149–153.
- McMahan, C. R., Burton, H., Slip, D., McLean, S., & Bester, M. (2000a). Field immobilisation of southern elephant seals with intravenous tiletamine and zolazepam. *Veterinary Record*, 146, 251–254.
- McPhee, J. M., Rosen, D. A. S., Andrews, R. D., & Trites, A. W. (2003). Predicting metabolic rate from heart rate in juvenile Steller sea lions *Eumetopias jubatus*. *Journal of Experimental Biology*, 206, 1941–1951.
- Mellish, J.-A. E., Tuomi, P. A., & Horning, M. (2004). Assessment of ultrasound imaging as a noninvasive measure of blubber thickness in pinnipeds. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine*, 35, 116–118.

- Miyazaki, N. (2009). Caspian and Baikal seals *Pusa caspica* and *Pusa sibirica*. In Encyclopedia of Marine Mammals (2nd Ed.). (Perrin, W., Würsig, B., & Thewissen, J. G. M. eds.) Academic Press. pp.188-190
- Molyneux, G. S., & Bryden, M. M. (1978). Arteriovenous anastomoses in the skin of seals. I. The Weddell seal *Leptonychotes weddelli* and the elephant seal *Mirounga leonina* (Pinnipedia: Phocidae). *The Anatomical Record*, 191, 239–251.
- Murphy, E.J. & Reid, K. (2001) Modelling Southern Ocean krill population dynamics: biological processes generating fluctuations in the South Georgia ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 217, 175–189.
- Nedergaard, J., Ricquier, D., & Kozak, L., P. (2005). Uncoupling proteins: current status and therapeutic prospects. *EMBO reports*, 6, 899-997.
- Nicolaysen, K., Frey, F. A., Hodges, K. V., Weis, D., & Giret, A. (2000). ⁴⁰Ar/³⁹Ar geochronology of flood basalts from the Kerguelen Archipelago, southern Indian Ocean: Implications for Cenozoic eruption rates of the Kerguelen plume. *Earth and Planetary Science Letters*, 174, 313–328.
- Norris, A. L., Houser, D. S., & Crocker, D. E. (2010). Environment and activity affect skin temperature in breeding adult male elephant seals (*Mirounga angustirostris*). *The Journal of Experimental Biology*, 213(24), 4205–4212.
- Ochoa-Acuña, H. G., McNab, B. K., & Miller, E. H. (2009). Seasonal energetics of northern phocid seals. *Comparative Biochemistry and Physiology - A Molecular and Integrative Physiology*, 152, 341–350.
- Øritsland, N. A. (1971). Wavelength-dependent solar heating of harp seals (*Pagophilus groenlandicus*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 40, 359-361
- Paterson, W., Sparling, C. E., Thompson, D., Pomeroy, P. P., Currie, J. I., & Mccafferty, D. J. (2012). Seals like it hot : Changes in surface temperature of harbour seals (*Phoca vitulina*) from late pregnancy to moult. *Journal of Thermal Biology*, 37, 454–461.
- Peterson, R.S. & Bartholomew, G.A. (1967). The natural history and behavior of the California sea lion: 1–79. Stillwater, Oklahoma: American Society of Mammalogists. Special Publication 1.
- Phillips, P. K., & Heath, J. E. (1995). Dependency of surface temperature regulation on body size in terrestrial mammals. *Thermal Biology*, 20, 281–289.
- Pistorius, P. A., Bester, M. N., & Taylor, F. E. (2005). Short communication Pubescent southern elephant seal males : population changes at Marion Island and the food limitation hypothesis. *South African Journal of Wildlife Research*, 35, 215–218.
- Postma, M., Bester, M. N., & De Bruyn, P. J. N. (2013). Spatial variation in female southern elephant seal mass change assessed by an accurate non-invasive photogrammetry method. *Antarctic Science*, 25, 731–740.

