Ontogenèse de la recherche alimentaire durant la phase juvénile : cas des prédateurs plongeurs

Florian Orgeret

▶ **To cite this version:**

Florian Orgeret. Ontogenèse de la recherche alimentaire durant la phase juvénile : cas des prédateurs plongeurs. Alimentation et Nutrition. Université de La Rochelle, 2018. Français. NNT : 2018LAROS006 . tel-02157076

HAL Id: tel-02157076
https://theses.hal.science/tel-02157076

Submitted on 23 Jul 2019

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.

UNIVERSITE DE LA ROCHELLE - ECOLE DOCTORALE GAY LUSSAC

Thèse pour l'obtention du diplôme de doctorat
Spécialité : Biologie de l'environnement, des populations, écologie

Ontogenèse de la recherche alimentaire durant la phase juvénile : cas des prédateurs plongeurs

Présentée par **Florian Orgeret**

Réalisée au Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS

Sous la direction de Charles-André Bost & Christophe Guinet

Soutenue le 14 juin 2018

Jury :

Rapporteur : David Grémillet

Rapporteur : Rory Wilson

Examinateur : Sascha Hooker

Examinateur : Vincent Ridoux

Co-Directeur : Charles-André Bost

Co-Directeur : Christophe Guinet

Invité : Henri Weimerskirch

Préface

Après avoir commencé une aventure australe au sein du laboratoire de Chizé, il y a maintenant 5 ans, j'ai eu la chance et le bonheur de découvrir les Kerguelen, cet archipel si particulier, isolé et pourtant peuplé de créatures diverses et bruyantes. Rarement à terre, leur domaine de prédiction est, décidement, le grand large… Après 1 et demi de terrain, à apprendre à les connaitre, c'était à mon tour de prendre mon envol, une grande bouffée d'air suivie d'une grande plongée dans 3 ans de thèse avec les plus grands plongeurs mais aussi avec les grands spécialistes des terres australes…

Une chose est certaine, pendant ces 5 ans, j'ai beaucoup appris, et je commence tout juste à savoir nager de mes propres ailerons !

Liste des publications scientifiques :

- **Orgeret, F**., Weimerskirch, H. and Bost C.A. (2016) Early diving behaviour in juvenile penguins: improvement or selection processes. **Biology Letters 12**.
  (Annexe 1)
- **Orgeret, F**., Péron, C., Delord K., Weimerskirch, H. and Bost C.A. (en préparation) Exploratory behaviour during early life: orientation, navigation and diving behaviour of juvenile king penguins.
  (Annexe 2)
- **Orgeret, F**., Sam, C., Weimerskirch, H. and Guinet C., (en prépartion) Influence of changes in body condition on the ontogeny of foraging behaviour in juvenile southern elephant seals.
  (Annexe 3)
- Cox, S., **Orgeret, F**., Gesta M., Rodde C., Heizer I., Weimerskirch H. and Guinet C. (2017) Processing of acceleration and dive data on-board satellite relay tags to investigate diving and foraging behaviour in free-ranging marine predators. Methods in **Ecology and Evolution 00**.
  (Annexe 4)
- Cox, S., Authier, M., **Orgeret, F**. Weimerskirch H. and Guinet C. (en prépartion) Investigating high mortality rates in a juvenile free-ranging marine predator and links to dive and foraging ability.
  (Annexe 5)
- Labrousse, S., **Orgeret F**., Solow, A.R., Barbraud, C. Bost, C.A., Sallée, J.B., Weimerskirch H., Jenouvrier, S. (en préparation) First odyssey beneath the sea ice of juvenile emperor penguins in East Antarctica.
  (Annexe 6)

Liste des communications orales & posters :

- Talk, 10ème conférence internionale de l'Union Européenne d'Ornithologie (EOU) | Aout 2015 | Badajoz, Espagne. « Ontogeny of the diving behaviour in juvénile king penguins »
- Poster (3ème place). 2ème conférence modiale sur les oiseaux marins (WSC) | Octobre 2015 | Cap Town, Afrique du Sud. « At sea distribution and diving activity in juvenile king penguins »
- Talk, 9ème conférence internationale sur les manchots (IPC) | Septembre 2016 | Cap Town, Afrique du Sud. « Improve or perish, ontogeny of the diving behaviour in juveniles of the two Aptenodytes penguins »
- Vice Président du comité d'organisation de la 13ème conférence « Ecology & Behaviour » | Juin 2017 | Chizé
- Posters, 6ème conférence du biologging | Octobre 2017 | Lac Constance, Allemagne
    - « At sea distribution and diving behaviour of juveniles king penguin in relation to oceanic variables »
    - « Ontogeny of the diving behaviour in juveniles southern elephants seals »

Liste des workshops :

- Hidden markov models for animal movement |August 2017 | CREEM, University of St Andrews
  Tutors: Roland Langrock & Stacy De Ruiter
- Analysis of data from high-resolution animal borne tags |August 2017 | CREEM, University of St Andrews Mark
  Tutors: Mark Johnson, Tiago Marques & Stacy De Ruiter
- Spatial Analysis of Ecological Data using R | November 2015 | SCENE, University of Glasgow
  Tutor: Jason Matthiopoulos
- How to write a scientific paper | June 2016 | University of La Rochelle
  Tutor: Andrew Trites
- Linear, Generalized and Generalized Additive Mixed Modelling with R | May 2015 | CEBC-CNRS Villiers en Bois
  Tutor: David Pinaud

Remerciements

Un grand merci aux membres du jury, David, Rory, Sascha et Vincent d'avoir accepté mon invitation et pris le temps de revoir mon travail.
Je tiens à remercier ensuite, l'ensemble de l'équipe des prédateurs marins pour m'avoir permis de partir à Kerguelen pour un hivernage.

Merci Henri, pour le programme « Early Life » et de m'avoir accepté dans l'équipe, pour tes corrections d'articles et aussi pour toutes ces conférences et ces workshops aux 4 coins du monde !

Un immense merci à mes deux directeurs de thèse, Charly et Christophe, vos deux caractères ont été très complémentaires et votre soutien permanent. Merci de m'avoir fait confiance et de m'avoir soutenu tout du long. Un merci spécial à Charly pour toutes ces réunions et nos échanges scientifiques du vendredi matin, ça va me manquer, et oui je vais prendre confiance ! Merci à toi aussi Christophe de m'avoir initié à la dérive passive, ou active en vtt dans les forêts de Chizé !

Un merci particulier à Sam et Sara, sans vous je n'aurais pas nagé bien loin, dans toutes ces données...

Et puis un merci particulier aussi aux anciens sans lesquels nous ne pourrions pas aller bien loin : Clara, Cédric, Mathieu, JB, Tiphaine, Morgane... Et moins anciens mais tout aussi important la team des codeurs et décodeurs, Joffrey, Yves, Gaétan, Baptiste, Sophie et Philippine pour vos techniques d'analyses et de traitement de ces énormes quantités de données, merci du partage, cela aurait été impossible autrement. Merci aux équipes des ITA, j'ai passé de très bons moments en votre compagnie. Un spécial merci à Dominique pour ton énergie et de ton soutien sans relâche ! Et à Christophe C. pour les fabuleux gratins !

Un merci à toutes les équipes avec qui j'ai pu tellement échanger et apprendre durant tout ce temps : Nounours, Karine, Yves, Yann, Akiko, Hervé, Pierre, Cyril, Olivier et puis David en particulier pour prendre en charge les masters et permettre aux thésards de faire ces projets pers., très riches d'enseignements ! Merci spécial à Nounours et Hervé pour les points d'écoutes en RBI.

Un merci particulier à Pierre Pistorius, Ryan et Carin.

Et à toutes l'équipe de thésards, stagiaires salariés et postdocs, nos échanges m'ont tellement aidés et motivés, Rémi, Paul, Aurel, Alizée, Jade, Sophie, Cécile, Baptiste, Pierre, Dédé, Laurie, Alice, Joffrey, Yves, Gaétan, Juju, Nathan, Hélo, Loriane, Lucas, Sophie-Marie, Juliette, Chrichri, Candice, Julie, Marine, Eugénie, Anais, Rui, Camille, Max, Léa, Erika, Meumeu ça en fait du monde et j'en oublie ! Et les jeun's les plus récents, Merci pour l'organisation du colloque E&B, grâce à vous ce fut une super expérience. Ici c'est Olbreuse, une pensée spéciale aux colocs, les colons de catanes Rémi et Yves, le jardinier Nath et Ju l'handicapé de passage, et puis Hélo et Juju et ses tirades, la bonne humeur de Candice sans oublier Tim le skateur pro australien du quartier.

Et bien sur un merci tout spécial à la team LR qui mettent le feu à l'Aion : Ludo, Guitou, Sam, Popo, Gawel, Olive, Thibault.

Et avant ça, il y avait le retour des TAAFS, merci aux aventuriers « astraux », le Val, le Roro, le Pierro et une merci tout particulier à Elie, mon compagnon de transits... à notre beau livre, à quand la 3ème édition ? Et avant ça, il y avait Kerguelen, une pensée toute spéciale à la bande de moules, à notre aventure, nos transits, les manips et les cabanes, un moment fort de notre vie et d'amitiés : Gillou, Greg, A4, les zécobiottes, If, Lise, Fred, sans oublier chaton, « pardon » chaton, le BCR (Mat et Xav, les indispensables), bibou, Jacko, Christian loco, les MTO et puis Joris le padawan et Alex le maitre jedi, en espérant vous revoir à ma soutenance, ça tombe en plein mid de la mid, héhé !

Et avant ça, il y avait Montpellier et les baleines, sans quoi je ne me serais pas trouvé là, entre deux vagues de l'océan austral, alors un spécial merci à Marmotte, Aurél, Alan, Christophe, pour les soirées les sorties ornitho et cétacés. Un spécial merci à toi Aurel, à toutes ces sorties en mer et un merci à l'équipe « Découverte du Vivant » pour votre accueil et le partage. Un grand merci aussi à Olivier, Roger et Claire, une complémentarité qui m'aide encore aujourd'hui, merci aussi pour votre soutien pour mon postdoc.

Et avant cela, il y avait Lyon, merci à Gérôme et ses fourmis, Magalie, Julie, Florianne… les oufs des stats ! On s'est perdu de vue mais sans vous je ne serais pas la, à faire une thèse, et surtout du R ! Merci à Dominique Pontier pour ta confiance et de m'avoir accepté dans son master.

Et avant ça il y avait Strasbourg, sans quoi je ne me serais jamais retrouvé non plus, évidemment à faire une thèse sur les manchots ! Merci à Yvon pour ta confiance, et Céline et Nico pour votre aide, j'étais encore un poussin plein de duvet à l'époque ! Merci à Framboise et Jacko qui furent importants à ce moment là, sans oublier Marion. J'en profite aussi pour remercier Quentin, Claire et Vince que j'ai rencontré à ce moment et que je retrouve à toutes mes conférences !

Et bien merci à toi Nath, sans toi je ne serais jamais partit à Crozet. Merci à Franck, Pax, Mazout, Bénito, Nico, Mamie, Sylvia, Paulo, Tiph & Phillipe, pour toutes ces séances passées à la plage ! Sans ca je ne serais jamais tombé amoureux des royaux. Et avant il y avait StE, et sans M. JL Berthon je ne me serais jamais retrouvé non plus ici, ce n'est pas tous les masters qui font des stages à Crozet et leur exams de Maths sur le Marion Dufresnes... Merci pour ta confiance, grâce à toi je suis resté dans le monde de la science. Merci aussi à Anne, Froufrou, Juliette et Valentine, les copines du master, je garde un très bon souvenir des sorties ornithos du mont de Forez et du Pilat.

Et avant ça le Canada, sans quoi je ne serais pas ce que je suis, merci Anna et Didi. Merci aussi à Benji et surtout Jeanno, en tabarnak !

Et puis je ne peux pas remonter comme cela pendant trop longtemps j'ai déjà utilisé bien assez de papier, mais je tiens à remercier aussi mes amis d'enfance, Val, Igor, Mimile, Cam, Adri, Théo, Hugo, Titi et mes cousines Nais & Marie, qui m'ont poussé à être dans une voie qui me ressemble.

Enfin merci à mes parents, qui me soutiennent toujours autant, et un ptit spécial pour ma Moman.

Merci aussi à mon frangin, à Céline & Eva

Et à ma Soso, ma force évolutive

Je dédie cette thèse à mes grands parents

Table des matières

I. Introduction 15

A. Ontogenèse et phylogenèse 15

B. Ontogenèse du comportement 19

C. Apprentissage et longévité 19

D. Ontogenèse de la recherche alimentaire : cadre théorique 20

1. “Hypothèse de la dispersion” 21

2. “Hypothèse de la contrainte” 23

3. “Hypothèse de la sélection” 24

1. Conclusions : des hypothèses aux causes entremêlées 25

E. Le programme “Early Life” 26

F. L’étude des juvéniles des prédateurs plongeurs 31

1. Contraintes et avantages de la plongée 31

2. Lacunes des connaissances : les manchots et les phoques 32

3. Dispersion et plongées dans l’hémisphère Sud 32

G. Objectifs et structure de la thèse 35

1. Structure de la thèse 36

II. Matériels et Méthodes 39

A. Sites d’études et Océan Austral 39

B. Modèles d’études 45

1. Manchot royal 45

2. Manchot empereur 48

3. Eléphant de mer austral du sud 49

C. Suivi comportemental par biologging 51

D. Equipement et échantillonnage 56

E. Traitement des données 56

1. Corrections des trajectoires et des courants 56

2. Estimation de la limite aérobique de la plongée 58
3. Plongées de dérives passives chez les Éléphants de mer 59
4. Nycthémères 61
F. Données environnementales 61
G. Statistiques 62
III. Résultats 66
A. Dispersion 66
1. Contexte 66
2. Manchots royaux juvéniles 67
3. Manchots empereurs juvéniles 72
4. Éléphants de mer juvéniles 76
5. Interprétations 83
B. Ontogenèse du comportement de recherche alimentaire 86
1. Contexte 86
2. Manchots royaux juvéniles 87
3. Manchots empereurs juvéniles 92
4. Éléphants de mer juvéniles 97
5. Interprétations 102
C. Mortalité des juvéniles 105
1. Contexte 105
2. Manchots royaux juvéniles 105
3. Manchots empereurs juvéniles 111
4. Indice de condition corporelle et capacités de plongées chez les *Aptenodytes* 115
5. Éléphants de mer juvéniles 117
6. Interprétations 120
D. Synthèse des Résultats 123
IV. Discussion générale 127
A. Ontogenèse des comportements de dispersion sur de longues distances 128
1. Exploration et migration 128
2. Stratégies de déplacements et prédictibilité de l'environnement 129

3. Seuls ou en groupe. 131
4. Orientation et Navigation 132
5. Ségrégation et compétition pour les ressources chez les juvéniles 135
B. L'ontogenèse de la plongée : entre contraintes physiologiques et contraintes environnementales 137
1. Contraintes physiologiques et allométriques 137
a) Apnée et réserves en oxygène 137
b) Temps de récupération en surface 137
c) Limites de plongée aérobique (ADL) 139
d) Coût du transport et flottabilité 140
e) Flottabilité, dispersion et ségrégation 141
f) Condition corporelle et performances 143
2. Apprentissage et environnements 144
a) Maturations physiologiques 144
b) Amélioration de la recherche alimentaire 144
c) Changements saisonniers et nycthémérales 145
d) Habitats verticaux 146
e) Régime alimentaire 146
C. L'hypothèse de sélection : causes de la mortalité des juvéniles 147
1. Détection de la mortalité : fiabilité des données des balises 147
2. Effet des balises 148
3. Taux de survie des juvéniles 148
4. Prédation 149
5. La plongée : une forte pression de sélection 150
6. Thermorégulation 151
7. Habitats 153
8. Les hypothèses non-exclusives de sélection et de contraintes 154
D. Dispersion, structure des populations et phylogénie de comportements 155
1. Dispersion des juvéniles et structure des populations 155
a) Dispersion de naissance et philopatrie 155
b) Cas des prédateurs plongeurs 157

2. Hypothèses concernant l'origine des comportements de dispersion 159
a) Comportements homologues 159
b) Comportements ancestraux et dernier âge glaciaire 160
E. Conclusion générale 162
F. Perspectives de recherches 163
V. Bibliographie 167
VI. Annexes 195
A. Annexe 1 195
B. Annexe 2 221
C. Annexe 3 287
D. Annexe 4 333
E. Annexe 5 367
F. Annexe 6 399

« L’intérieur et l’extérieur s’interpénètrent, et un être vivant est à la fois le lieu et le produit de cette interaction »

Richard Lewontin, *La Triple Hélice* (2001)

I. Introduction

A. Ontogenèse et phylogenèse

L'ontogenèse est définie comme étant le processus de développement de l'individu, qui comprend notamment le développement embryonnaire dirigé par le patrimoine génétique en interaction avec les changements que l'environnement peut imposer (Bargy et Beaudoin 2005).

S'inspirant de "l'Origine des Espèces" de Darwin (1859), Haeckel (1866) développera la théorie de récapitulation où l'ontogenèse (le développement des individus) récapitule la phylogenèse (le développement des espèces) au cours des processus de développement embryonnaire. Dans son livre "Ontogeny and Phylogeny", Gould (1977) reprend l'historique de la théorie de récapitulation. Il explique comment elle fut par la suite discréditée. Il apparait que même si certaines parties du développement d'embryons peuvent parfois être récapitulées, pour certains caractères donnés, cela reste peu fréquent et les processus mis en jeux sont plus complexes. Gould détaille alors les phénomènes d'hétérochronie qui sont des processus qui permettent des accélérations (ex : progenèse) mais aussi des retardements (ex : néotonie) dans le développement embryonnaire et permettent par exemple à des espèces de rester au contraire à des stades embryonnaires provoquant des phénomènes inverses à la récapitulation (ex : axolotl, *Ambystoma mexicanum*).

Gould confirme cependant que les processus conduisant à l'accélération et au retardement du développement embryonnaire des individus permettent de tisser des relations entre l'ontogenèse et la phylogenèse des espèces. Il fait alors un parallèle intéressant avec le développement des "stratégies démographiques r-K", concept proposé par MacArthur et Wilson (1967) : les espèces se répartissent le long d'un continuum, avec les espèces à stratégie « r » (espèces à croissance rapide, avec peu de soins parentaux et une durée de vie réduite) contrastant avec les espèces à stratégie « K » (espèces stables à fort pouvoir compétitif, une maturation tardive, un investissement parental long et à longue durée de vie). En raison de processus de maturation si différents le long des deux extrêmes du continuum des stratégies démographiques, Gould propose que l'hétérochronie soit un processus commun dans les adaptations des organismes à leur environnement, les processus d'ontogenèse et de phylogenèse étant alors interconnectés.

Pourtant dans son livre “l’Origine des individus”, Kupiec (2008) explique que l’ontogenèse et la phylogenèse sont considérées séparément dans le cadre de la Théorie Synthétique de l’Evolution (Huxley 1942). Cette séparation conduit, selon Kupiec, à des théories expliquant l’ontogenèse (la théorie du programme génétique) et d’un autre côté des théories expliquant l’évolution des espèces (la sélection naturelle). Il propose alors la théorie de l’ontophylogenèse (ou de darwinisme cellulaire) qui replace la sélection naturelle au niveau même des cellules et des molécules, en basant sa principale argumentation sur des expériences prouvant la non-spécificité des protéines et de l’expression stochastique des gènes, réfutant ainsi le principe même de déterminisme génétique (Kupiec, 2008).

Le niveau où l’unité de la sélection naturelle a fait largement débat en biologie évolutive avec à un extrême, Wynne-Edwards (1962) qui place le niveau des groupes d’individus, et de l’autre Dawkins (1976) avec une sélection située au niveau des gènes. Dawkins (1982) dans son livre “The Extended Phenotype” insiste sur le fait que ce “point de vue” du gène est une façon de comprendre l’évolution du vivant : plusieurs solutions et visions sont possibles. Ainsi le couple gènes/individus (“réplicateurs/avatars”) apparait actuellement comme étant le consensus autour du débat de l’unité de la sélection naturelle, la vision de sélection de groupe étant plutôt délaissée. Signalons aussi une autre théorie récente développée par Dessalles et al. (2016) qui pousse l’idée encore plus loin en plaçant directement l’information, au sens large, comme l’unité de sélection et donc comme fil de la vie, les gènes n’étant alors que le support de cette information.