- Priddle, J., Boyd, I. L., Whitehouse, M. J., Murphy, E. J., & Croxall, J. P. (1998). Estimates of Southern Ocean primary production — constraints from predator carbon demand and nutrient drawdown. *Journal of Marine Systems*, 17, 275-288.
- Raimbault, S., Dridi, S., Denjean, F., Lachuer, J., Couplan, E., Bouillaud, F., Bordas, A., Duchamp, C., Taouis, M., & Ricquier, D. (2001). An uncoupling protein homologue putatively involved in facultative muscle thermogenesis in birds. *Biochemical Journal*, 353, 441-444.
- Rea, L. D., & Costa, D. P. (2012). Changes in Standard Metabolism during Long-Term Fasting in Northern Seal Pups Fasting Elephant (*Mirounga angustirostris*). *Physiological Zoology*, 65, 97–111.
- Redman, P., Pomeroy, P. P., & Twiss, S. D. (2001). Grey seal maternal attendance patterns are affected by water availability on North Rona, Scotland. *Canadian Journal of Zoology*, 79, 1073–1079.
- Reeves, R. R., & Stewart, B. S. (2003). Marine Mammals of the World: An introduction. In Walker's Marine Mammals of the World. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland. pp. 1-64
- Reeves, R. R., Stewart, B.S., & Leathwood, J.S. (1992). The Sierra Club Handbook of Seals and Sirenians. Sierra Club Books, San Francisco.
- Reiter, J., Panken, K. J., Le Boeuf, B. J. (1981). Female competition and reproductive success in northern elephant seals. *Animal Behaviour*, 29, 670-687.
- Riedman M. (1990.) The Pinnipeds. Seals, Sea Lions, and Walruses. University of California Press. p. 439.
- Riviere, J. E., Engelhardt, F. R., Solomon, J. (1977). The Relationship of Thyroxine and Cortisol to the Moulting of the Harbor Seal *Phoca vitulina*. *General and Comparative Endocrinology*, 31, 398-401.
- Rodhouse, P. G., Arnborn, T. R., Fedak, M. A., Yeatman, J., & Murray, W. A. (1992). Cephalopod prey of the southern elephant seal, *Mirounga leonina* L. *Canadian Journal of Zoology*, 70, 1007-1015.
- Rogers, T. L., & Bryden, M. M. (1997). Density and haul-out behaviour of leopard seals (*Hydrurga leptonyx*) in Prydz Bay, Antarctica. *Marine Mammal Science*, 13, 293–302.
- Rommel, S. A., Early, G. A., Matassa, K. A., Pabst, D. A., & McLellan, W. A. (1995). Venous structures associated with thermoregulation of phocid seal reproductive organs. *The Anatomical Record*, 243, 390–402.
- Rosen, D. A., & Renouf, D. (1998). Correlates of seasonal changes in metabolism in Atlantic harbour seals (*Phoca vitulina concolor*). *Canadian Journal of Zoology*, 76, 1520–1528.
- Rousset, S., Alves-Guerra, M.-C., Mozo, J., Miroux, B., Cassard-Doulicier, A.-M., Bouillaud, F., & Ricquier, D. (2004). The biology of mitochondrial uncoupling proteins. *Diabetes*, 53, S130-S135.
- Routti, H., Munro, B., Lydersen, C., Bäckman, C., Arukwe, A., Nyman, M., Wing, G. (2010). Hormone, vitamin and contaminant status during the moulting / fasting period in ringed seals (*Pusa [Phoca] hispida*) from Svalbard. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A*, 155, 70–76.
- Roverud, R.C. & Chappell, M.A. (1991). Energetic and thermoregulatory aspects of clustering behaviour in the neotropical bat *Noctilio albiventris*. *Physiological Zoology* 64, 1527–1541.