Dans cette thèse nous prenons en compte à la fois les gènes et les individus comme étant les niveaux de la sélection, tout en gardant à l’esprit que de nouvelles théories émergent et que ces points de vue sont des façons différentes de regarder et d’expliquer l’évolution du vivant. Même s’il existe parfois une relation claire entre les gènes et les caractéristiques des êtres vivants (groupe sanguin par exemple), la nature de ces relations est rarement directe, les gènes n’ayant pas « d’intention » et n’étant pas eux-mêmes des acteurs (Gouyon et al. 2010). Les gènes constituent plutôt un répertoire de possibilités et de contraintes, ne pouvant pas alors constituer un réel programme prédéterminé (Gouyon et al. 2010).

Dans le cadre de l’écologie évolutive, le couple gènes-individus est donc considéré comme étant en interaction. Les individus, sous l’effet de la sélection, naturelle tendent à optimiser leur valeur sélective (ou aptitude phénotypique), c’est à dire leurs capacités à

survivre et à produire des descendants, et donc à transmettre leur patrimoine génétique dans un environnement donné. Les individus qui s'ajustent le mieux à leur environnement survivent et se reproduisent le mieux, et laissent alors le plus de descendants. Sous l'action combinée des forces évolutives de mutation/sélection et de compromis évolutif (coûts et bénéfices de ces ajustements) l'évolution permet ainsi l'apparition d'adaptations au niveau des populations.

Cependant toutes les caractéristiques du vivant ne sont pas forcément interprétables comme étant utilitaires ou adaptatives, comme le concluent Gould et Lewontin (1979) dans un article resté célèbre. Les auteurs, en critiquant l'adaptationisme des évolutionnistes de l'époque, reprennent le triangle de Seilacher (Figure 1) pour expliquer la morphogenèse (ou l'ontogenèse) des caractéristiques du vivant. **L'ontogenèse serait contrôlée par des processus adaptatifs mais aussi phylogénétiques et structuraux.**

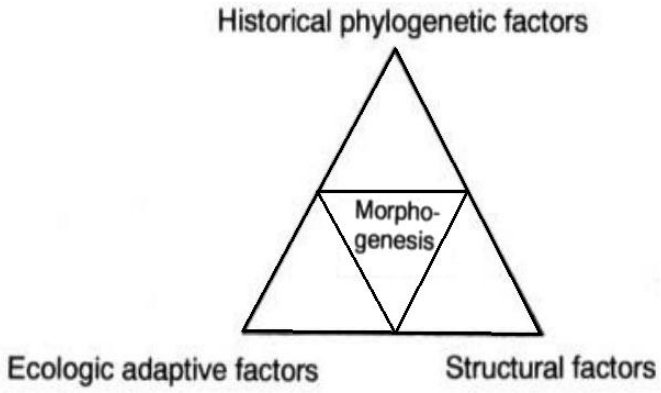


Figure 1 Triangle de Seilacher, modifié de (Gouyon et al. 1997)

Les aspects phylogénétiques prennent en compte l'histoire évolutive des organismes, les aspects adaptatifs permettent l'explication de l'adéquation des organismes à leur environnement, enfin les aspects structuraux apparaissent comme un compromis entre les plans d'organisation, de l'environnement et de l'adaptation. Pour Seilacher (1970), **l'ontogenèse des organismes résulte de compromis entre ces trois facteurs**. Dans ce cadre, il semble que la sélection naturelle est le moteur des changements évolutifs et que la phylogénie et les structures soient plutôt des contraintes (Ricqlès et Gayon 2015).

Dans son livre "La Triple Hélice : les gènes, l'organisme et l'environnement", (Lewontin 2001) reprend ces facteurs, mais considère les effets environnementaux comme étant en

interaction directe avec les processus évolutifs et n'agissant pas comme un simple filtre des organismes les moins adaptés.

Le couple gènes-individus devient un trio gènes-individus-environnements aux interactions réciproques. Lewontin donne l'exemple des normes de réaction (Figure 2), dans lesquelles des génotypes identiques (des clones) ne donnent pas les mêmes phénotypes dans des environnements différents. Dans le même temps, il montre que les niches écologiques ne pré-existent pas aux organismes. Ce sont les organismes eux-mêmes qui participent au façonnement de leur environnement.

De plus, des découvertes récentes montrèrent que des phénomènes épigénétiques héréditaires, sans pour autant être associés à des changements de la séquence de l'ADN, changent l'expression des gènes. Ces phénomènes épigénétiques sont aussi sous l'influence de l'environnement (température, environnement social, soin parental), et ont donc une influence sur le développement des organismes (Gouyon et al., 2010). Ces observations et expériences confirment que des adaptations peuvent apparaître dans une lignée, avant toute modification génétique, par un changement de l'environnement (Cap 2015). Les modifications des gènes et de l'environnement sont en interaction dès le développement embryonnaire des individus c'est à dire pendant **l'ontogenèse.** Les environnements ont autant d'importance que les gènes, l'inné autant que l'acquis (Gouyon et al., 2010).

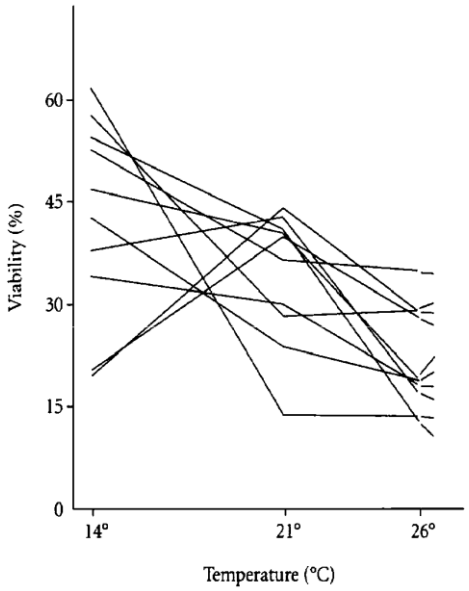


Figure 1.6. The viability of ten different genotypes of *Drosophila* when tested at three different temperatures.

Figure 2 : Normes de réaction chez des clones de drosophile, d'après Lewontin (1999)

B. Ontogenèse du comportement

Le comportement fait partie du phénotype d'un individu au même titre que les autres caractères morphologiques ou moléculaires. La mise en place des comportements en interaction avec l'environnement, pendant les premières étapes de la vie d'un individu (juvénile) vont alors déterminer une part importante des caractéristiques de l'adulte. L'ontogenèse ne se termine pas à l'âge adulte mais se poursuit tout au long de sa vie (Danchin et al. 2005). Ainsi, pour comprendre les caractéristiques comportementales, il est nécessaire de comprendre les processus ayant conduit à leur mise en place, c'est à dire leur histoire évolutive (Danchin et al. 2005).

Comme en écho au triangle de Seilacher évoqué plus haut, pour approcher les mécanismes de contrôle d'un comportement, **Tinbergen (1963) met en avant 4 niveaux d'investigation différents : (1) les causalités immédiates (2) l'ontogenèse (3) la fonction/adaptation (4) la phylogenèse.** Les 4 questions de Tinbergen ont l'avantage de séparer le présent (les comment ? questions 1&2) du passé (les pourquoi ? questions 3&4) dans l'interprétation des comportements (Bateson et Laland 2013).

L'ontogenèse apparait donc importante pour comprendre les causes évolutives des comportements en faisant aussi intervenir, comme pour le développement embryonnaire : une interaction étroite entre les gènes, les organismes, leurs histoires évolutives, et leurs environnements.

C. Apprentissage et longévité

Au cours de l'évolution du vivant, plusieurs innovations fondamentales ont eu lieu, conduisant entre autre à l'augmentation des capacités à acquérir l'information de l'environnement, comme l'apprentissage et la mémoire (Dukas 2017). Contrairement à ce que l'on pourrait penser, l'apprentissage est très répandu dans le monde animal, les invertébrés présentant aussi de fortes capacités d'apprentissage s'exprimant sous différentes formes, par exemple chez la mouche du vinaigre, *Drosophilia melanogaster* (Mery et Kawecki 2002) ou encore chez les abeilles, *Apis mellifera* (Dukas et Visscher 1994).

De nombreuses études démontrèrent l'effet de l'apprentissage et de l'expérience sur les performances et sur le succès de reproduction chez un grand nombre d'espèces (e.g. Curio 1983, Wooller et al. 1990, Lunn et al. 1994, Forslund et Pärt 1995). L'augmentation de la valeur sélective due aux capacités d'apprentissage et de mémorisation peut avoir conduit

chez certaines espèces à un cycle évolutif de complexification de ces capacités et d'un allongement de la durée de vie. Une longue espérance de vie permet en retour une augmentation de ces mêmes capacités d'apprentissage, de retarder la maturité sexuelle, une augmentation des soins parentaux délivrés induisant aussi une réduction du nombre de descendants (Dukas 2017). Les juvéniles d'espèces longévives ont plus de temps pour développer des structures cognitives et pour augmenter leur expérience d'acquisition des informations de leur environnement (Dukas 2017).

L'apprentissage peut dans ce cadre, être considéré comme participant à l'ontogenèse des individus. Une des principales hypothèses pour expliquer l'évolution de ces capacités d'apprentissage est l'ajustement des individus à leur environnement. L'apprentissage constitue un niveau de plasticité comportemental permettant aux individus de répondre à des situations changeantes dans des environnements moins prédictibles (revue par Mery 2013). Des études de terrain et de laboratoire suggèrent un lien entre hétérogénéité de l'environnement, sa prédictibilité et les capacités d'apprentissage et de mémoire (Mery 2013). Ainsi, les populations de mésanges à tête noire (*Poecile atricapillus*) qui habitent dans des environnements instables apprennent effectivement plus facilement et se rappellent mieux des caches de nourriture que dans des habitats plus prédictibles (Pravosudov et Clayton 2002). Plus la probabilité de changement de l'environnement augmente et plus les bénéfices de l'apprentissage devraient aussi augmenter.

L'évolution des capacités d'apprentissage, en particulier dans le cas de la recherche alimentaire, n'est toutefois pas due aux seules variations de l'habitat, elles doivent aussi intégrer des facteurs sociaux, écologiques et physiologiques des individus, qui interagissent de façon complexe (Dukas 2009, Mery 2013).

D. Ontogenèse de la recherche alimentaire : cadre théorique

Cette thèse cherche à comprendre et à décrire l'ontogenèse des comportements de nourrissage chez des juvéniles d'animaux longévifs comme étant des processus faisant intervenir à la fois les gènes, l'apprentissage, la physiologie et l'environnement. Dans cette thèse, **la phase juvénile est définie comme étant la période correspondant à 1 an après l'indépendance des jeunes de leurs parents**. La période qui suit étant alors la période dite d'immaturité se terminant avec la date de première reproduction. Nous nous sommes intéressés en particulier à l'ontogenèse de leur comportement de recherche alimentaire,

incluant à la fois les mouvements qui s'y rattachent et l'évolution de leurs capacités de nourrissage.

Les juvéniles sont encore naïfs après leur indépendance (c'est à dire lorsqu'ils ne reçoivent plus de soins parentaux, Burger 1980) alors qu'ils vont devoir à la fois s'ajuster aux changements de leur environnement et acquérir des capacités de nourrissage nécessaires à leur survie.

Trois hypothèses non exclusives et complémentaires peuvent alors être avancées pour comprendre et expliquer l'ontogenèse de leurs comportements de recherche alimentaire : de leurs capacités à s'orienter et se déplacer dans leur environnement ("hypothèse de la dispersion"), de leurs capacités de nourrissage ("l'hypothèse de la contrainte") et de leur capacité à survivre ("l'hypothèse de la sélection").

1. "Hypothèse de la dispersion"

Pour faire face aux changements locaux de leurs environnements les populations animales effectuent des mouvements d'ampleurs variables selon l'échelle spatiale considérée. Selon Baker (1978), "le fait de se mouvoir d'une unité spatiale à une autre" peut être considéré comme un mouvement de migration. La définition de migration de Baker est donc large et englobe tous types de mouvements. Selon Dingle (2014), la définition de la migration est plus restrictive et comprend : (1) des mouvements persistants et directifs et de longue durée, actifs, et/ou à travers un medium (ex: vent, courants) (2) des suppressions temporaires de réponses à des stimuli qui autrement causeraient l'arrêt des mouvements (3) des activités spécifiques avant le départ et à l'arrivée des mouvements et (4) une allocation particulière d'énergie qui permet le mouvement en lui-même.

Dégager les comportements de migration de ceux de dispersion est complexe chez les juvéniles. Les juvéniles après leur indépendance doivent faire face aux changements locaux de leur environnement en effectuant des mouvements qui peuvent être de type migratoire, mais aussi de type dispersion.

Le terme "dispersion" prête souvent à confusion car il peut aussi désigner les mouvements effectués par les juvéniles depuis leur site de naissance jusqu'à un autre lieu de reproduction, désigné par "dispersion de naissance" dans cette thèse (*natal dispersal*, Greenwood 1980). Le terme de dispersion plus généralement, peut aussi désigner un éloignement spatial depuis un site d'origine sans pour autant être associé à des processus de

recrutement et de structuration de métapopulation ou à des processus de migration. Dans cette thèse nous parlerons de dispersion au sens large, accompagnée de comportements de nourrissage.

Il est généralement reconnu qu'après leur indépendance les juvéniles dispersent sur des longues distances et ont une distribution plus grande en comparaison des adultes. Plusieurs hypothèses/prédictions sont avancées pour expliquer ces mouvements dispersifs.

Les juvéniles sont supposés avoir des capacités d'orientation et de navigation moins développées que les adultes, ce qui les amèneraient à des mouvements de plus grande ampleur, de type exploratoire (e.g. Debeffe et al. 2013, Dalleau et al. 2014, Blanco et al. 2015, Votier et al. 2017). De plus, dans un environnement avec des ressources limitées sous l'effet combiné de la compétition inter et intra spécifique, les juvéniles seraient alors contraints de changer d'habitats (e.g. Sol et al. 1998, Page et al. 2006, Fayet et al. 2015), du fait de leurs moindres performances de déplacements et dans l'acquisition de la nourriture (voir hypothèse de contrainte). Les juvéniles devraient alors plus souvent se retrouver dans des habitats moins favorables tout en étant plus contraints par les changements environnementaux (e.g. Haug et al. 2015). Ils sont aussi attendus à passer moins de temps dans des habitats pourtant favorables du fait de leur moins bonnes capacités à reconnaitre des indices environnementaux (Stamps et Swaisgood 2007).

Notons cependant que chez certaines espèces, les juvéniles ne sont pas complétement indépendants après leur départ du site de naissance et peuvent aussi être accompagnés d'individus plus expérimentés, et ainsi copier et apprendre de leurs congénères, par exemple chez des guillemots, des rapaces, cigognes ou singes (Jones et Rees 1985, Sergio et al. 2014, Rotics et al. 2016, Bray et al. 2017). Alors que d'autres partent seules et apparaissent s'orienter plutôt selon une direction et une destination privilégiée potentiellement influencées par une composante prédéterminée (Baker 1993, Riotte-Lambert et Weimerskirch 2013, de Grissac et al. 2016) ou progressivement au contraire apprise au cours du temps (Guilford et al. 2011, Péron et Grémillet 2013).

En résumé, l'importance de ces hypothèses expliquant les comportements de dispersion apparaissent varier largement selon les espèces, leurs modes sociaux et leur environnement (Matthysen 2012). Ces premiers voyages doivent être cruciaux puisqu'ils peuvent à la fois être associés à un apprentissage permettant la mémorisation de corridors de migration et de déplacements vers des sites de nourrissage, à des composantes génétiques d'orientation et de

distances de déplacements à effectuer. Dans tous les cas, les juvéniles sont dépendants des conditions environnementales à leur départ.

2. "Hypothèse de la contrainte"

Les juvéniles d'animaux longévifs, après leur indépendance présentent des capacités plus faibles d'acquisition de la nourriture (Marchetti et Price 1989, Wunderle 1991). Ainsi au départ, les juvéniles seraient limités par leur physiologie et leur état cognitif moins développés. Leurs compétences augmenteraient avec l'âge des juvéniles selon l'hypothèse de la contrainte (*constraint hypothesis*, Curio 1983). L'augmentation progressive des capacités seraient alors dues à l'évolution de ces contraintes. Les individus présentant une maturation de leur physiologie et une augmentation de la connaissance de leur milieu auraient alors une tendance à améliorer leurs compétences dans l'exploitation de la ressource de leur environnement au cours du temps (Wunderle 1991, Vanderhoff et Eason 2007, Cristol et al. 2017).

Par exemple les performances de vols sont plus faibles chez les juvéniles que chez les adultes, chez les vautours *Gyps fulvus* (Harel et al. 2016), fous *Sula leucogaster* (Yoda et al. 2004) et albatros *Diomedea exulans* (Weimerskirch et al. 2006). Mais ces compétences évoluent dans le temps. Ainsi les juvéniles d'albatros atteignent par exemple les capacités de vol complètes des adultes après 3 mois (Riotte-Lambert et Weimerskirch 2013, de Grissac et al. 2017) et les capacités à compenser les effets de dérives causés par le vent, augmentent avec l'âge chez deux espèces de rapaces (*Pandion haliaetus*, *Pernis apivorus*, Thorup et al. 2003). L'efficacité de la recherche alimentaire et de son acquisition augmente aussi avec l'âge par exemple chez les moqueurs chats *Dumetella carolinensis* (Heise et Moore 2003), les manchots royaux *Aptenodytes patagonicus* (Le Vaillant et al. 2012) et les puffins *Puffinus puffinus* (Fayet et al. 2015).

Face à ces plus faibles capacités d'acquisition de nourriture, les juvéniles devraient alors compenser en augmentant leur effort de la recherche alimentaire. Par exemple les jeunes cormorans huppés (*Phalacrocorax aristotelis*) augmentent leur effort de recherche au crépuscule en comparaison des adultes plus expérimentés (Daunt et al. 2007) et les jeunes albatros hurleurs passent plus de temps à se reposer la nuit (de Grissac et al. 2017).

Cependant l'ontogenèse des capacités de recherche alimentaire dues aux contraintes intrinsèques (physiologie, cognition) peut être difficile à distinguer des changements environnementaux (facteur extrinsèques) : l'augmentation des performances peut être

confondue avec par exemple la diminution de l'abondance des ressources au cours des saisons. Dans le cas des suivis comportementaux s'étalant sur plusieurs saisons, des comparaisons avec des adultes et des approches expérimentales sont nécessaires pour décrire l'ontogenèse des capacités d'acquisition de la nourriture des juvéniles (Daunt et al. 1999, Daunt et al. 2007, Breed et al. 2011).

Finalement, des études effectuées chez de jeunes adultes reproducteurs suggèrent qu'ils se nourrissaient de moins de nourriture et de proies de moins bonne qualité (Navarro et al. 2010, Le Vaillant et al. 2013).

En résumé, les premières étapes de la vie des juvéniles après leur indépendance sont cruciales puisque leur taux de progression de compétences d'acquisition de la nourriture peuvent être à la fois contraints par des facteurs intrinsèques tels que l'âge, la physiologie, le développement cognitif en interaction avec des facteurs extrinsèques, l'environnement, la ressources et les compétiteurs.

3. "Hypothèse de la sélection"

La survie juvénile est un paramètre clef de la démographie des populations d'animaux longévifs (Gaillard et al. 1998, Sæther et al. 2013), qui évolue avec l'âge en montrant une augmentation progressive jusqu'à la maturité (Clutton-Brock 1988, Newton 1998).

Les juvéniles d'espèces longévives ont un taux de survie plus réduits que les adultes (Lack 1954, Cox et al. 2014). Les causes sont les faibles compétences d'acquisition de nourriture mais aussi la prédation (Sullivan 1988). L'augmentation du taux de survie avec l'âge peut-être due à l'augmentation progressive des juvéniles à acquérir des compétences d'acquisition de nourriture (Figure 3A) ou d'évitement de prédateurs, et de la disparition progressives d'individus qui n'arrivent pas à augmenter leurs compétences aussi vite que les autres individus (Figure 3B) du fait de contraintes intrinsèques et extrinsèques. Mais cette amélioration du taux de survie peut aussi être due à la disparition progressive d'individus de mauvaise qualité, indépendamment de la progression de leurs capacités (Figure 3E). Seuls les individus ayant, au départ, les meilleurs capacités seraient à même de survivre (Figure 3C), c'est l'hypothèse de sélection (*selection hypothesis*, Curio, 1983).

En pratique les deux hypothèses peuvent être validées avec par exemple des individus présentant un meilleur phénotype au départ et une amélioration de leurs compétences (Figure

3B) du fait d'interactions avec des facteurs extrinsèques. Ces performances varient par exemple au cours des changements saisonniers de la disponibilité alimentaire (Figure 3B).

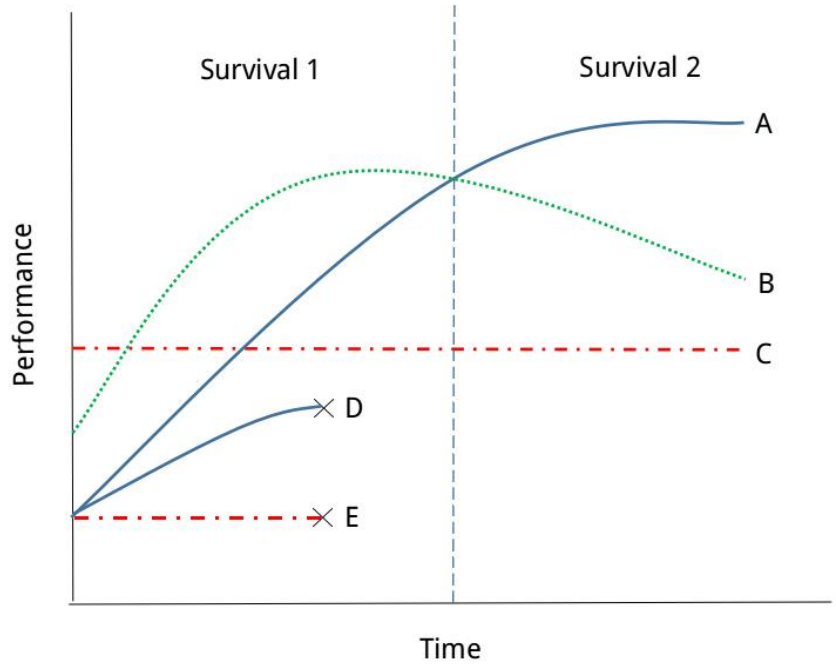


Figure 3 : La mortalité est indiquée par des croix noires. Dans la période 1 le taux de survie est de 60% (3/5 survivants) alors qu'il augmente dans la période 2 à 100% (tous les individus survivent). En rouge est représentée l'hypothèse de la sélection, en bleu l'hypothèse de la contrainte et en vert une interaction entre les deux hypothèses et l'environnement. (modifié de Martin 1995).

1. Conclusions : des hypothèses aux causes entremêlées

Comme le souligne Martin (1995), les processus d'ontogenèse de la recherche alimentaire des juvéniles entremêlent des causes ultimes (les causes évolutives) et les causes proximales (les causes directes).

Les trois principales hypothèses évoquées pour comprendre l'ontogenèse de comportement des juvéniles ne sont pas exclusives et font intervenir des causes proximales qui rentrent en interaction avec les effets environnementaux (Table 1)

Table 1: les facteurs ultimes et mécanismes proximaux responsables de l'ontogenèse de la recherche alimentaire chez les juvéniles, de leurs capacités de survie (A & B) et des facteurs extrinsèques qui devraient interagir avec ces mécanismes (C). Modifiée de Martin (1995) :

A. Facteurs Ultimes
1. Dispersion
2. Contrainte
3. Sélection
B. Facteurs Proximaux
1. Capacités d'orientation et navigation
2. Capacités d'acquisition de nourriture
3. Maturation physiologique
4. Développement cognitif et apprentissage
C. Effet d'interaction
1. Environnements extrêmes
2. Fluctuation des ressources alimentaires
3. Pression de prédation
4. Pression de compétition

E. Le programme "Early Life"

Certaines étapes de vie, stades juvéniles et immatures, sont encore très mal connues, particulièrement chez les prédateurs marins (Hazen et al. 2012). En effet du fait de leur dispersion après leur indépendance s'effectuant sur de grandes distances en milieu océanique et sur des longues périodes de temps, le suivi des juvéniles est difficile et coûteux. Hazen et al. (2012) propose 4 axes de recherche (1) la démographie des populations avec l'estimation des taux de mortalité des juvéniles (2) la définition des habitats critiques des juvéniles (3) la dispersion des juvéniles et la connectivité entre ces habitats (4) l'écologie de la recherche alimentaire.

Le programme "Early Life", sous la direction de Henri Weimerskirch, lancé en 2013, s'est proposé de relever le défi afin de combler les lacunes dans l'histoire de vie des juvéniles chez des prédateurs marins supérieurs. La présente thèse s'inscrit directement dans ce programme (Figure 4) et se concentre particulièrement sur les prédateurs marins plongeurs pendant leur première année en mer.

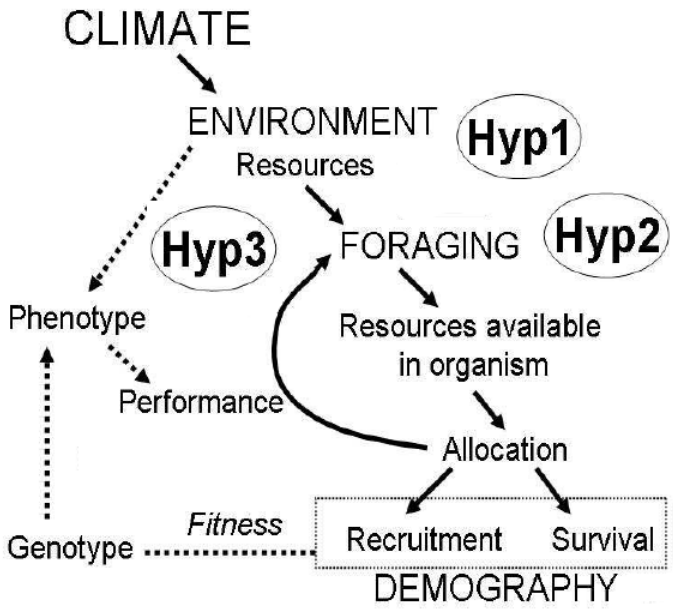


Figure 4 : Modifié du schéma de synthèse du programme "Early Life" d'après Weimerskirch (2013). **Hyp1 : Dispersion ; Hyp2: Contrainte ; Hyp3 : Sélection**. Selon ces 3 hypothèses, les juvéniles vont dépendre de leur environnement après l'indépendance pour s'orienter et naviguer en mer et trouver les zones favorable (**Hyp 1**). Les juvéniles augmenteraient leurs capacités et vont acquérir des ressources permettant leur croissance et leur survie (**Hyp 2**). Certains individus partent au départ avec un moins bon phénotype et sont éliminés progressivement par la sélection naturelle dans un environnement donné (**Hyp 3**).

Pour étudier les premiers voyages en mer des juvéniles, comprendre l'ontogenèse de leur comportement et étudier leur mortalité, le programme s'est basé sur les progrès du *biologging*, avec l'utilisation de balises permettant l'enregistrement des comportements de recherches alimentaires des juvéniles pendant de longues périodes de temps ainsi que leur position dans l'espace. Les données ont été récupérées par satellite via le centre Argos-CLS de Toulouse.

Ces balises sont onéreuses et les localisations payantes, ce qui explique qu'un nombre relativement limité d'individus a pu être équipés. Cependant, sur l'ensemble du programme,

en complément avec de techniques isotopiques, un total de 450 individus de 18 espèces sur 10 sites d'études différents, ont été suivis pendant leur première année en mer, un effort de déploiement inégalé à cette date. Plus particulièrement, les technologies de *biologging* ont permis le suivi, sur du long terme, des individus en fournissant des mesures répétées de leur comportement tout au long de leurs trajets. Ces informations permettent alors d'examiner les différences de comportements et d'habitats entre les individus et ainsi d'approcher les causes proximales permettant l'étude de leur ontogenèse en détail.

Dans cette thèse, plus précisément les balises utilisées étaient des balises *"archival tags"* qui permettent l'enregistrement de données sous la forme de série temporelle et d'envoyer au moins une partie *via* satellite (le premier « tag » de ce type fut déployé chez les poissons, Block et al. 1998). Étant donné le fort taux de mortalité et la grande dispersion des juvéniles, la récupération des balises n'était quasiment pas possible et l'envoi de données par satellite fut donc indispensable pour comprendre et décrire le comportement des juvéniles de prédateurs marins.

L'extrême majorité des études a porté sur les juvéniles des poissons, étant donné leur importance économique (Hazen et al. 2012). En laissant les poissons de côté et se concentrant sur les prédateurs marins à respiration aérienne (ex. : oiseaux marins, pinnipèdes, cétacés, Table 3), nous avons pu mettre à jour la revue de littérature de Hazen et al. (2012) grâce à une recherche par mots clefs dans Scopus (Figure 5).

L'augmentation des études de *biologging* et de télémétrie est quasiment exponentielle depuis les années 1990 (revues : Ropert-Coudert et Wilson 2005, Block et al. 2011, Wilson et Vandenabeele 2012, Wilmers et al. 2015). Il est cependant surprenant de ne pas observer une telle tendance concernant le suivi des juvéniles malgré leur importance pour le devenir des populations (Figure 5). Sur un total de 3605 études trouvées par Scopus, seulement 9% portaient sur les juvéniles taxons (Table 2).

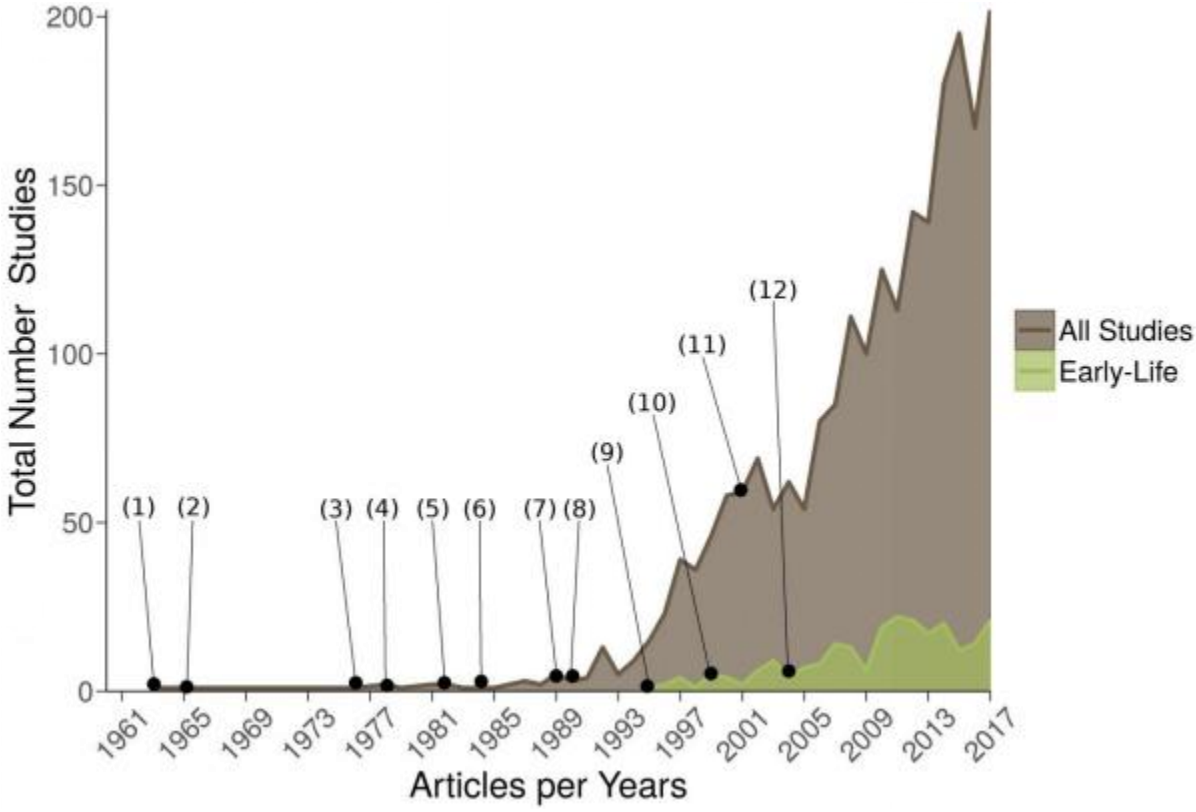


Figure 5 : Nombre d'études de *biologging* et de télémétrie par années concernant les prédateurs marins à respiration aérienne avec toutes les études (adultes et juvéniles) en marron et uniquement les études portant sur les juvéniles en vert. Recherches effectuées avec Scopus avec des nombreux mots clefs relatifs au vocabulaire du *biologging* et à "l'Early Life". Figure réalisée avec le package *bibliometrix* (Aria et Cuccurullo 2018). Certaines des étapes importantes des avancées technologiques pour l'étude des stades juvéniles (non-exhaustives) sont indiquées par des chiffres entre parenthèses : **(**1) Eliassen (1963) (2) Kooyman (1965) (3) Kooyman et al. (1976) (4) Kolz et al. (1978) (5) Timko et Kolz (1982) (6) Wilson et Bain (1984) (7) Wilson et al. (1989) (8) Jouventin et Weimerskirch (1990) (9) Sjöberg et al. (1995) (10) Ponganis et al. (1999), Burns (1999), Hindell et al. (1999) (11) Yoda et al. (2001) (12) Yoda et al. (2004).

Table 2 : Proportion d'études portant sur le *biologging* de juvéniles relativement à l'ensemble des études du domaine à partir de la recherche Scopus. Les différents taxons se concentrant sur les prédateurs marins à respiration aérienne : Siréniens, Ours, Loutres, Cétacés Pinnipèdes, Tortues, Pélécaniformes, Sphenisciformes, Procellariiformes et Charadriiformes

Group	Siren.	Bears	Otters	Cetaceans	Pinnip.	Turtles
All	14	62	6	380	656	308
Early life	0%	8%	0%	3%	14%	8%
Group	Anser.	Pelecan.	Sphen.	Procellar.	Charadr.	
All	8	182	313	366	1310	
Early life	13%	8%	4%	8%	11%	

Seulement 4% des études ont porté sur les juvéniles des manchots (Sphenisciformes). Les juvéniles de pinnipèdes ont été plus étudiés, puisqu'ils représentent 14% des travaux réalisés. Chez les pinnipèdes cette différences doit surtout provenir des différentes définitions du mot "juvéniles" qui ne correspond pas forcément à la première année mais peut aussi désigner l'ensemble de la période d'immaturité.

Fort de ce constat concernant les lacunes de connaissances chez les prédateurs marins, le programme "Early Life" a mis en place 3 thèses portant sur les prédateurs marins. Deux thèses ont déjà eu lieu dans le cadre du programme "Early Life", portant toutes les deux sur les juvéniles d'oiseaux marins volants et plus particulièrement les Procellariiformes. La première thèse s'est concentrée sur l'ontogenèse de la recherche alimentaire et l'utilisation des habitats chez plusieurs espèces de Procellariiformes. La deuxième s'est concentrée principalement sur la démographie des juvéniles des albatros.

Cette troisième thèse avait pour ambition de compléter les connaissances en s'intéressant plus particulièrement aux prédateurs marins plongeurs : les manchots et les phoques de l'océan austral.

F. L'étude des juvéniles des prédateurs plongeurs

1. Contraintes et avantages de la plongée

Lorsqu'ils partent en mer pour la première fois lors de leur émancipation, les jeunes phoques et manchots sont soumis à un environnement radicalement différent du milieu terrestre.

Le milieu aquatique impose des contraintes remarquables aux animaux marins plongeurs : 800 fois plus dense que l'air, et 80 fois plus visqueux, la conductivité thermique est de 20 fois supérieure. L'activité de plongée et la recherche de nourriture peut donc être associé à une importante dépense énergétique. Ainsi le taux de consommation d'oxygène (Ponganis 2015) et l'augmentation du métabolisme lors de l'ingestion de proies est beaucoup plus élevé dans l'eau que dans l'air (Ponganis 2015). De plus, la pression augmente de 1 atmosphère tous les 10 m de profondeur, résultant des contraintes de pression importante aux grandes profondeurs (Loi de Boyle-Mariotte). Enfin la lumière est absorbée le long de la colonne d'eau à environ 200 m, 99% de toute la lumière est absorbée (Ponganis 2015).

Cependant les oiseaux plongeurs et les mammifères marins présentent un nombre d'adaptations impressionnant, leur permettant d'atteindre des profondeurs extrêmes (plus de 2000 m chez les mâles d'éléphant de mer du sud, *Mirouanga leonina*) pour de très longues durées d'apnée (plus de 1h30 pour les mâles, Bennett et al. 2001). Parmi ces adaptations on peut entre autres citer : une vasoconstriction et une diminution du rythme cardiaque permettant la diminution du flux sanguin, l'arrêt momentané de certains organes comme le foie ou les reins, un volume d'hémoglobine plus concentré et un profil morphologique hydrodynamique. Les capacités d'olfaction, de vision, d'audition et de toucher (*via* des vibrisses par exemple) sont aussi accrues de façon différentes selon les espèces (Ponganis 2015). Les animaux marins présentent aussi des adaptations comportementales intéressantes afin de diminuer le coût du transport sous-marin. Par exemple, pendant des plongées profondes un phoque de Weddell *Leptonychotes weddellii* est capable de changer finement l'angle de plongée afin de réguler sa vitesse et de réduire ses dépenses d'énergie (Sato et al. 2003).

Mais leur stock d'oxygène, malgré toutes ces adaptations, reste limité et lorsque la quantité d'oxygène dans le corps diminue au-delà d'un certain seuil, le métabolisme passe en anaérobie et synthétise alors de l'acide lactique néfaste, que l'animal devra éliminer en

surface pendant des temps de récupération plus long. C'est ce que l'on appelle la limite aérobique (ADL, Kooyman et al. 1980).

En revanche, la poussée d'Archimède peut être prise comme un avantage aux déplacements, certains prédateurs comme les éléphants de mer utilisant alors leur flottabilité par exemple pour remonter de leur plongée à moindre effort. Enfin certains plongeurs utilisent aussi les courants marins à leur avantage pour se déplacer à moindre coût.

Les comportements de plongées sont donc dictés par les capacités physiologiques des animaux. Et comprendre la façon dont les juvéniles de prédateurs plongeurs apprennent à plonger et comment ils gèrent leurs limites physiologiques fait donc partie des sujets les plus importants pour étudier l'ontogenèse de leurs comportements de recherche alimentaire.

2. Lacunes des connaissances : les manchots et les phoques

Parmi les 18 espèces de manchots et 18 espèces de phoques les juvéniles de toutes les espèces sont loin d'avoir été tous étudiés. Une des principales raisons est que ce sont des plongeurs, ce qui rend leur suivi encore plus difficile. Le milieu marin les rendant cryptique, seules les techniques de suivi par *biologging* (ou plus indirectes par isotopies ou acoustiques) peuvent permettent de reconstituer leurs déplacements et leurs comportements de plongée. Plongeant sous l'eau, l'envoi de données n'est possible que lorsque les animaux remontent à la surface pour respirer, rendant les émissions de données plus capricieuses. De plus l'eau et les frottements sont connus pour affecter le comportement des individus équipés (Bannasch et al. 1994), seules les plus petites balises ayant une forme hydrodynamique peuvent alors être utilisées. Enfin l'eau salée a aussi des effets néfastes sur les balises, limitant ainsi leur durée de vie (Hays et al. 2007). La taille relativement petite de ces organismes et leur extrême sensibilité au port d'appareils impactant leur hydrodynamisme (Wilson et al. 1997, Wilson 2004) empêchaient jusqu'à récemment d'utiliser des appareils avec des batteries de longue durée, plus volumineuses. Tous ces éléments sont probablement les raisons du manque de connaissance de la vie aquatique de ces juvéniles (Hazen et al. 2012).