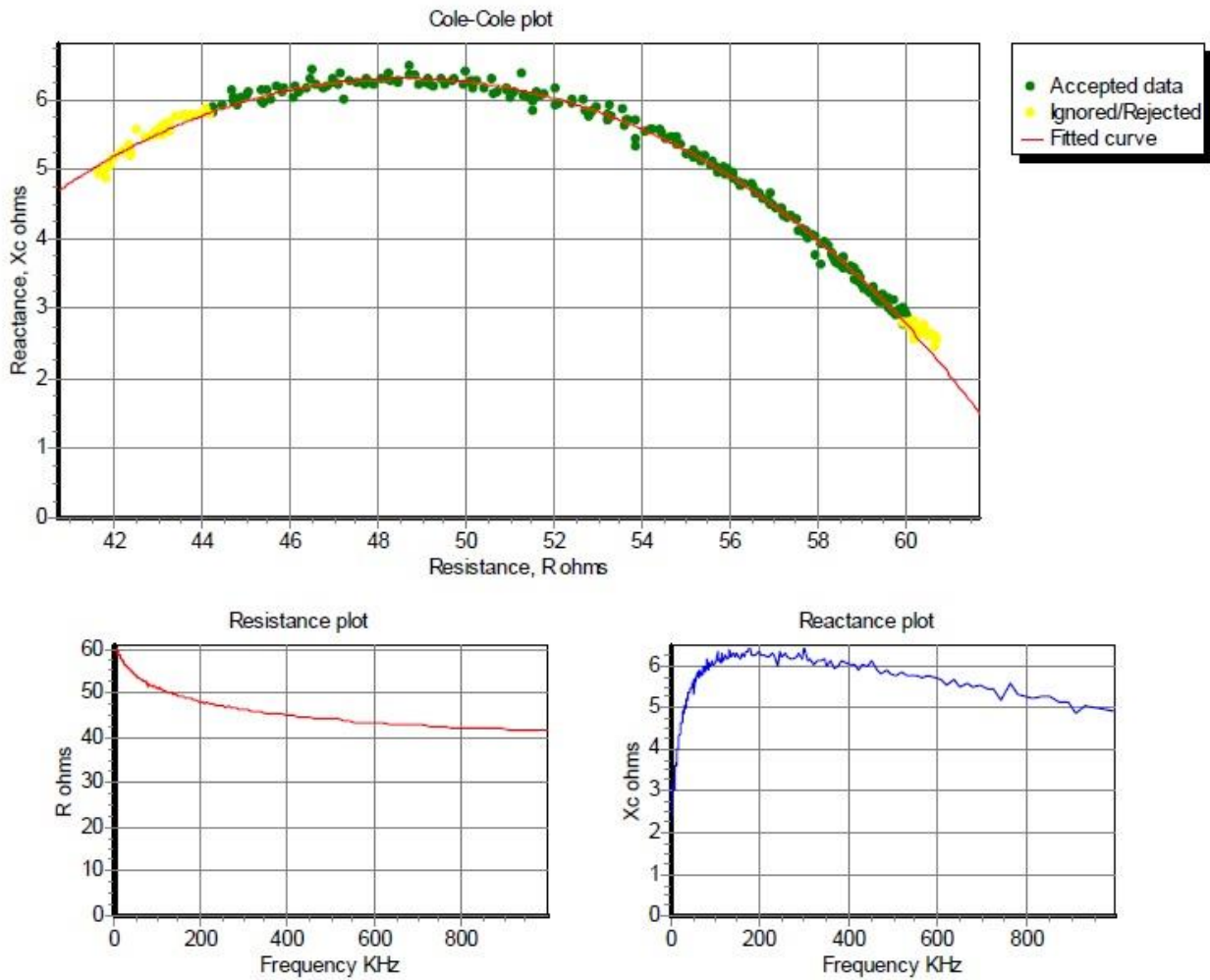
- Ryg, M., Lydersen, C., Markussen, N. H., Smith, T. G., & Øritsland, N. A. (1990). Estimating the Blubber Content of Phocid Sea. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 47, 1223-1227.
- Ryg, M., Smith, T. G., & Øritsland, N. A. (1988). Thermal Significance of the Topographical Distribution of Blubber in Ringed Seals (*Phoca hispida*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 45, 985–992.
- Sauvé, C.C., Van de Walle, J., Hammill, M.O., Arnould, J.P.Y., Beauflet, G., 2014. Stomach Temperature Records Reveal Nursing Behaviour and Transition to Solid Food Consumption in an Unweaned Mammal, the Harbour Seal Pup (*Phoca vitulina*). *Plos One*, 9.
- Scheffer, V. B. (1964). Hair patterns in seals (Pinnipedia). *Journal of Morphology*, 115, 291–303.
- Schmidt-Nielsen, K. (1997). *Animal Physiology: Adaptation and Environment*. Fifth Edition, Cambridge University Press.
- Scholander, P. F., Hock, R., Walters, V., & Irving, L. (1950). Adaptation to Cold in Arctic and Tropical Mammals and Birds in Relation to Body Temperature, Insulation, and Basal Metabolic Rate Author. Marine Biological Lab. *Biological Bulletin*, 99, 259–271.
- Scholander, P. F., Schevill, W. E. (1955). Counter-Current Vascular Heat Exchange in the Fins of Whales. *Journal of Applied Physiology*, 8, 279-282.
- Séguy, M., & Perret, M. (2005). Factors affecting the daily rhythm of body temperature of captive mouse lemurs (*Microcebus murinus*). *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology*, 175, 107–115.
- Setsaas, T. H., Bester, M. N., Van Niekerk, J. H., Roux, J. P., & Hofmeyr, G. J. G. (2008). Dispersion during the moult haulout of southern elephant seals at the Courbet Peninsula, Iles Kerguelen. *Polar Biology*, 31, 249–253.
- Slade, R. W., Moritz, C., Hoelzel, A. R., & Burton, H. R. (1998). Molecular Population Genetics of the Southern Elephant Seal *Mirounga leonina*. *Genetics*, 1998, 1945-1957.
- Slip, D. J., Burton, H. R., & Nicholas, J. (1992b). Determining Blubber Mass in the Southern Elephant Seal, *Mirounga leonina*, by Ultrasonic and Isotopic Techniques. *Australian Journal of Zoology*, 40, 143-152.
- Slip, D. J., Gales, N. J., & Burton, H. R. (1992a). Body Mass Loss, Utilisation of Blubber and Fat, and Energetic Requirements of Male Southern Elephant Seals, *Mirounga leonina*, During the Moulting Fast. *Australian Journal of Zoology*, 40, 235-243.
- Spotte, S. (1982). The incidence of twins in pinnipeds. *Canadian Journal of Zoology*, 60, 2226-2233.
- Stewart, B. S. (2009). Diving behavior. In *Encyclopedia of Marine Mammals* (2nd Ed.). (Perrin, W., Würsig, B., & Thewissen, J. G. M. eds.). Academic Press. pp.321-327
- Stewart, B. S., & DeLong, R. L. (1990). Sexual differences in migrations and foraging behaviour of northern elephant seals. *American Zoologist*, 30, 44A.
- Stewart, B. S., & DeLong, R. L. (1993). Seasonal dispersal and habitat use of foraging northern elephant seals. *Symposia of Zoological Society of London*, 66, 179-194.