3. Dispersion et plongées dans l'hémisphère Sud

Les phoques et les manchots faisant partie de la plus importante biomasse de l'océan austral, sont donc aussi les plus grands consommateurs de ressources marines. Le comportement de plongée en lien avec leur physiologie est bien étudié (Ponganis 2015). En tant que prédateurs marins supérieurs, leur rôle est indéniable dans le réseau trophique de l'écosystème marin. De par leur position dans ce réseau et leurs capacités à parcourir de

grandes distances dans les 3 dimensions de l'espace aquatique, ils sont considérés comme des espèces « sentinelles » des changements climatiques et océaniques. **Comprendre comment les juvéniles se dispersent après leur indépendance est donc primordial. Seulement peu d'études ont porté sur la dispersion des juvéniles des phoques et des manchots dans l'hémisphère sud,** pour les mêmes raisons évoquées précédemment mais aussi parce que les sites d'études sont plus difficiles d'accès logistiques (antarctique, îles subantarctiques).

Les études déjà réalisées sur les jeunes phoques et manchots montrent que les juvéniles présentent une distribution large dans l'océan austral. La majeure partie des études a porté sur le manchot empereur et l'éléphant de mer du sud (Figure 6). Encore moins d'études rapportèrent le comportement de plongée des juvéniles : 3 seulement chez les manchots et 5 chez les phoques (Table 3, page suivante).

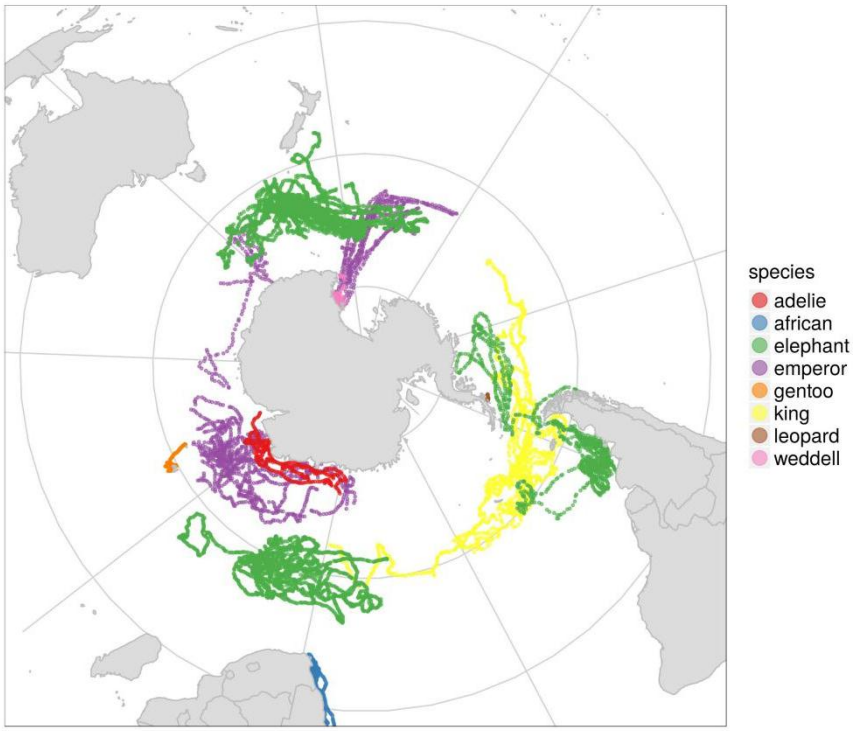


Figure 6 : Carte de dispersion regroupant les trajets digitalisés de 15 études (cf. Table 3) portant sur 8 espèces de juvéniles de première année de phoques et de manchots dans l'hémisphère sud. Trois études présentant des kernels de distribution n'ont pas été inclues (celles de Field et al. 2005 et de Van den Hoff et al. 2002 cf. Table 3).

Table 3 : Revue des études de *tracking/biologging* et de la plongée des juvéniles de manchots et de phoques dans l'hémisphère sud. Les profondeurs sont indiquées en m et les durées en min. Dans la colonne n, est indiqué les tailles d'échantillon, une étoile * signifie que des individus immatures de 2 ans ont aussi fait partie de l'étude. NA (*non available*) lorsque l'information était manquante ou non trouvée. Prof. : Profondeur (m) Dur. : Durée (min)

Espèces	Localisation	Plongées	Prof. Max	Dur. Max	n	Suivi Max	Références
1. Manchots							
Adélie	Oui	non	na	na	7	142	Clarke et al. 2003
du Cap	Oui	non	na	na	5	98	Sherley et al. 2013
Du Cap	Oui	non	na	na	54	60	Sherley et al. 2017
Empereur	Oui	non	na	na	5	120	Kooyman et al. 1996
Empereur	Non	oui	200	4	2	75	Ponganis et al. 1999
Empereur	Oui	non	na	na	6	176	Kooyman et Ponganis 2007
Empereur	Oui	non	na	na	17	189	Wienecke et al. 2010
Empereur	Oui	oui	300	na	6	254	Thiebot et al. 2013
Papou	Oui	non	na	na	6	3.4	Thiebot et al. 2011
Royal	Oui	non	na	na	18	261	Pütz et al. 2014
Royal	Non	oui	220	na	13	738	Enstipp et al. 2017
2. Phoques							
Elephant de mer	Non	oui	271	12	30	176	Hindell et al. 1999
Elephant de mer	Non	oui	416	44.5	16	74	Irvine et al. 2000
Elephant de mer	Oui	non	na	na	7	323	Bornemann et al. 2000
Elephant de mer	Oui	non	na	na	30	179	McConnell et al. 2002
Elephant de mer	Oui	non	na	na	33	175	van den Hoff et al. 2002
Elephant de mer	Non	oui	610	na	44	224	Biuw et al. 2003
Elephant de mer	Oui	non	na	na	65*	308	Field et al. 2004
Elephant de mer	Oui	non	na	na	82*	243	(Field et al. 2005b)
Elephant de mer	Oui	oui	na	37	10*	na	Eder et al. 2011
Elephant de mer	Oui	non	na	na	16	151	Tosh et al. 2012, 2015
Léopard de mer	Oui	oui	95	9.35	1	24	Kuhn et al. 2006
Weddell	oui	non	123	11	36	na	Burns et Castellini 1996
Weddell	Non	oui	118	8	15	90	Burns et al. 1997
Weddell	Oui	oui	418	20	11	na	Burns et al. 1999
Weddell	Oui	oui	678	16	23	165	Burns 1999

G. Objectifs et structure de la thèse

Afin de combler en partie ces lacunes de connaissances, cette thèse se place dans le cadre théorique correspondant aux trois hypothèses précédemment évoquées (dispersion, contrainte et selection) afin d'élucider des questions de recherche relatives à l'ontogenèse de la recherche alimentaire chez les prédateurs marins. Afin d'étudier plus particulièrement le développement du comportement de plongée et d'acquisition de la nourriture, trois modèles d'études ont été choisi parmi les plus grands plongeurs de l'océan austral : les juvéniles de manchots royaux, les juvéniles de manchots empereurs et les juvéniles d'éléphants de mer.

L'ontogenèse des comportements de recherche alimentaire résulte donc d'une interaction entre l'histoire évolutive des espèces, de leurs adaptations, des contraintes liées à leur physiologie, leurs capacités d'apprentissage, de leur qualité phénotypique et de leur environnement.

Pour essayer d'aborder l'ensemble de ces facteurs, la thèse est construite autour de 3 questions qui reprennent dans l'ordre les 3 principales hypothèses :

Dispersion

- Comment les juvéniles dispersent ils en mer après leur indépendance ?
- Quelles sont les causes d'une telle dispersion ?
- Quelles sont les variables environnementales océaniques qui dictent leur orientation et leur navigation ?
- Quels sont les habitats les plus utilisés et les plus favorables ?
- Existe-t'il une ségrégation entre les juvéniles et les adultes ?

Ontogenèse

- Comment évoluent dans le temps les capacités de plongées et de recherche alimentaire des juvéniles ?
- Quels sont les causes de ces changements ?
- Quelle est l'importance de l'apprentissage, de la physiologie et de l'environnement?

- Existe-t'il un lien entre l'évolution des capacités de plongée et leur dispersion ?

Mortalité

- Il y a-t-il de la mortalité détectée des juvéniles et quand arrive-t-elle ?
- Est-ce que la mortalité est due à une différence d'augmentation des capacités de nourrissage ?
- Est-ce que la mortalité est due à des différences de phénotype au départ des individus ?
- Est-ce que des différences d'habitats sont distinguables entre les individus ayant subit de la mortalité ?
- Quelle est l'importance des performances écophysiologiques de la plongée dans la mortalité ?
- Quel est le degré de prédation en mer?

1. Structure de la thèse

La thèse commencera par une synthèse des résultats des articles situés en annexes. La partie des résultats est séparée en trois parties correspondant aux 3 hypothèses, les 3 espèces étant décrites séparément.

Une partie interprétation des résultats cependant comparera les résultats obtenus pour les 3 espèces à la fois.

Enfin une discussion générale reprendra dans l'ordre les 3 hypothèses en mettant les résultats obtenus aux regards d'autres études effectuées sur le sujet. Une dernière partie proposera une interprétation plus historique et phylogénique des comportements observés.

La conclusion générale proposera une synthèse de cette discussion suivie par des perspectives soulevant des idées et des propositions pour une recherche future concernant l'ontogenèse de la recherche alimentaire chez les prédateurs marins plongeurs.

Introduction

"It is a good morning exercise for a research scientist to discard a pet hypothesis every day before breakfast: it keeps him young"

Konrad Lorenz, (1903-1989)

II. Matériels et Méthodes

A. Sites d'études et Océan Austral

Les 3 sites d'études de cette thèse sont situés dans l'hémisphère Sud, dans les Terres Australes et Antarctiques Françaises : l'île de la Possession de l'archipel Crozet (46° 24′41″S, 51°45′22″E), l'archipel Kerguelen (49°20′00″S, 69°20′00″E) et enfin Dumont d'Urville en Terre Adélie (66°39′47″S, 140°00′10″E).

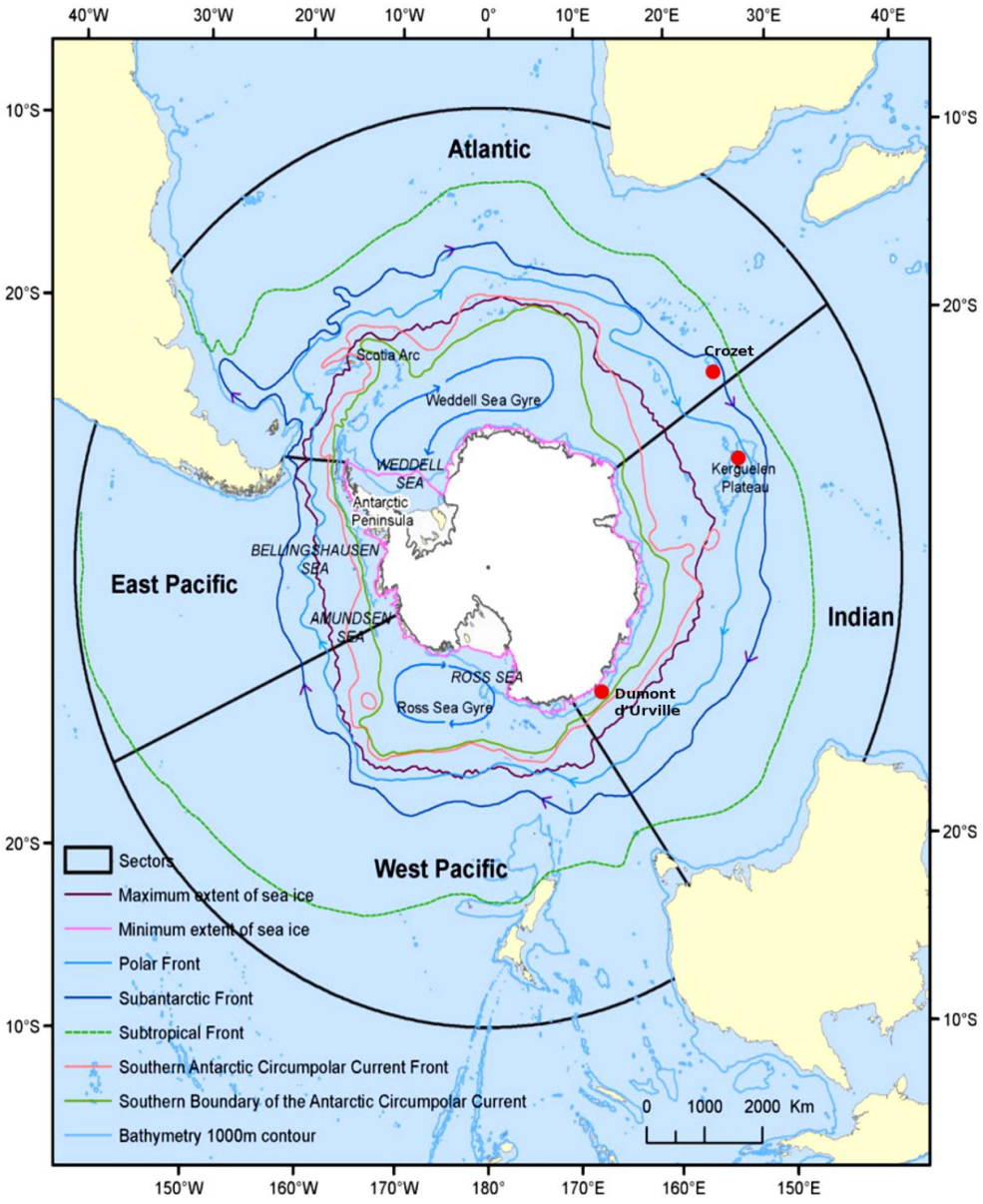


Figure 7 : Les trois sites d'études de la thèse sont indiqués par des points rouges (Modifiée de Constable et al. 2014).

Les sites d'études se trouvent dans l'océan austral qui est centré autour de l'Antarctique et délimité au nord par le Front Subantarctique et au sud par le Front sud du Courant Circumpolaire Antarctique (Figure 7). Le Front Polaire fait partie des fronts océaniques les plus fréquentés par les prédateurs marins (Bost et al. 2009). Au niveau des fronts se forment des systèmes de descente et de remontée d'eau (*upwelling & downwelling*) dus à la rencontre de masses d'eau de densités différentes.

Le courant circumpolaire antarctique (*Antarctic Circumpolar Current*, ACC) est un fort courant traversant l'océan austral d'ouest vers l'est, pouvant atteindre des vitesses atteignant les 0,5 m/s (Figure 8), sa mise en place étant liée aux forts vents d'ouest continus et à l'absence de continent pouvant faire lui faire obstacle.

Les courants qui en résultent interagissent avec les courants des Aiguilles (*Agulhas currents*) au large de l'Afrique, formant des structures à méso-échelle complexes principalement au niveau des fronts et des structures bathymétriques (failles sous-marines, plateaux des îles subantarctiques ou de la limite du continent antarctique) créant ainsi des systèmes de tourbillons de grande ampleur, caractérisés par une forte production primaire et secondaire (Rintoul et Garabato 2013).

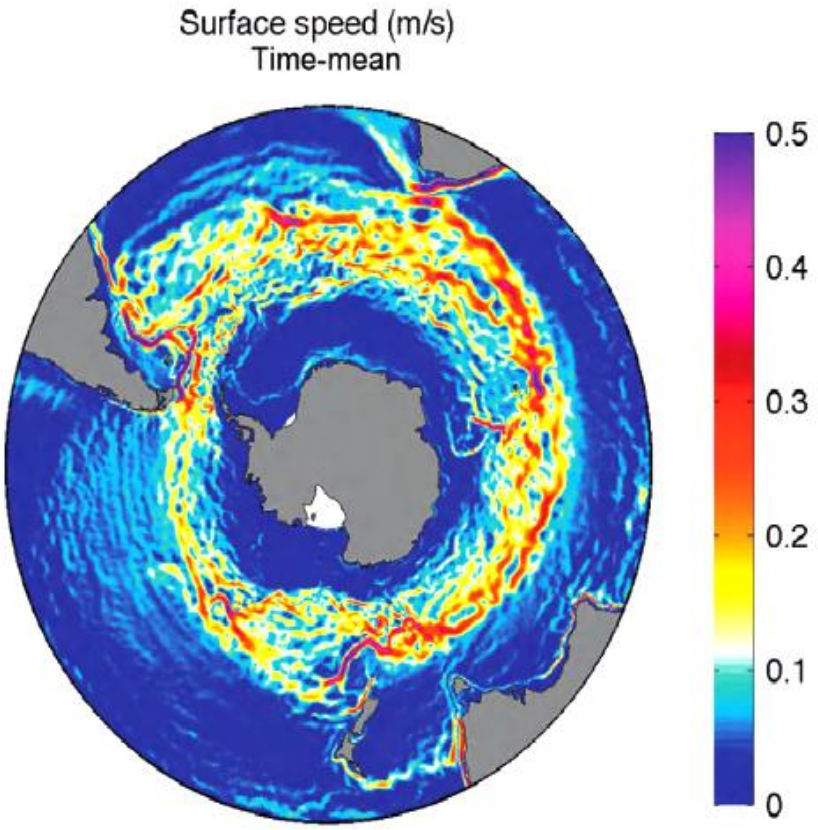


Figure 8 : Moyenne des courants océaniques circumpolaires de l'océan austral calculée sur 5 ans (d'après Rintoul et al. 2013)

Les eaux de l'ACC sont connues pour s'enrichir en fer et en nutriments en rencontrant des bathymétries moins profondes tels que les plateaux associés aux îles océaniques comme celui de l'Ile de Bouvet (54°25′17″S, 3°22′04″E) ou le plateau Del Cano comprenant les Iles de Prince Edouard (46°53′19″S 37°44′08″E) et de Crozet ou encore le plateau de Kerguelen. Ces phénomènes de "plumes" (*island mass effects*, Ardyna et al. 2017) sont alors liés à des zones de fortes productivités en aval du courant (Figure 9).

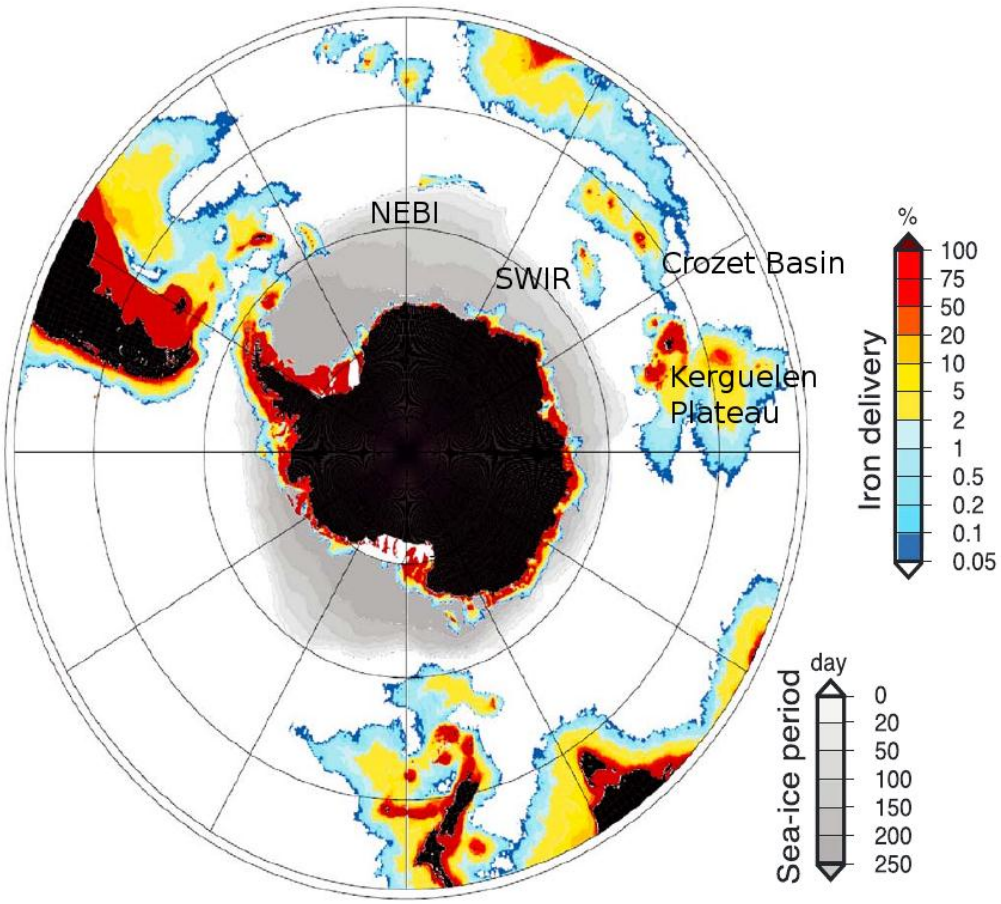


Figure 9 : Zones d'enrichissement en fer avec NEBI : North-East of Bouvet Island, SWIR : Southern-West Indian Ridge. La persistance de la glace de mer est montrée en grisé (d'après Ardyna et al. 2017).