- Stewart, B. S., Yochem, P. K., Huber, H. R., DeLong, R. L., Jameson, R. J., Sydeman, W. J., Allen, S. G., & Le Boeuf, B. J. (1994). Two: History and Present Status of the Northern Elephant Seal Population. In *Elephants Seals Population ecology, behavior, and physiology*. (J. Le Boeuf & Richard M. Laws, eds.) University of California Press.
- Stutz, S. S. (1967). Moulting in the Pacific Harbour seal *Phoca vitulina richardi*. *Journal de l'Office des recherches sur les pêcheries du Canada*, 24, 435-441.
- Thomas, J.A., & Rogers, T. (2009). Ross seal *Ommatophoca rossii*. In *Encyclopedia of Marine Mammals* (2nd Ed.). (Perrin, W., Würsig, B., & Thewissen, J. G. M. eds.). Academic Press. pp.988-990
- Thomas, J.A., & Terhune, J. (2009). Weddell seal *Leptonychotes weddellii*. In *Encyclopedia of Marine Mammals* (2nd Ed.). (Perrin, W., Würsig, B., & Thewissen, J. G. M. eds.). Academic Press. pp.1217-1220
- Tierney, M., Hindell, M., Lea, M.-A., and Tollit, D. (2001). A comparison of techniques used to estimate body condition of southern elephant seals (*Mirounga leonina*). *Wildlife Research*, 28, 581–588.
- Trites, A.W., 1990. Thermal Budgets and Climate Spaces: The Impact of Weather on the Survival of Galapagos (*Arctocephalus galapagoensis* Heller) and Northern Fur Seal Pups (*Callorhinus ursinus* L.). *Functional Ecol.* 4, 753-768.
- Twiss, S. D., Wright, N. C., Dunstone, N., Redman, P., Moss, S., & Pomeroy, P. P. (2002). Behavioral evidence of thermal stress from over-heating in UK breeding gray seals. *Marine Mammal Science*, 18, 455-468.
- Van de Hoff, J., Burton, Æ. H., & Davies, Æ. R. (2003). Diet of male southern elephant seals (*Mirounga leonina* L.) hauled out at Vincennes Bay, East Antarctica. *Polar Biology*, 26, 27–31.
- Van Loan, M. D. (1990). Bioelectrical Impedance Analysis to Determine Fat-Free Mass, Total Body Water and Body Fat. *Sports Medecine*, 10, 205–217.
- Vickery, W.L. & Millar, J.S. (1984). The energetics of huddling by endotherms. *Oikos*, 43, 88–93.
- Webb, P. M., Andrews, R. D., Costa, D. P., & Boeuf, B. J. Le. (1998). Heart Rate and Oxygen Consumption of Northern Elephant Seals during Diving in the Laboratory. *Physiological and Biochemical Zoology*, 71, 116–125.
- White, F. N., & Odell, D. K. (1971). Thermoregulatory Behavior of the Northern Elephant Seal, *Mirounga angustirostris*. *Journal of Mammalogy*, 52, 758-774.
- White, W. B., & Peterson, R. G. (1996). An Antarctic circumpolar wave in surface pressure, wind, temperature and sea-ice extent. *Letters to Nature*, 380, 699-702.
- Whittow, G. C. (1987). Thermoregulatory adaptations in marine mammals: interacting effects of exercise and body mass. A review. *Marine Mammals Science*, 3, 220-241.
- Wilkinson, I. S., & Bester, M. N. (1990). Duration of post-weaning fast and local dispersion in the southern elephant seal, *Mirounga leonina*, at Marion Island. *Journal of Zoology*, 222, 591-600.