Lorsque l'ACC rencontre des zones de failles sous-marines telles que la Faille Indienne Sud-Ouest (*South West Indian Ridge*, SWIR, Figure 10), des zones dynamiques de tourbillons se forment notamment au niveau de la Zone de Fracture Andrew Bain (*Andrew Bain Fracture Zone*, ABFZ) au niveau du Front Polaire (Durgadoo et al. 2011).

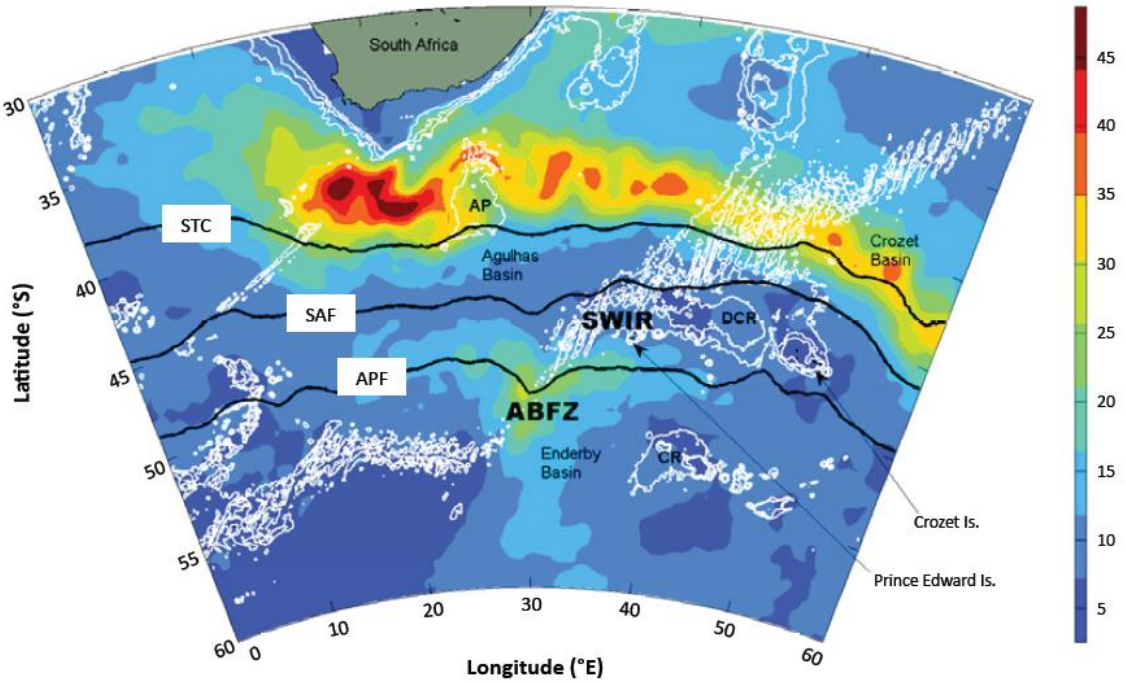


Figure 10 : Secteur Atlantique et Indien de l'Océan Austral, les couleurs correspondent à la hauteur d'eau moyennée sur 13 ans issue de produit satellitaire STC: Front Subtropical, SAF: Front Subantarctique, APF: Front Polaire. SWIR : Faille Indienne Sud-Ouest, ABFZ : Fracture Andrew Bain (d'après Durgadoo et al. 2011).

Enfin, lorsque l'ACC rencontre l'immense plateau de Kerguelen, les courants sont déviés d'une part par le sud remontant à l'est de Kerguelen et d'autre part par le nord créant alors une arrivée d'eau plus chaude aux points de rencontre entre ces deux masses d'eau. Il en résulte d'importants systèmes tourbillonnaires productifs ayant une grande importance pour les prédateurs marins de Kerguelen (Figure 11).

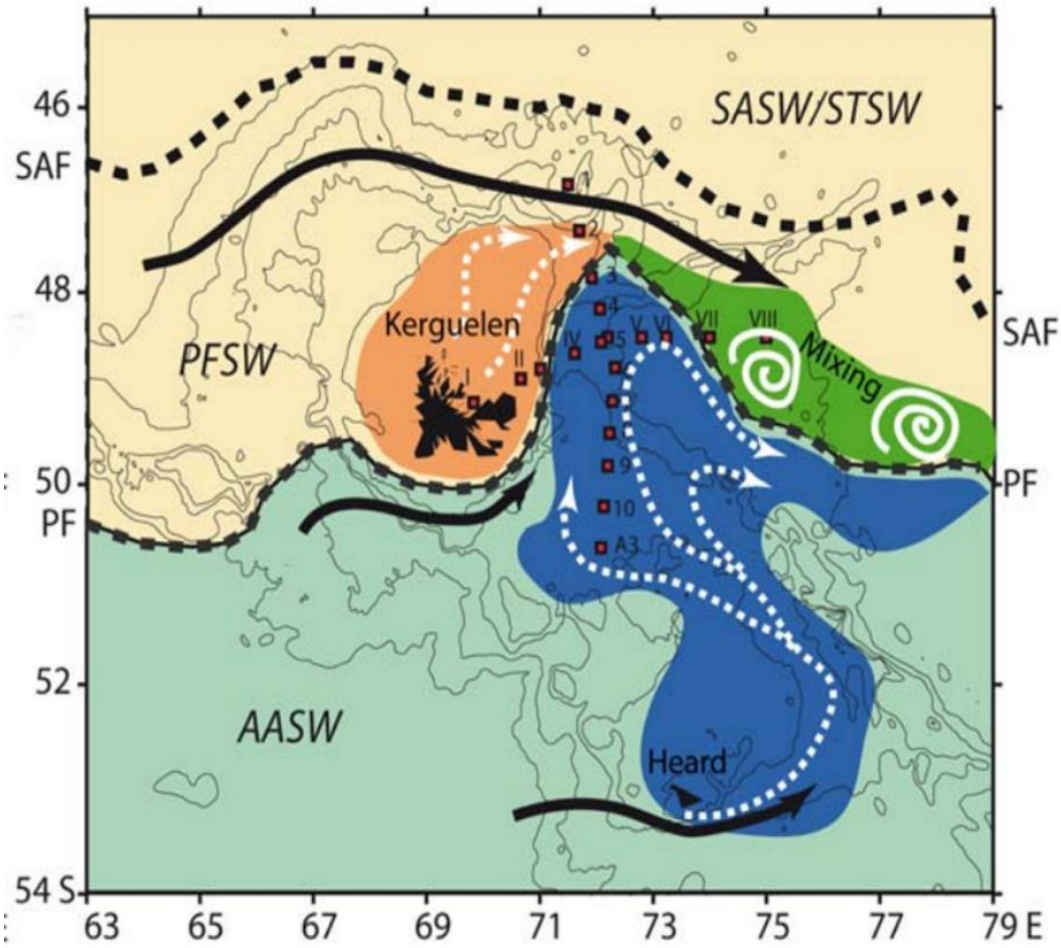


Figure 11 : Les flèches noires représentent le détournement de l'ACC le long du plateau de Kerguelen, les masses d'eau de couleurs différentes se rencontrent à l'Est de Kerguelen, créant des structures tourbillonnaires (en vert). SAF & PF : Subantarctic & Polar Fronts, Antarctic Surface Water (AASW), Polar Frontal Surface Water (PFSW), Subantarctic Surface Water (SASW), Subtropical Surface Water (STSW) (d'après Park et al. 2014).

L'ACC tourne autour de l'Antarctique en direction de l'Est, mais un courant de surface inverse plus froid se situe en bordure du continent antarctique (AASW, Figure 12). L'interaction entre ces deux courants, en plus des effets de *downwelling* ayant lieu plus au nord au niveau des fronts océaniques, créent des courants sous-marins et une structuration des masses d'eau complexe en bordure du continent antarctique. Comme deux énormes tapis roulants, le long de la pente du plateau antarctique se rencontrent alors 2 masses d'eau aux densités différentes créant ainsi une zone turbulente d'eau plus chaude à leur interface au niveau de la pente du plateau antarctique (ASF, Figure 12).

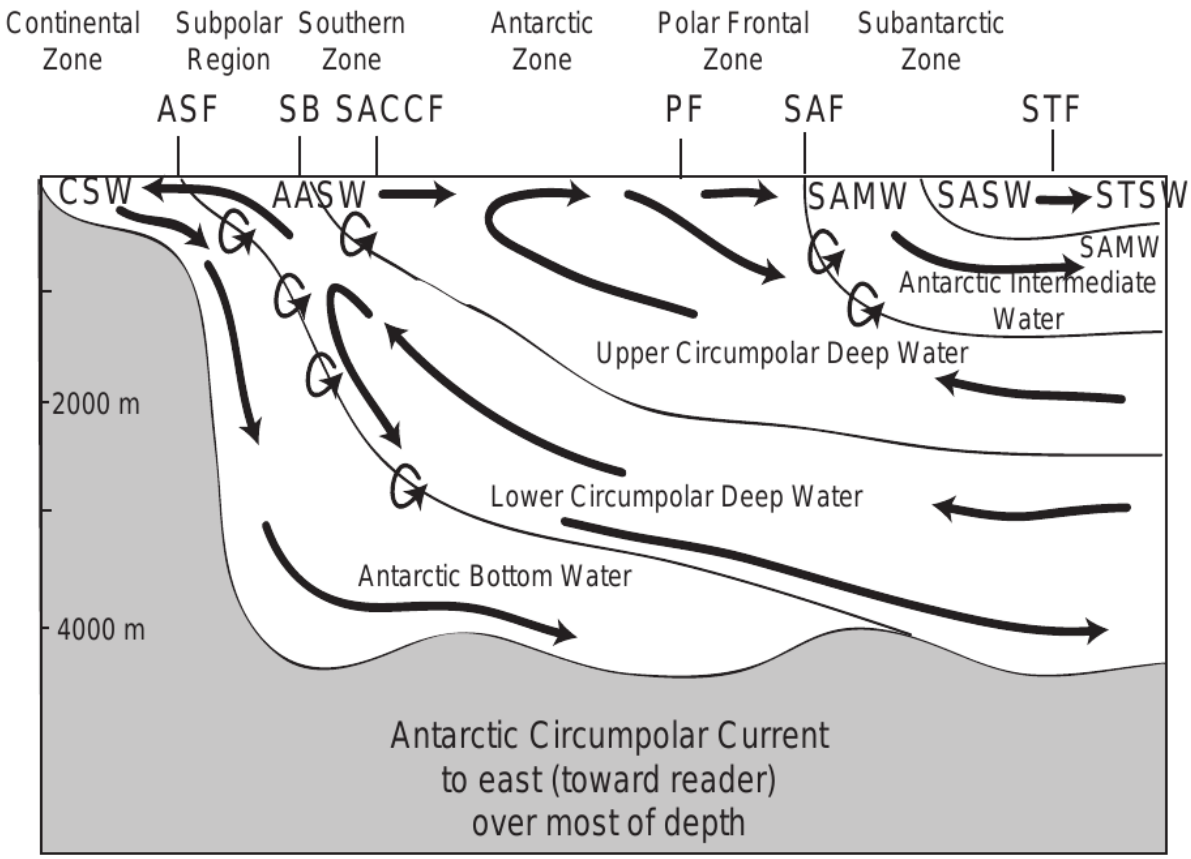


Figure 12 : Section de l'Océan Austral montrant la rencontre des différentes masses d'eau. Continental Shelf Water (CSW), Antarctic Surface Water (AASW), Subantarctic Mode Water (SAMW), Subantarctic Surface Water (SASW), Subtropical Surface Water (STSW), Antarctic Slope Front (ASF), Southern Boundary (SB), Southern ACC Front (SACCF), Polar Front (PF), Subantarctic Front (SAF), Subtropical Front (STF). (d'après Talley 2011).

Dès la fin de l'automne austral, le continent antarctique commence son extension vers les latitudes plus hautes avec une formation de banquise immense pouvant atteindre les latitudes

55°S. La surface d'eau de mer gelée passant de 4 million de km^2 à 20 million de km^2 en septembre (Figure 9, Ardyna et al. 2017).

De tels changements ne sont pas sans conséquences sur la vie marine, les polynies, qui sont des zones d'absence de glace qui se forment sous l'action des vents et/ou des remontées d'eaux plus chaudes locales, deviennent alors des oasis de vie hivernale au sein même de la banquise. A la bordure des glaces, les processus de formation continue des glaces sont associés à des phénomènes de thermoclines inversées. La productivité primaire et secondaire hivernale est alors conséquente en limite de glace .

B. Modèles d'études

Les juvéniles de manchots et d'éléphants de mer du sud sont donc très peu connus. Cependant, ils constituent des modèles d'études de choix : ce sont des espèces longévives avec une phase d'immaturité longue, ils partent indépendamment de leurs parents en mer, ce qui simplifie l'étude des processus d'apprentissages potentiels par imitations et suivis des parents. Ce sont des animaux relativement gros, sont suceptible de mieux supporter le port des balises ayant des batteries avec des durées de vie plus importantes. Ils effectueront leur mue l'année suivante à terre, où les balises fixées à leur départ, se détacheront d'elles-mêmes. Les adultes sont connus pour plonger à des grandes profondeurs, et sont dépendants des conditions océaniques tels que les courants, les tourbillons marins (*eddies*) et aussi les fronts océaniques riches en productivité primaire. Ce sont des grands plongeurs traversant une grande partie de la colonne d'eau ciblant habituellement des zones d'interfaces de température, les thermoclines. Équipés de balises, ces animaux peuvent devenir alors de véritables échantillonneurs des océans et révéler des zones marines d'importances (Williams 1995, Hoelzel 2002).

Les juvéniles sont tout aussi intéressants puisque le peu que l'on connait d'eux a montré qu'ils sont généralement capables d'effectuer des voyages sur de plus grandes distances alors que leur comportement de plongée reste peu connu (Table 3).

Pour toutes ces raisons, nous nous sommes intéressés aux espèces les plus robustes et qui effectuent les plongées les plus profondes à la fois chez les manchots et chez les phoques.

1. Manchot royal

Le manchot royal, est le deuxième plus grand des manchots. Il vit en moyenne jusqu'à environ 20 ans et l'âge de la première reproduction est située entre 3 et 4 ans (Weimerskirch

et al. 1992). Le manchot royal à un cycle de vie particulier puisque sa reproduction dure environ 14 mois (Figure 13). Des reproducteurs qui sont précoces la première année (cycle n) se retrouvent donc en retard la deuxième année (cycle n+1) par rapport aux saisons de production de l'océan austral. Ces reproducteurs tardifs n'ont alors que très peu de chances de réussir leur cycle de reproduction malgré le fait que quasiment tous les reproducteurs tentent malgré tout de se reproduire. Cependant, il peut arriver parfois que pour la troisième année (cycle n+2), des individus adultes ne tentent alors pas de se reproduire et passent alors plusieurs mois en mer (individus nommés 'non-reproducteurs' dans cette thèse). Environ 10% des individus peuvent être considérés comme non-reproducteurs chaque année (Descamps et al. 2002).

Les poussins passent donc environ 9 à 11 mois à terre avant de partir en mer. Pendant l'hiver, ils forment des crèches et ne sont nourris que rarement par leurs parents. Les nourrissages fréquents reprennent qu'à la fin du printemps (octobre n+1). Puis environ 1 ou 2 semaines après la fin des nourrissages, une fois qu'ils ont terminé leur mue en novembre-décembre, les juvéniles partent en mer. Ils ont alors quasiment la taille adulte, et pèsent environ 9 kg au départ (~30% de moins que les adultes). Ils partent pendant un an en mer et ne reviendront à terre que pour muer, parfois sur leur un lieu différent de leur colonie de naissance (Williams, 1995).

Le manchot royal a une distribution circumpolaire, se reproduisant sur la couronne des îles subantarctiques (Géorgie du Sud, Falkland, Marion, Archipel de Crozet, Kerguelen, Heard et Macquarie). La population mondiale est estimée à environ 1 800 000 couples de reproducteurs (Bost et al. 2013) et il est prédit que sa taille diminuera fortement d'ici 2100 du fait du réchauffement climatique et de l'éloignement du Front Polaire de leur site de reproduction (Le Bohec et al. 2008, Péron et al. 2012, Bost et al. 2015, Cristofari et al. 2018).

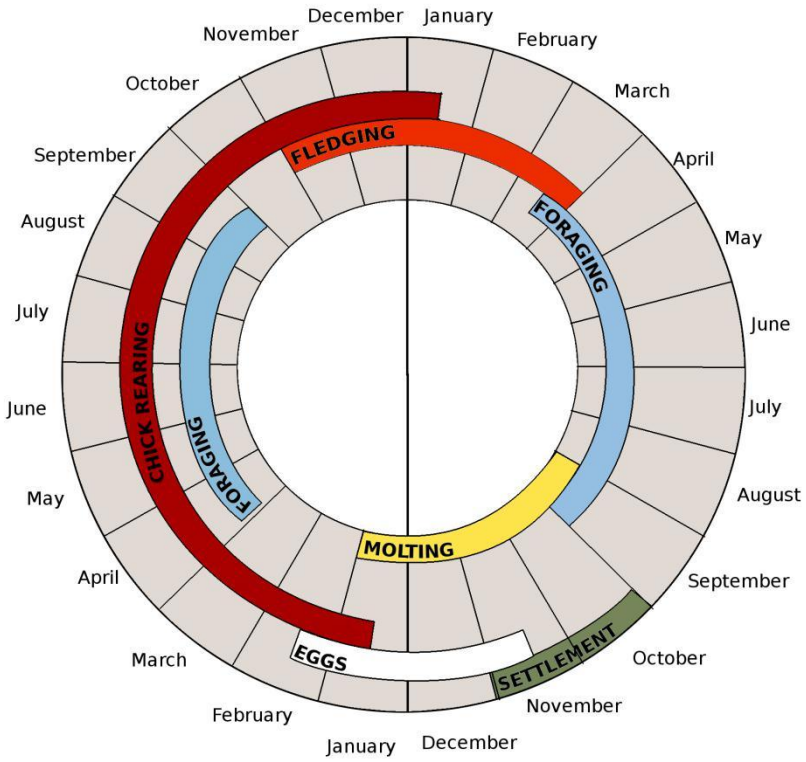


Figure 13 : Cycle biologique du manchot royal (*Aptenodytes patagonicus)* d'après Bost et al. 2013

Le comportement de recherche alimentaire est bien connu chez les adultes et fait l'objet de suivi à long terme à Crozet et Kerguelen. Durant l'été austral, les adultes reproducteurs vont généralement se nourrir au niveau du Front Polaire pour aller chercher de la nourriture pour leur poussin, parcourant ainsi généralement au minimum 600 km (aller-retour) par trajet. Les adultes utilisent alors des courants marins pour se déplacer plus rapidement (Cotté et al. 2007) et passent plus de temps à se nourrir au niveau des *eddies* et de la thermocline à environ 150 m de profondeur (Charrassin et al. 2002). La plongée maximale observée fut de 343 m, pour des durées d'apnée ne dépassant pas le 9.2 min (Charrassin et Bost 2001), et ils effectuent des plongées peu profondes la nuit (<30 m, Shiomi et al. 2016). En hiver, leur comportement est moins connu mais plusieurs études ont montré que des reproducteurs se rendirent à la bordure des glaces dans la zone antarctique (Bost et al. 2004, Pistorius et al. 2017, Cherel et al. 2018).

2. Manchot empereur

Le manchot empereur est le plus grand et le plus lourd des manchots (jusqu'à 42 kg). Il peut vivre jusqu'à 20 ans et l'âge de la première reproduction est de 5 ans en moyenne (Williams, 1995). L'empereur a un cycle de reproduction annuel, et à la particularité d'être le seul animal capable se reproduire au cœur de l'hiver antarctique (Figure 14). Il parvient alors à surmonter des températures atteignant couramment les -30°C et peut résister à des vents catabatiques pouvant atteindre les 250 km/h. Pour faire face à de tels évènements climatiques extrêmes, les empereurs forment des groupes compacts ayant la forme de 'tortues'.

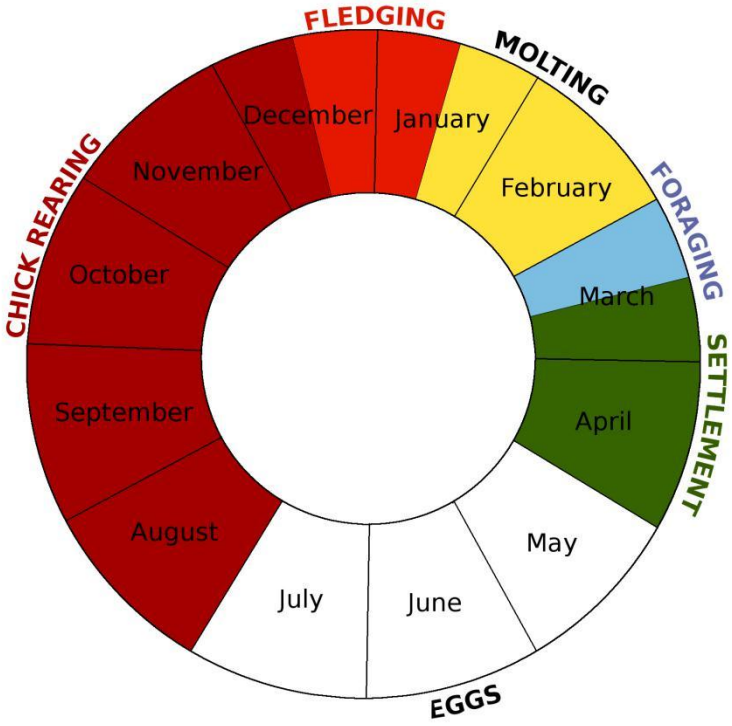


Figure 14 : Cycle biologique du manchot empereur (*Aptenodytes forseteri*), repris de Wienecke et al. 2013

Durant environ les 3 mois précédents leur émancipation, les poussins des empereurs forment des crèches et se font alors nourrir par les deux parents en alternance. Au mois de décembre lors de la débâcle des glaces, leurs poussins achèvent leurs mues et partent en mer. Les parents partent pour leurs voyages alimentaires de pré-mue. Les juvéniles pèsent environ 15 kg à leur départ, ce qui représentent environ 60% du poids des adultes (Prévost 1961).

Situées tout le long du littoral antarctique, 54 colonies différentes ont été répertoriées (Ancel et al. 2017). La population mondiale étant estimée à 238 000 couples (Fretwell et al.

2012), la colonie de Pointe Géologie, de Terre Adélie et celle de l'île de Haswell ont connu un déclin de près de 50% dans les années 1970 (Barbraud et Weimerskirch 2001, Barbraud et al. 2011). La population mondiale pourrait décliner fortement d'ici à 2100, principalement à cause du changement de la dynamique de formation des glaces causé par le réchauffement climatique (Jenouvrier et al. 2014).

Le comportement de la recherche alimentaire des adultes est bien connu et étudié depuis de nombreuses années (Wienecke, 2013). Les empereurs sont d'exceptionnels plongeurs pouvant atteindre les 564 m de fond pour des durées atteignant les 27.6 min (Kirkwood et Robertson 1997). Les adultes pouvant effectuer selon les saisons, soit des plongées peu profondes à l'interface de la glace (Ponganis et al. 2000), soit des plongées au milieu de la colonne d'eau (Zimmer et al. 2008), ou encore des plongées benthiques hivernales (Rodary et al. 2000). Les adultes parcourent de grandes distances pouvant atteindre les 300 km, en marchant et glissant sur la glace pour atteindre des zones de polynies ou la bordure des glaces, sur la pente du plateau continental. Les voyages de pré-mue et de post-mue peuvent s'étaler sur de grandes distances avec des individus parcourant des distances atteignant les 3000 km avant de revenir se reproduire en mars (Kooyman et al. 2004, Zimmer et al. 2008, Gearheart et al. 2014, 2014). Une récente étude montra que des individus non reproducteurs pouvaient en revanche parcourir jusqu'à 9000 km en hiver (Goetz et al. 2018).

3. Eléphant de mer austral du sud

L'éléphant de mer est le mammifère qui présente le plus grand dimorphisme sexuel avec des mâles pouvant atteindre les 6 m de long et 3 tonnes pour des femelles étant de 4 à 6 fois plus petites avec une longueur atteignant les 2.5 m et une masse maximale de 500 kg (Perrin et al. 2009). Les éléphants de mer femelles peuvent vivre jusqu'à environ 23 ans (Hindell et Little 1988) mais chez les mâles reproducteurs l'espérance de vie est plus courte, seulement 4% des mâles reproducteurs arrivent à survivre plus de 9 ans après leur première reproduction (Pistorius et al. 1999). L'âge à la première reproduction est de 4 à 5 ans chez les femelles et de 9 à 10 ans chez les mâles.

Les éléphants de mer passent 90% de leur temps en mer et ne reviennent que deux fois à terre : pour se reproduire entre le mois d'août et d'octobre et pour muer entre le mois de janvier et février (Figure 15).

A la naissance les petits pèsent entre 30 et 40 kg et sont nourris par leur mère environ 22 jours, ils atteignent alors une masse de 120 kg en moyenne. Ils sont ensuite livrés à eux-

mêmes, et pendant cette période, pouvant durer de 4 à 8 semaines, les petits jeûnent et effectuent leur mue. Les jeunes partent se baigner et effectuer quelques plongées peu profondes pendant quelques heures avant de revenir à terre. Au moment du départ en mer à la fin du mois de décembre les petits pèsent en moyenne 80-100 kg (Arnbom et al. 1993).

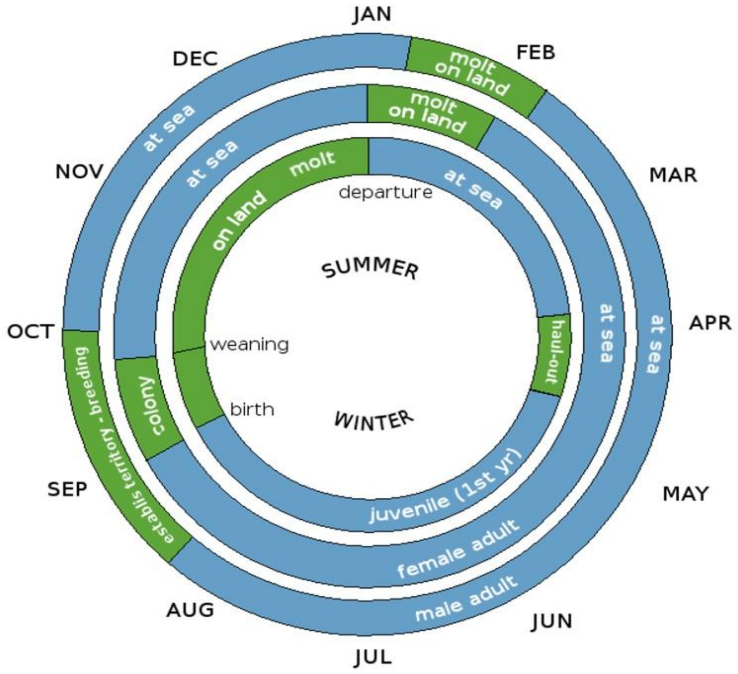


Figure 15 : Cycle biologique de l'éléphant de mer du sud (*Mirounga leonina*), complété de la figure tirée du site internet SEaOS (2016).

L'éléphant de mer a une distribution circumpolaire, répartie en 4 populations de tailles différentes : Géorgie du Sud (400 000 individus), l'archipel des Kerguelen (220 000 individus), l'île Macquarie (76 000 individus) et la péninsule de Valdès en Argentine (42 000 individus). La taille totale de la population est estimée à environ 700 000 individus (McMahon et al. 2005). La population de Kerguelen fut en déclin pendant nombreuses années et s'est maintenant stabilisée, la population de Macquarie en revanche continue son déclin, la population de Géorgie du sud est stable depuis plusieurs années et la population de Valdès est en augmentation (Hindell et al. 2016). L'hypothèse principale expliquant de telles variations étant la disponibilité de la ressource comme étant le facteur le plus limitant (McMahon et al. 2005) se traduisant par une réduction du taux de survie des juvéniles ou des femelles.

Le comportement de recherche alimentaire chez les éléphants de mer est bien connu et étudié depuis des années. En mer, ils plongent continuellement (Hindell et al. 1992), alternant

des plongées d'une durée moyenne comprise entre 20 et 30 minutes. Les plongées ont une profondeur moyenne de 550 m mais des profondeurs de 800 m sont souvent observées (max. 2165 m chez un mâle, McIntyre et al. 2010). Durant leur voyage les éléphants de mer parcourent des milliers de km s'étendant de 40°S jusqu'à la bordure du continent Antarctique. A Kerguelen, les juvéniles et les femelles vont principalement se nourrir en milieu pélagique au niveau de la zone subantarctique mais certaines femelles vont jusqu'à la zone marginale des glaces (Biuw et al. 2007, Bailleul et al. 2010). Les mâles en revanche sont plus associés aux pentes du plateau de Kerguelen et du plateau Antarctique (Bailleul et al. 2010).

C. Suivi comportemental par biologging

Deux balises utilisées dans la thèse étaient des "acrchival tags" puisqu'elles enregistrent des données comportementales et environnementales et envoient un échantillonnage sous la forme résumée par satellite. En plus de ces données, une position Argos était aussi envoyée par satellite. Une balise supplémentaire fut installée sur les juvéniles d'éléphants de mer, une balise spot permettant uniquement l'envoi de localisation Argos. Toutes ces balises furent construites par la compagnie américaine *WildeLife Computers.*

- **Les balises SPLASH pour les juvéniles de manchots *Aptenodytes***

Pour augmenter la durée du suivi et économiser de la batterie, les balises SPLASH (Figure 16) ont été paramétrées pour enregistrer et émettre qu'1 jour sur 3 selon deux modes. Les plongées inférieures à 20 sec et inférieures à 2 m ne furent pas enregistrées. Deux modes d'enregistrement ont été utilisés.

Un mode "*behaviour"* enregistrant les successions de profondeurs de plongées à une résolution de 1 Hz, synthétisant l'information à l'échelle de la plongée en envoyant par satellite, les profondeurs maximales, la durée de la plongée et la durée de surface associée.

Un autre mode "*histograms*" qui synthétise les données selon 14 classes par tranches de 4 heures, pour 4 variables différentes : (1) un nombre de plongées par classes de profondeur (2) un nombre de plongées par classes de durée de plongée (3) un pourcentage de temps passé par classes de profondeur (TAD) (4) un pourcentage de temps passé par classes de température (TAT). Les balises furent aussi paramétrées pour émettre les données de plongée uniquement tous les 3 jours pendant 18 heures, avec une localisation par heure.

Figure 16 : Issue du site de *Wildlife Computers*. Les balises SPLASH (109x32x26 mm) pèsent 109 g avec une antenne de 160 mm et enregistrent les positions Argos, la profondeur et durée de plongée, les durées de surface et la température. Cette balise était disposé dans le bas du dos des manchots.

Figure 17 : Issue du site de *Wildlife Computers*. Les balises SCOUT-DSA (86x85x29 mm) pèsent 191 g avec une antenne de 200 mm et enregistrent les positions Argos, la profondeur de plongée, les durées de surface et la température. De plus un accéléromètre enregistre la position du corps de l'animal dans les 3 dimensions de l'espace. Cette balise était disposée sur la tete de l'élephant de mer.

- **Les balises SCOUT-DSA pour les juvéniles d'éléphants de mer austral**

Ces balises ont été disposés sur le dessus de la tête des juvéniles. Pour augmenter la durée du suivi et pour économiser les batteries, les balises SCOUT (Figure 17) ont été paramétré pour enregistrer qu'une seule plongée toutes les 2 heures, tous les jours. Les plongées considérées furent celles avec un temps de surface supérieure à 60 sec, et de profondeurs supérieures à 15 m. La résolution des capteurs de pression était de 1 Hz et celles des accéléromètres de 16 Hz. Les données sont ensuite traitées à bord par un algorithme simplifié et envoyées par satellite sous la forme de résumé par plongée délimité en 5 segments (Figure 18). Les paramètres envoyés furent : profondeurs maximales, durées du segment, effort de nage, taux de tentatives de capture de proies, vitesses (la description complète des méthodes d'estimation de ces paramètres se trouve en Annexe 4).

L'identification des tentatives de captures de proies était possible grâce à l'accelerométrie qui positionne l'animal selon les 3 axes de l'espace. Chaque axe est filtré par un filtre passe-bande de façon à s'afranchir de la composante lié au movement de déplacement de l'animal. Chaque axe est ensuite réduit de 16Hz à 1Hz, en prenant l'écart type des valeurs de chaque axe. L'identification des tentatives de proies se fait lorsqu'une acceleration est detéctée sur les 3 axes de façon simultanée. Un « pic » d'acceleration (Figure 18) est alors interprété comme résultant d'un mouvement brusque de la tête de l'animal et probablement associé à une tentative de capture de proie (Cox et al. 2017).

L'effort de nage fut aussi estimé grâce aux données de l'acceleromètre mais uniquement selon l'axe latéral (droite-gauche). Cette fois ci les pics de hautes fréquences sont supposés être liés au mouvement de queue de l'animal. Le signal d'accelerométrie fut aussi traiter avec un filtre passe-bande et la somme des « pics » représente alors le nombre de coup de nageoire que l'on considère comme étant un indice de l'effort de nage effectué (Cox et al. 2017).

Les différences de profondeurs entre chaque point d'inflexion ainsi que le temps passé entre chaque point a enfin permis l'estimation des vitesses de déplacement le long de 5 segments (Figure 18). Les méthodes appliquées pour traiter le signal de l'accéléromètre à bord de la balise étaient simplifiées pour pouvoir économiser les batteries.

Afin de vérifier si les données envoyées correspondaient aux données enregistrées en haute résolution à bord de la balise, 9 balises des juvéniles ont pu être récupérées au retour de leur premier voyage et analysées (cf Cox et al 2017, Annexe 4) pour une étude comparative (Figure 18).

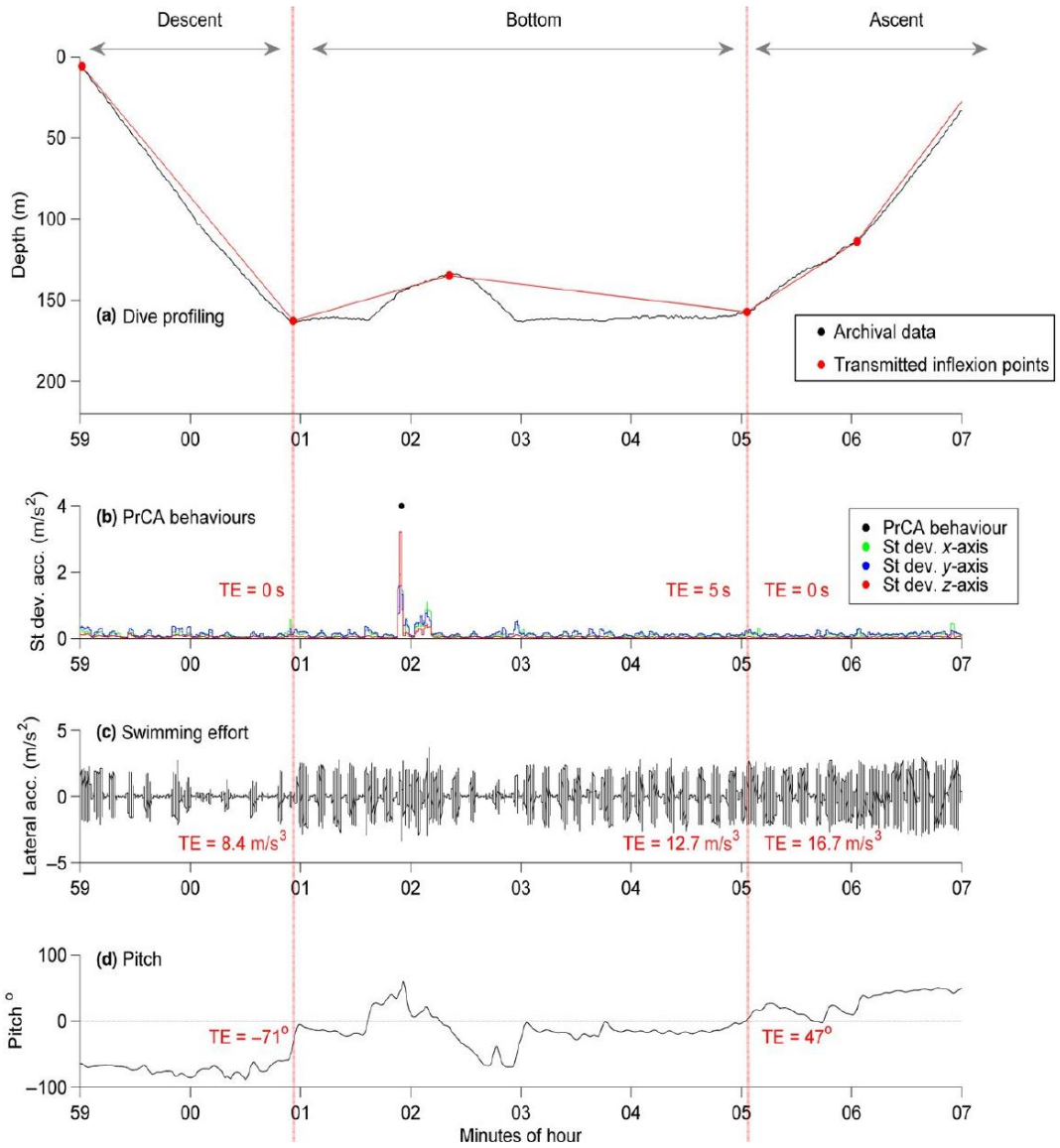


FIGURE 2 Overview of DSA tag data measurements from one example dive, illustrating the high resolution archives prior to summarising for comparison to segment abstractions from transmitted data. Red dotted partitions from left to right correspond to descent, bottom and ascent dive phases. From top to bottom: (a) depth measurements from archival data in black and reconstructions from transmitted inflection points in red (determined via brokenstick models (BSMs), and used in estimations of inflection depths, phase durations and vertical speeds), (b) standard deviations in acceleration from archival data along the three axes (green = *x*, blue = *y* and *z* = red)—black markers show identified prey catch attempt (PrCA) behaviours, (c) filtered lateral (*y*) accelerations from archival data showing stroke amplitudes and rates (used to estimate swimming effort) and (d) pitches from archival data. Red text (b:d) indicates corresponding transmitted estimates (TEs) for each dive phase

Figure 18 : Schéma représentant les données issues des balises équipées sur des juvéniles d'élephant de mer. La comparaison entre les données hautes résolution (noir) qui ont pu être récupérées en déséquipant les juvéniles après leur retour, avec les données envoyées par satellite (rouge) fut concluante. L'accélération brutale sur les 3 axes permet la détection d'une tentative de capture de proies associée à un mouvement de la tête (b), alors que l'accélération sur l'axe latéral (c) permet la détection de coup de nageoires permettant la propulsion de l'individu. Malgré la basse résolution des données envoyées par satellite il est possible de reconstruire en partie le comportement effectués par les juvéniles (d'après Cox et al. 2017).

Les conclusions principales de l'étude de (Cox et al. 2017, Annexe 4) sont les suivantes :

- Les balisent envoyèrent environ 50 % des données enregistrées
- Les corrélations entre les 2 jeux de données (haute et basse résolution) étaient généralement bonnes (R^2 ~ [0.4-0.9]) mais dépendaient des phases de pongée (descente, fond, et remontée)
- Les taux de captures de proies transmises étaient généralement plus hauts, mais la corrélation était plus forte en phase de fond de la plongée (R^2=0.65)
- L'effort de nage était moins biaisé en phase de descente et en remontée (R^2=0.86)
- Très peu de variations des biais furent observées entre les 9 individus.