- Williams, T. M., & Worthy, A. J. (2002). Anatomy and physiology. In Marine mammal biology: an evolutionary approach. (A. R. Hoelzel Eds.). Blackwell Publishing, Oxford.
- Williams, T. M., Kooyman, G. L., & Croll, D. A. (1991). The effect of submergence on heart rate and oxygen consumption of swimming seals and sea lions. *Journal of Comparative Physiology B*, 160, 637–644.
- Winslow C.E.A., Gagge A.P. & Herrington L.P. (1940). Heat exchange and regulation in radiant environments above and below air temperature. *American Journal of Physiology*, 131, 79-92.
- Worthy, G. A. J. (1987) Metabolism and growth of young harp and grey seals. *Canadian Journal of Zoology*, 65, 1377-1382.
- Worthy, G. A. J., & Lavigne, D. M. (1987). Mass loss, metabolic rate, and energy utilization by harp and gray seal pups during the postweaning fast. *Physiological and Biochemical Zoology*, 60, 352-364.
- Worthy, G. A. J., Morris, P. A., Costa, D. P., & Le Boeuf, B. J. (1992). Moulting energetics of the northern elephant seal (*Mirounga angustirostris*). *Journal of Zoology*, 227, 257–265.
- Wyndham, C.H., Bouwer, W.V.M., Devine, M.G., Paterson, H.E., & Macdonald, D.K.C. (1952). Examination of use of heat exchange equations for determining changes in body temperature. *Journal of Applied Physiology*, 5, 299-307.
- Yochem, P.K., & Stewart, B.S. (2009). Hair and fur. In *Encyclopedia of Marine Mammals* (2nd Ed.). (Perrin, W., Würsig, B., & Theewissen, J. G. M. eds.). Academic Press. pp.529-530
- Young, B. L., Rosen, D. A. S., Haulena, M., Hindle, A. G., & Trites, A. W. (2011). Environment and feeding change the ability of heart rate to predict metabolism in resting Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*), 105–116.

VI. ANNEXE

Annexe 1 Rapport de mesure de bio-impédancemétrie (Vet BIS1, ImpediMed). La mesure est validée lorsqu'un maximum de données sont acceptées (en vert) et suivent la courbe ajustée de l'équation Cole-Cole (en rouge).





RESUME

Ecologie thermique et thermorégulation sociale des éléphants de mer austraux (*Mirounga leonina*) en phase de mue

Le cycle de vie pélagique annuel des Phocidés est interrompu à deux reprises pour la reproduction et la mue, à terre ou sur la banquise. La mue est une étape essentielle pour le renouvellement du poil et de l'épiderme chez certains *Monachinae*. Les éléphants de mer austraux (*Mirounga leonina*) forment des agrégations dans des flaques de boue, ou « souilles », lorsqu'ils muent. La mue, chez cette espèce, entraîne des pertes thermiques importantes par vasodilatation périphérique. La thermorégulation sociale (*i.e.* agrégation d'animaux) a permis à de nombreuses espèces d'oiseaux et de mammifères d'économiser de l'énergie. Néanmoins, l'étude du comportement et de l'énergétique de la mue chez l'éléphant de mer austral a été jusqu'ici peu développée. Notre travail de recherche repose sur l'hypothèse que le comportement d'agrégation des éléphants de mer austraux répondrait aux mêmes déterminants que le mécanisme de thermorégulation sociale et entraînerait des bénéfices thermiques et énergétiques. Nous avons étudié le comportement de mue des éléphants de mer austraux femelles en lien avec les paramètres environnementaux locaux et physiologiques individuels. Nous avons mis en évidence que la sélection de l'habitat, les déplacements à terre et le comportement d'agrégation dépendent de l'avancement de la mue, du type d'habitat et des conditions météorologiques. Au pic de la mue, les pertes thermiques sont augmentées, les femelles se déplacent moins et s'agrègent davantage. De plus, les éléphants de mer s'agrègent en plus grand nombre lorsque les conditions météorologiques se dégradent, ceci principalement dans les « souilles ». Cependant, ils augmentent aussi leurs déplacements lorsque la température de l'air ressentie (*i.e.* combinaison température-vitesse du vent) est basse ou lorsque l'insolation augmente. De plus, les individus agrégés ont une température corporelle (stomacale et de surface) en moyenne plus basse que les individus isolés. Le taux métabolique augmenté pendant la mue serait lié aux contraintes thermiques et à une activité hormonale augmentée. Bien que le comportement d'agrégation n'ait pu être mis en relation avec la perte de masse, celui-ci est corrélé à une diminution du taux métabolique. Ainsi, les éléphants de mer femelles sont sensibles aux variations environnementales et adapteraient leur comportement en diminuant leurs dépenses énergétiques. Le comportement d'agrégation permettrait de diminuer le coût de thermorégulation par diminution des pertes thermiques. Les « souilles » sont thermiquement avantageuses et permettraient d'optimiser la diminution des pertes thermiques par agrégation et de favoriser la mue. La diminution des pertes thermiques permettrait la modulation de la température interne des individus agrégés (baisse du coût de la thermorégulation), et l'énergie économisée pourrait être ainsi réallouée à la mue. Il semblerait que des stratégies individuelles de compromis entre déplacements et agrégation soient mises en place en fonction des réserves énergétiques des individus et en vue de diminuer leurs dépenses énergétiques. De nouvelles méthodes prometteuses de mesures physiologiques chez cette espèce et appliquées sur le terrain (mesure de la fréquence cardiaque par implant sous-cutané et de la composition corporelle par bio-impédancemétrie) permettraient, une fois standardisées, d'évaluer le métabolisme des éléphants de mer austraux au cours de leur mue ainsi que leur dépense énergétique, en lien avec les variations individuelles.