- **Les balises SPOT pour les juvéniles d'éléphants de mer austral**

Les juvéniles d'éléphants de mer ont aussi été équipés de balise SPOT qui fut disposée sur le dos des animaux (Figure 19) permettant ainsi d'avoir un suivi supplémentaire de leur suivi. Ces balises consomment moins d'énergie car elles ne font qu'envoyer les positions satellite. L'objectif de ce double équipement était de pouvoir récupérer les balises aux retours des juvéniles si la balise DSA tombait en panne, mais surtout de conclure à la mort de l'individu si les deux balises s'arrêtaient en même temps. Les deux balise SPOT est DSA étaient reglé selon la même horloge, et nous avons considéré que les arrets étaient synchrone si le temps écoulé entre l'arret des deux balises était inférieure à 72 h.

Figure 19 : Issue du site de Wildlife Computers les balises SPOT (72×54×24 mm) pèsent 191g avec une antenne de 200 mm et n'envoient que les positions Argos. Cette balise dut disposée sur le dos des juvéniles d'éléphant de mer.

D. Equipement et échantillonnage

Tous les juvéniles furent capturés aléatoirement à la colonie d'origine, le seule critère à leur capture étant qu'ils devaient avoir fini leur mue. Dans le cas des éléphants de mer, la capture fut associée à une injection de 0.1 à 0.3 ml de Zoletil permettant l'anesthésie partielle du petit. Pour chaque individu des mesures biométriques et une pesée furent effectuées.

Dans le cas des manchots les balises furent accrochées dans le bas du dos au niveau des plumes à l'aide de scotch Tesa et de colle Loctite. Pour les éléphants de mer la balise fut collée avec de la pâte marine combinée avec de l'Araldite. La durée de manipulation était de moins de 15 min chez les manchots et 30 min chez les éléphants de mer.

Pour les juvéniles d'éléphants de mer, la balise SCOUT-DSA associée d'un accéléromètre fut posée sur la tête de l'animal alors que la balise SPOT était située sur le dos.

Le poids des tags représentait mois de 1 % des animaux et toutes les manipulations furent en accord avec le Comité d'Ethique et Scientifique de l'Institut Polaire Français Paul Émile Victor (IPEV), dans le cadre des programmes 109 et 397 du CNRS de Chizé.

Table 4 : Taille d'échantillonnage. *Chez les éléphants de mer la taille correspond du bout de la queue au museau alors que chez les manchots elle correspond à la mesure de l'aileron droit ** chez les manchots le sexe n'a pas pu être identifié à cause de problèmes de logistiques.

espèces	date équipement	site	n	masse (kg)	taille* (cm)	sexe
Manchot royal	nov-13 & 14	Crozet	17	8.9±2.5±	31.8±1.2	Non dispo**
Manchot empereur	nov-13	Dumont d'Urville	15	12.4±2.5	33.4±1.4	Non dispo**
Éléphant de mer	déc-14	Kerguelen	20	79.9±17.7	139.1±10.6	10♂ 10♀

E. Traitement des données

Une partie seulement des méthodes utilisées figurent dans cette section, le lecteur est invité à se rendre dans les articles en Annexes pour avoir plus de détails. Tous les traitements et les analyses des données ont été effectués à l'aide du logiciel libre R (3.4.4, R Core Team 2018).

1. Corrections des trajectoires et des courants

L'ACC est donc une composante importante de l'Océan Austral tant au niveau abiotique que biotique. Il est donc important de comprendre et décrire comment les juvéniles de prédateurs plongeurs réagiront à son influence. Une méthode décrite par (Gaspar et al. 2006)

permet d'étudier l'influence des courants en soustrayant les vitesses et les directions des courants aux trajectoires des individus. Les différences de vitesses et d'angles obtenues entre ces nouvelles trajectoires "corrigées" et celles des courants sous-jacents, permet alors de quantifier l'influence des courants rencontrés et de décrire des stratégies d'orientation et de compensation des individus.

En reprenant la logique de Gaspar et al. (2006), la vitesse observée (ou résultante) T d'un animal peut être décomposée en deux (Figure 20) :

$$T = H + C$$

Avec H la vitesse de nage propre de l'individu et C la vitesse du courant sous-jacent.

Afin de récupérer l'information d'orientation pour chaque vitesse, nous pouvons alors considérer une vitesse comme étant la norme de deux vecteurs : un horizontal u et un vertical v, ce qui donne : $T=u_t+v_t$, $H=u_h+v_h$ et $C=u_c+v_c$

Décomposée en vecteurs horizontaux et verticaux, l'équation précédente devient alors :

$$\begin{cases} u_t = u_h + u_c \\ v_t = v_h + v_c \end{cases}$$

Pour retrouver la vitesse propre d'un individu et son orientation initiale (*heading*) à un instant donné on peut retirer les composantes du courant à la composante de la trajectoire observée :

$$\begin{cases} u_h = u_t - u_c \\ v_h = v_t - v_c \end{cases}$$

La norme des vecteurs obtenus H (u_h, v_h) est le *Heading* correspondant à l'orientation et la vitesse de l'animal sans l'influence du courant, le vecteur T (u_t, v_t) étant alors la Trajectoire *résultante* avec l'effet des courants c'est à dire l'orientation et la vitesse réelle observée.

Plusieurs cas de figures peuvent alors se présenter (Figure 21). S'il y a une différence d'angles et de vitesse entre le *Heading* H (u_h, v_h) et le courant C (u_c, v_c) cela signifie que soit l'animal s'est orienté dans le courant (A et B, Figure 21), soit il y a fait face (H, Figure 21). L'animal peut aussi se trouver selon un continuum de positions intermédiaires en se trouvant plus ou moins de côté avec le courant (la technique qui correspond à "tirer des bords", Figure 21 C à G).

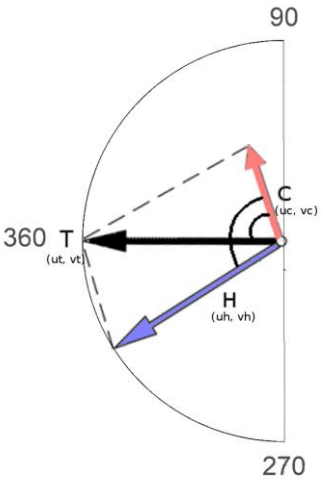


Figure 20 : Schéma décrivant la vitesse et l'orientation observées T d'un individu comme étant la résultante de son orientation et vitesse initiale H et celle du courant sous-jacent C. Chaque vecteur T, H ou C sont eux décomposés en vecteurs horizontaux u et verticaux v. De faibles angles obtenus entre H et C signifient une orientation initiale (*Heading*) dans le sens du courant.

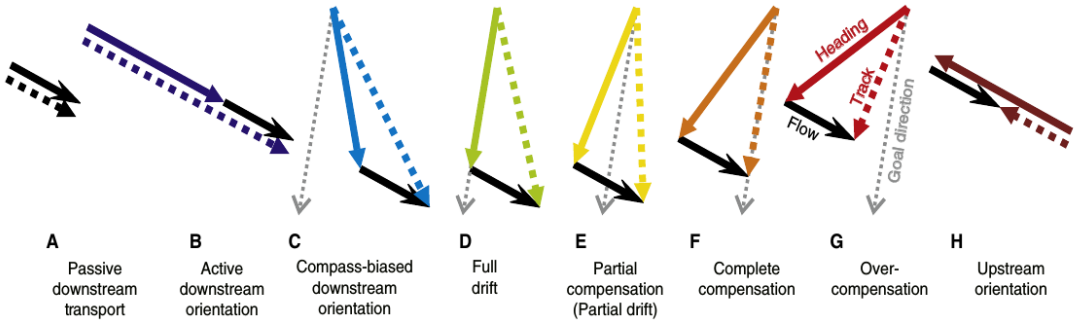


Figure 21 : Ensemble des stratégies possible d'interaction des trajectoires et des *headings* avec les courants (d'après Chapman et al. 2011)

L'angle entre la résultante T (u_t, v_t) et celui des courants C (u_c, v_c) permet de plus de voir s'il y a effectivement eu une compensation ou non. Des angles situés entre 270° et 90° étant des trajectoires résultantes dans le sens du courant et les angles entre 90° et 270° étant des trajectoires résultantes opposées au sens du courant.

2. Estimation de la limite aérobique de la plongée

Le passage d'un métabolisme aérobique à un métabolisme anaérobique lors de la plongée est couteux pour l'organisme. L'animal devra alors passer plus temps en surface à récupérer après une plongée afin d'éliminer l'acide lactique s'étant accumulé dans le sang. En suivant la

méthode de Kooyman (1980), il est possible à partir de données de plongées comportementale d'estimer une durée limite audelà de laquelle il y a de forte chance que l'organisme de l'animal plongeur considéré passe en anaérobie. Pour estimer cette limite il suffit de mettre en relation les temps de récupération en surface (*Post Dive Intervals*, PDIs) en fonction de la durée de plongée. La limite aérobique comportementale (*behaviour* ADL, bADL) correspond alors au point de changement abrupte des pentes de la relation, lorsque les temps de surface augmentent de façon exponentielle. Ce changement est déterminé visuellement sur le graphique (Figure 22).

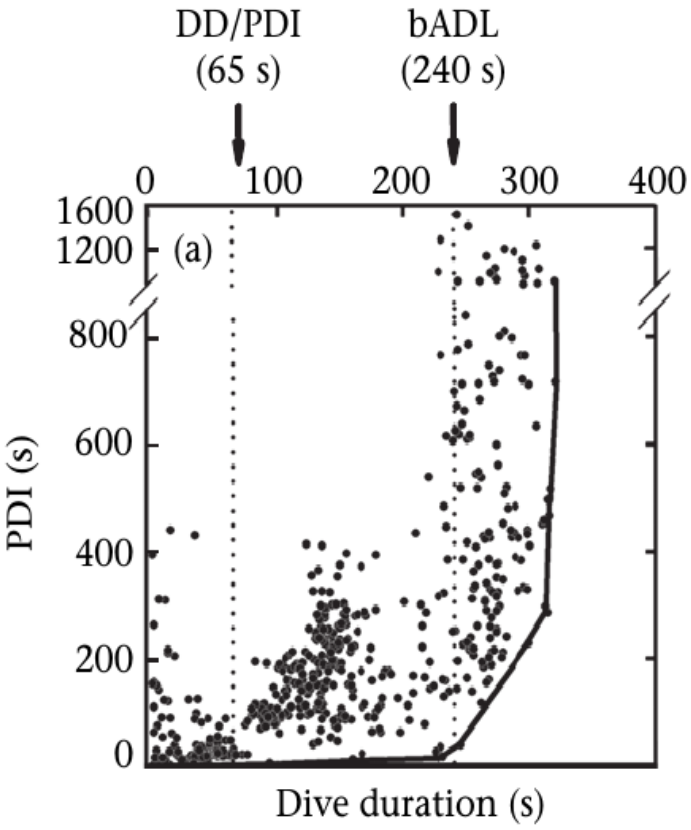


Figure 22 : La limite bADL estimée chez le cormoran de Kerguelen (*Phalacrocorax verrucosus*) est de 240 secondes (d'après Cook et al. 2008).

3. Plongées de dérives passives chez les Éléphants de mer

Chez les éléphants de mer, la flottabilité d'un individu est en majeur partie déterminé par sa composition corporelle c'est à dire le ratio entre les lipides et les muscles (Biuw et al. 2003). Les éléphants de mer effectuent des plongées de dérives durant lesquelles ils se laissent aller passivement dans la colonne d'eau (Crocker et al. 1997). Ces plongées correspondent probablement des phases de repos ou de digestion des individus, qui se mettent

alors sur le dos et généralement descendent lentement en spirale, n'effectuant plus aucuns mouvements (Figure 23, Mitani et al. 2009). La vitesse de descente durant ces plongées de dérives passives est alors directement affectée par la proportion de lipides de l'individu : plus un individu est gras et plus il aura tendance à descendre lentement le long de la colonne d'eau. La série temporelle de ces changements de vitesses effectués durant ces dérives peut donc permettre de reconstituer l'évolution du changement de la flottabilité des individus, considérée comme un indice de la condition corporelle (Biuw et al. 2003).

L'ensemble des critères permettant l'identification de ces plongées sont décrit en détail en Annexe 3. Ils correspondent à une combinaison des critères appliqués dans les travaux de Biuw et al (2003) et de Gordine et al. (2015) avec en plus des critères plus restrictif permis par les données d'accéléromètrie : (1) une absence de tentatives de captures de proies (2) un effort de nage (mouvement sur l'axe latéral) faible. L'ensemble des critères utilisés permettent de repérer les plongées de dérives passives, exprimées sous la forme d'une vitesse en m/s. Une vitesse négative correspond à une flottabilité négative (une tendance à plonger durant la dérive) et *vice versa*.

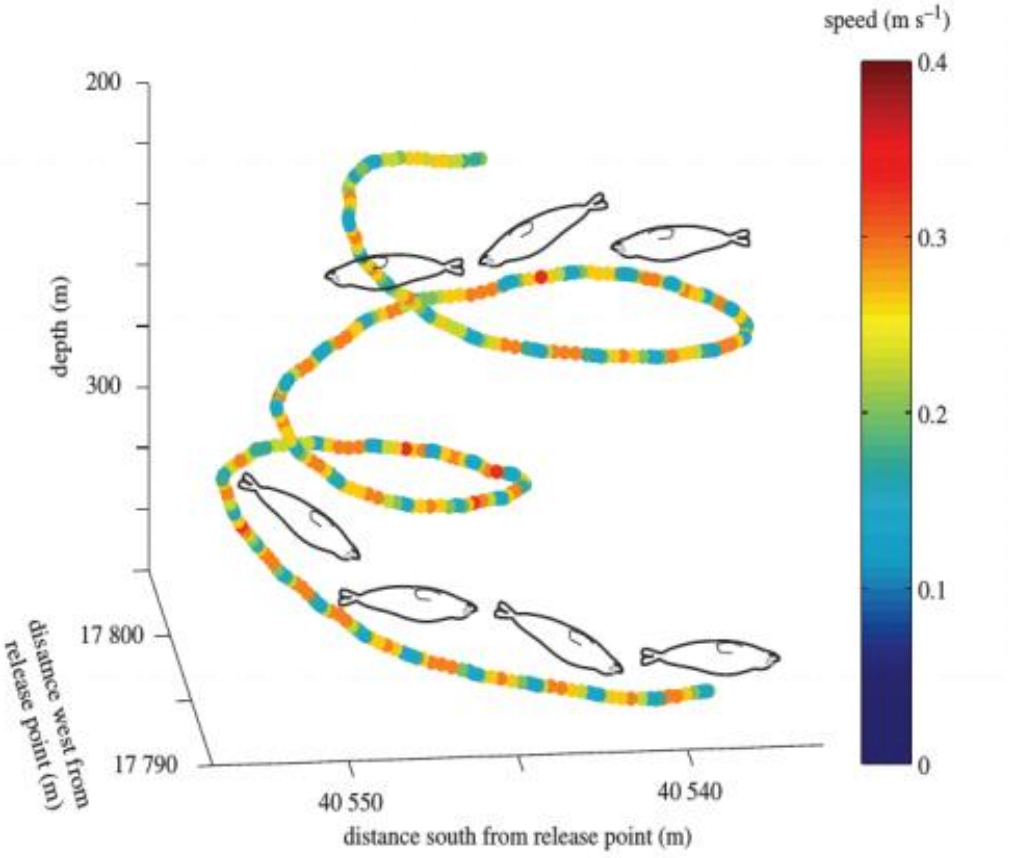


Figure 23 : Exemple des vitesses de descente le longée d'une plongée de dérives passive chez un éléphant de mer du nord (*Mirouanga angurostris*) (d'après Mitani et al. 2009).

4. Nycthémères

Pour associer chaque plongée effectuée par les animaux au moment de la journée (Jour, Crépuscule et Nuit) nous avons calculé l'angle solaire correspond à la date avec le package *maptools* (Bivand et al. 2017) selon la définition nautique (12° sous l'horizon pour la fin du crépuscule/aube).

F. Données environnementales

- **Données satellitaires Copernicus**

Les données environnementales ont été téléchargées sur le site européen Copernicus Marine Service Information: http://marine.copernicus.eu/, via le logiciel R et le code python gratuitement fourni par Copernicus (motu-client v1.0.8.py)

Les variables environnementales utilisées sont les suivantes :

- Température d'eau de Surface en °C (SST)
- La profondeur de la couche de mélange en m (MLD)
- La concentration en Chlorophylle A en mg/m^3 (CHLA)

Les produits utilisés pour la SST et MLD étaient des sorties de modèles calibrées avec des données observationnelles Global Ocean Physics Analysis and Forecast product (http://cmems-resources.cls.fr/documents/PUM/CMEMS-GLO-PUM-001-024.pdf) à un 1/12° de résolution spatial et une résolution temporelle journalière.

Pour la CHLA les mesures satellites sont rares du fait de la couverture nuages dans l'océan austral principalement en hiver (Rohr et al. 2017). Nous avons donc utilisés les sorties de modèles Global Ocean Biogeochemistry Analysis and Forecast product (http://cmems-resources.cls.fr/documents/PUM/CMEMS-GLO-PUM-001-014.pdf) définit à 1/2° de résolution spatiale et à une résolution temporelle définie à la semaine

- **Fronts et courants océaniques Aviso**

Les positions de fronts furent estimées à partir des données des signatures spécifiques de hauteurs d'eau (SSH, Venables et al. 2012). Les données de SSH furent téléchargées sur le site Aviso (http://www.aviso.altimetry.fr) à une résolution of 1/4° et à une résolution journalière. Deux produits ont été téléchargés : MADT (Mean Absolute Dynamoc Topography datasets) et MSLA (Mean Sea Levels Anomalies).

Les vitesses des courants étaient décomposées en deux vecteurs horizontal u et vertical v et furent utilisées pour calculer soit l'Energie Cinétique des Eddies (cm^2/s^2) : EKE=(u²+v²)/2 avec le produit MSLA ou l'Energie Total Cinétique (cm^2/s^2) : TKE=(u²+v²)/2. Ces deux indices permettent d'identifier les zones océaniques les plus dynamiques ainsi que leur degré de variabilité (e.g. Juza et al. 2016).

- **Données bathymétriques**

Les données ETOPO1 (http://www.ngdc.noaa.gov/mgg/global/global.html) furent téléchargées, extraites et utilisées pour les fonds de cartes à l'aide du package *marmap* (Pante et al. 2017).

- **Données de Glaces**

Les données journalières de l'étendue des glaces furent estimées à partir de données de concentration de glace du satellite Advanced Microwave Scanning Radiometer (AMSR-2) à une résolution de 6.25 km (University of Bremen, http://www.iup.physik.unibremen.de:8084/amsr/amsre. html). La limite nord des glaces fut définie selon un pourcentage de couverture supérieur à 15% (Stammerjohn et Smith 1997).

G. Statistiques

Une petite partie des statistiques utilisées sont expliquées ici, le lecteur est invité à se rendre en Annexes pour avoir les détails des méthodes.

Toutes les moyennes sont données +/- l'écart type sauf s'il en est spécifié autrement. Le niveau de significativité des *pvalues* est fixé à 0.05.

- **Habitats utilisés**

A une échelle journalière, nous avons utilisés les ralentissements des vitesses de déplacements des individus comme un indice de temps passé en nourrissage pour les deux espèces de manchots (e.g. Trathan et al. 2007). Dans le cas des éléphants de mer nous avons pris les changements de vitesses effectués pendant les dérives passives comme un indice de changement de condition corporelle et donc de succès de pêche (e.g. Biuw et al. 2007). Afin de déterminer les variables océaniques ayant le plus d'influence sur ces indices de recherche alimentaire nous avons utilisé des Modèles Généralisé à Effet Mixtes (GAMMs, R package mgcv, Wood 2006) avec des *smoothers* appliqués aux covariables environnementales. Pour

tenir compte des mesures répétées par individus les individus ont été ajoutés en facteur aléatoire. De plus une structure *corAR1* a été ajoutée ainsi qu'un paramètre d'interaction entre les positions journalières afin de prendre en compte à la fois l'autocorrélation spatiale et temporelle inhérente aux données télémétriques.
Dans chaque cas des modèles par saison ont été construit et chaque variable environnementale a été testée à l'aide d'une sélection de model dite en « *steps backward* » en utilisant des Test de Ratio de Vraisemblance (LRT, Zuur et al. 2009).