MOTS-CLEFS : Phocidés, agrégation, pertes thermiques, déplacements, sélection de l'habitat, condition corporelle

ABSTRACT

Thermal ecology and social thermoregulation of southern elephant seals (*Mirounga leonina*) during their moult

Annual life cycle of Phocids at sea is interrupted twice for reproduction and moult on land. The moult, an energetically costly phase, is essential for the renewal of hair, as well as epidermis in some monachine seals (*Mirounga* and *Monachus*). Southern elephant seals (*Mirounga leonina*) huddle in mud pools, or “wallows”, while moulting on land. Peripheral vasodilatation through the isolating layer of the blubber to renew skin cells during the moult creates major heat loss, that’s why this species moult on land, fasting, rather than staying in water. Many bird and mammal species developed an energy saving strategy based on social thermoregulation in order to decrease heat loss, especially in extreme environments or particular physiological stages. However, few studies have investigated behavioural and physiological adaptations of southern elephant seals during the moult. Our study rests on the hypothesis that huddling behaviour of moulting elephant seals follows the same determinants and allows equivalent thermal and energetic benefices than social thermoregulation. We studied behavioural adaptations on land of female southern elephant seals during five moult seasons, linked to local environmental and individual physiological variations. Our results show that habitat selection, distances moved on land and aggregation behaviour are influenced by the stage of the moult, the habitat type and meteorological conditions. At the peak of moult, heat loss and aggregation behaviour are both increased, as movements on land are decreased. Moreover, aggregation rate and aggregations size increase when local weather is deteriorated, mainly in “wallows”. However, distances moved increase when windchill is low or solar radiation is high. Furthermore, aggregated seals have a lower body temperature (skin and stomach) than isolated seals. The elevated metabolic rate observed would be linked to thermal constraints and an elevated hormonal metabolism. Although we found no correlation between aggregation and body mass loss, individual aggregation rate was negatively correlated to metabolic rate. Therefore, elephant seals are sensible to environmental conditions and would adapt their behaviour to decrease energy expenditure. Aggregation behaviour allows to decrease heat loss and thus thermoregulation cost. “Wallows” offer thermal advantages and induce an increased moult rate, supposedly by maximising the decrease in heat loss when aggregated. Decreased heat loss would allow an adjustment in body temperature in aggregated seals and energy save from thermoregulation could be reallocated to the moult process. Elephant seals seem to balance movements on land and aggregation, in relation to individual body reserves, in order to decrease energy expenditure. New promising methods to record physiological parameters in the field (heart rate method and the use of bio-impedancemetry) need to be calibrate in this species to allow more precised moult metabolism and energy expenditure records, linked to individual variations.

KEYWORDS : Phocidae, huddling, heat loss, movements, habitat use, body condition