- **Statistiques Circulaires**

Les statistiques circulaires permettant de comparer les angles des directions des trajectoires et des courants, ainsi que leur distribution et leur moyenne ont été réalisé avec le package *circular* (Lund et al. 2017). Les moyennes circulaires et leurs intervalles de confiance ont été estimés par la méthode de *bootstrap*. La Longueur Moyenne de Résultante (ML) est utilisée pour décrire la concentration des angles autour d'un cercle avec une valeur égale à 1 lorsqu'ils sont tous concentrées sur 1 point et 0 lorsqu'elles sont répartit de façon uniforme. Les Tests de Watson (WT) fut alors utilisé pour vérifier l'uniformité des distributions (H0 : pas de direction privilégiée) et le Test de Rao (RT) pour comparer différentes distribution entre elles (H0 : les distributions sont identiques) (Pewsey et al. 2013).

- **Modèles Linéaire Généralisés Mixtes**

Dans le cas de mesures répétées par individus comme par exemples les paramètres de plongées, nous avons utilisés des modèles mixte (LME) avec le package *nlme* (Pinheiro et al. 2017) pour pouvoir corriger l'autocorrélation en restant avec une distribution gaussienne et le package *lme4* (Bates et al. 2017) qui permet de changer de distribution (Poisson, par exemple pour les données de comptages). Pour chaque modèle les individus furent mis en effets aléatoires et les modèles aléatoires pentes/interceptes ont été testés (*random slope/intercepts*) selon la procédure recommandé par Zuur et al. (2009).

- **Indice de Condition Corporelle**

Pour pouvoir comparer les juvéniles de manchots en tenant compte de leur allométrie des deux espèces *Aptenodytes*, nous avons suivi la méthode du SMI « *Scaled Mass Index* » de Peig et Green (2009) pour estimer l'indice de condition corporelle à leur départ en mer. Nous avons utilisé la méthode OLS (*Ordinary Least Squared*) pour estimer les indices de condition des juvéniles d'éléphant de mer du sud.

« Both diving seals and meditating humans engage in situations that similarly result in temporary alterations of their regular physiological reactions. »

Robert Esner (2015) *Diving Seals and Meditating Yogis*

III. Résultats

La partie ‘Résultats’ reprend une partie des résultats détaillés dans les articles en ‘Annexes’. Ces derniers ne reprennent pas toujours le plan de la thèse ; par conséquent des renvois aux articles sont donc indiqués pour aider le lecteur à aller chercher plus de détails lorsqu’ils sont disponibles. Les résultats abordés ici ne sont donc pas détaillés. Le lecteur est invité à se référer aux articles pour obtenir les descriptions complètes des méthodes et des statistiques utilisées, ainsi que des figures et tables supplémentaires. **En revanche une part non négligeable de résultats complémentaires a été ajoutée ici car ils font partie d’articles en préparations pour lesquels il n’y a pas encore de manuscrits rédigés**. Les méthodes employées ont été décrites dans la partie ‘Matériel & Méthodes' et les statistiques les plus importantes sont ajoutées dans les légendes des figures.

A. Dispersion

1. Contexte

Face aux changements saisonniers des ressources, les juvéniles et les adultes des populations animales effectuent généralement des déplacements vers des zones plus favorables que la zone entourant la localité de reproduction. Les juvéniles des prédateurs marins qui partent pour la première fois en voyage alimentaire, effectuent des mouvements combinant à la fois des capacités innées d’orientation et un apprentissage de leur environnement nouveau.

Les précédentes études, peu nombreuses, portant sur les juvéniles de prédateurs marins plongeurs ont montré qu’ils partaient durant de longues périodes de temps et sur de longues distances. L’étude de leurs prospections dans les 3-D de l’espace océanique a été néanmoins possible grâce à l’utilisation de techniques adaptées du *biologging*. Les processus et les paramètres environnementaux affectant l’ontogenèse de leur comportement de dispersion restaient très peu connus au début de ce travail et demeurent des questions clefs en écologie comportementale.

Dans cette partie les comportements des trois espèces sont décrits de façon indépendante. Cependant la structure des résultats présentés est similaire. Les caractéristiques générales des

trajectoires sont d'abord décrites, les liens avec les courants marins sont ensuite présentés, enfin les indices (*proxies*) de comportements de nourrissage tel que les changements de vitesse de déplacement ou le changement de condition corporelle sont ensuite mis en relation avec des variables océaniques rencontrées le long des trajets. Une interprétation générale des résultats avec une comparaison des différences entre les espèces clôture le chapitre de la Dispersion.

2. Manchots royaux juvéniles

Au cours de cette étude, les balises des juvéniles ont transmis des données pendant une durée atteignant les 303 jours (207±82 jours). Lors des deux années de suivi, les juvéniles ont dispersé sur une large échelle océanique, cumulant des distances de plus de 9500 km (en moyenne) et s'éloignant de plus de 4600 km (distance maximale observée) de leur site d'origine (Crozet).

La Figure 24 montre comment leurs déplacements changèrent au cours des saisons. En été, les juvéniles se sont majoritairement dirigés vers le Sud-Est atteignant les eaux du Front Polaire (APF). Dès la fin de l'été, et en automne les juvéniles (mais aussi les adultes non-reproducteurs) se sont dirigés vers l'Ouest, en restant majoritairement dans la Zone Antarctique, au Sud du Front Polaire dépassant pour certains d'entre eux (n=15) le Front Sud du Courant Circumpolaire Antarctique (*SACCF*). A la fin de l'automne et en hiver les juvéniles ont dépassé la Faille Indienne-Atlantique, atteignant les alentours de l'île de Bouvet dans l'Atlantique sud et passant la majeure partie de leur temps au niveau du Front Polaire. Un seul individu a dépassé la limite des glaces (*PIE*) et 3 individus se situèrent à moins de 150 km de cette même limite (cf. Annexe 2).

Lors de cette dispersion, les juvéniles se sont dirigés face au Courant Circumpolaire Antarctique ciblant majoritairement des courants plus forts (cf. Annexe 2). Leur vitesse de déplacement étant toutefois environ 10 fois plus élevée en moyenne que les courants rencontrés. (cf. Annexe 2).

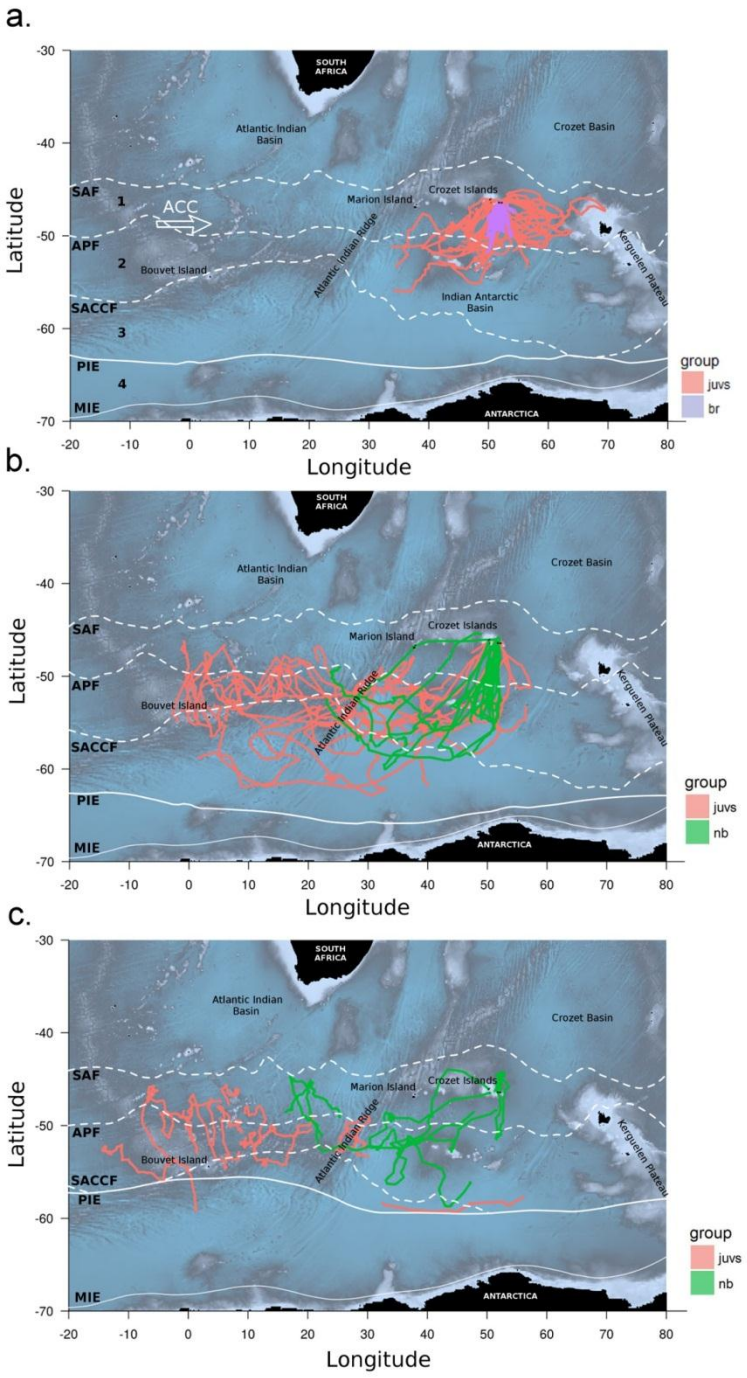


Figure 24 : Carte de distribution des trajets des juvéniles de manchots royaux au cours des saisons (a. été b. automne et c. hiver). Les trois groupes (« group ») correspondent aux trois couleurs différentes (juvs : juvéniles (n=17) ; br : adultes reproducteurs (n=11) et br : adultes non-reproducteurs (n=6). Les lignes pointillées blanches correspondent aux fronts océaniques (SAF, Front Subantarctique, APF, Front Polaire Antarctique, SACCF, Front Sud du Courant Circumpolaire Antarctique). La ligne pleine blanche épaisse correspond au Nord de la limite des glaces (PIE), et la ligne fine au minimum d'extension des glaces en Février (MIE). Enfin le sens du Courant Circumpolaire Antarctique (ACC) est indiqué ainsi que les différentes zones biogéographiques de l'océan austral (1 : Zone du Front Polaire, 2 : Zone Antarctique, 3 : Zone Sud de l'ACC, 4 : Zone saisonnière des glaces).

L'analyse des trajectoires à fine échelle montre que les juvéniles présentèrent à la fois des déplacements dans le sens du courant et à contre- courant, en proportion égale au cours des saisons (cf. Annexe 2). **Leurs orientations initiales (*headings*) ont été par contre orientées majoritairement face aux forts courants, ce qui démontre une capacité à « tirer des bords » principalement dans les zones dynamiques** (Figure 25, Annexe 2).

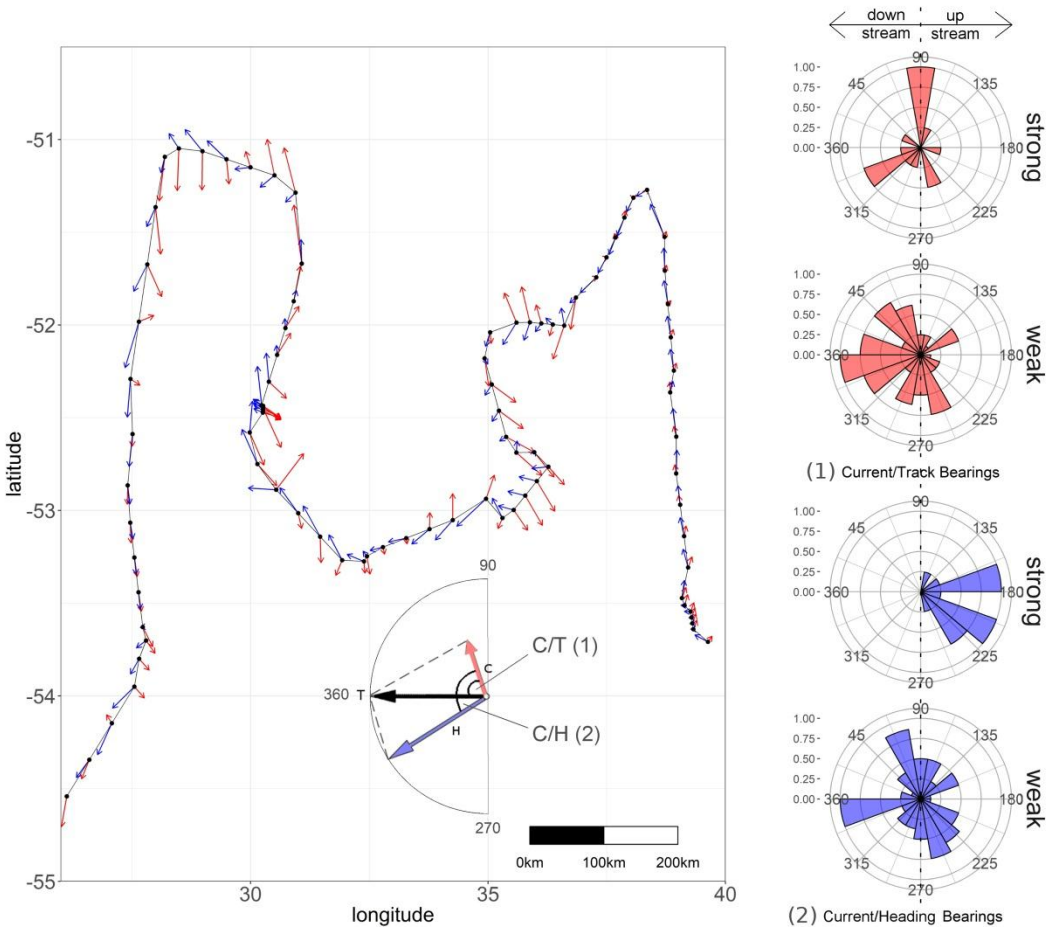


Figure 25 : gauche : exemple de trajectoire d'un juvénile pendant 40 jours avec les *headings* (orientation initiales) en bleu et les courants (en rouge) pour chaque localisation le long de la trajectoire (points noirs). A droite, les proportions des angles entre les courants et les trajectoires (1 - C/T) ou les courants et les *headings* (2 - C/H). **Fort Courant (*Strong current*) : signifie des plus forts courants en comparaison des vitesses de déplacements effectués entre deux localisations. Faibles courants (*Weak current*) signifie l'inverse.** Les angles situés entre 270° et 90° indiquent une direction similaire (*downstream orientation*) entre les trajectoires et les courants (rouge) ou une direction similaire entre les *headings* et les courants (bleu). Au contraire des angles entre 90° et 270° indiquent des directions opposées (*upstream orientation*).

Les vitesses moyennes de déplacement des juvéniles (3.8+/-0.6 km.h-1) n'étaient pas différentes de celles des adultes non-reproducteurs. La Figure 26 montre les variables océaniques influençant le ralentissement de leurs vitesses de déplacement (un indice du temps passé en nourrissage). **Aucune variable n'a expliqué significativement les réductions de vitesses des juvéniles, excepté la température d'eau de surface (SST)**. Par contre, les adultes ajustèrent leurs vitesses en fonction de la température d'eau de surface, la profondeur de mélange (MLD) et la concentration de chlorophylle (CHLA) rencontrées selon les saisons (Annexe 2).

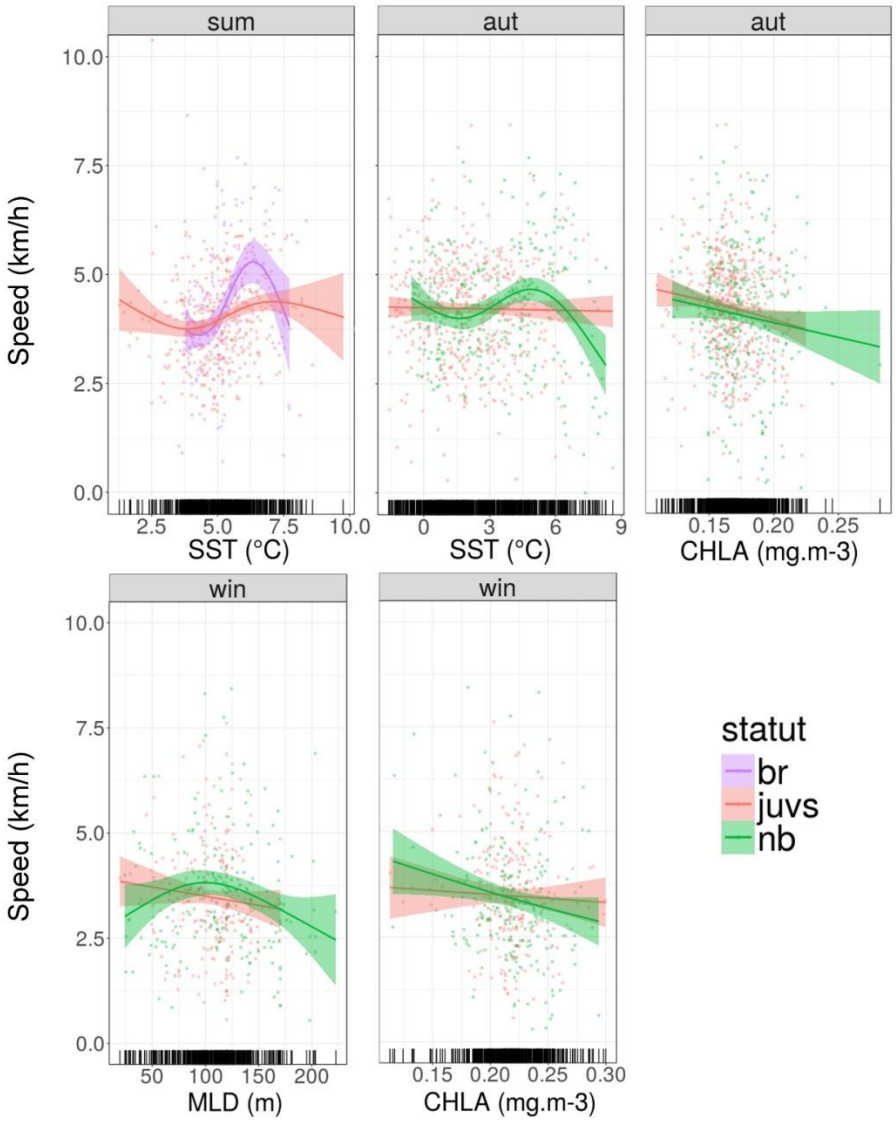


Figure 26 : Vitesse de déplacement journalière (km/h) en fonction de variables océaniques significatives (SST: « Sea Surface Temperature », CHLA: « Chlorophyll A concentration » et MLD: « Mixed Layer Depth ») estimées à partir de GAMMs pour les 3 groupes de manchot royaux (br: adult breeders, juvs: juveniles, nb: non-breeders) pour chaque saison (sum: summer, aut: autumn, win: winter)

Dans les zones de ralentissements, les paramètres de plongées des individus (profondeur, durée de plongée et durée de surface) se séparent selon 3 clusters de comportement de nourrissage: faibles, moyennes et fortes profondeurs de nourrissage (cf. Annexe 2). La Figure 27 montre les emplacements majoritaires de ces trois clusters comportementaux lors de la dispersion des juvéniles. Ces clusters démontrent que lors de leur dispersion vers l'ouest les juvéniles plongent de plus en plus profondément, dans des zones préférentielles. Trois zones d'importance ressortent des analyses de Kernels : (1) Le Sud du plateau de Crozet et la zone du front polaire, caractérisée par des clusters de nourrissage à faibles et moyennes profondeurs (2) La zone de la faille Indienne-Atlantique (SWIR), caractérisée par des clusters de nourrissage à moyennes et fortes profondeurs (3) La zone située au Nord-Est de l'île de Bouvet (NEBI), caractérisée par des clusters de nourrissage à moyennes et fortes profondeurs (cf. Annexe 2).

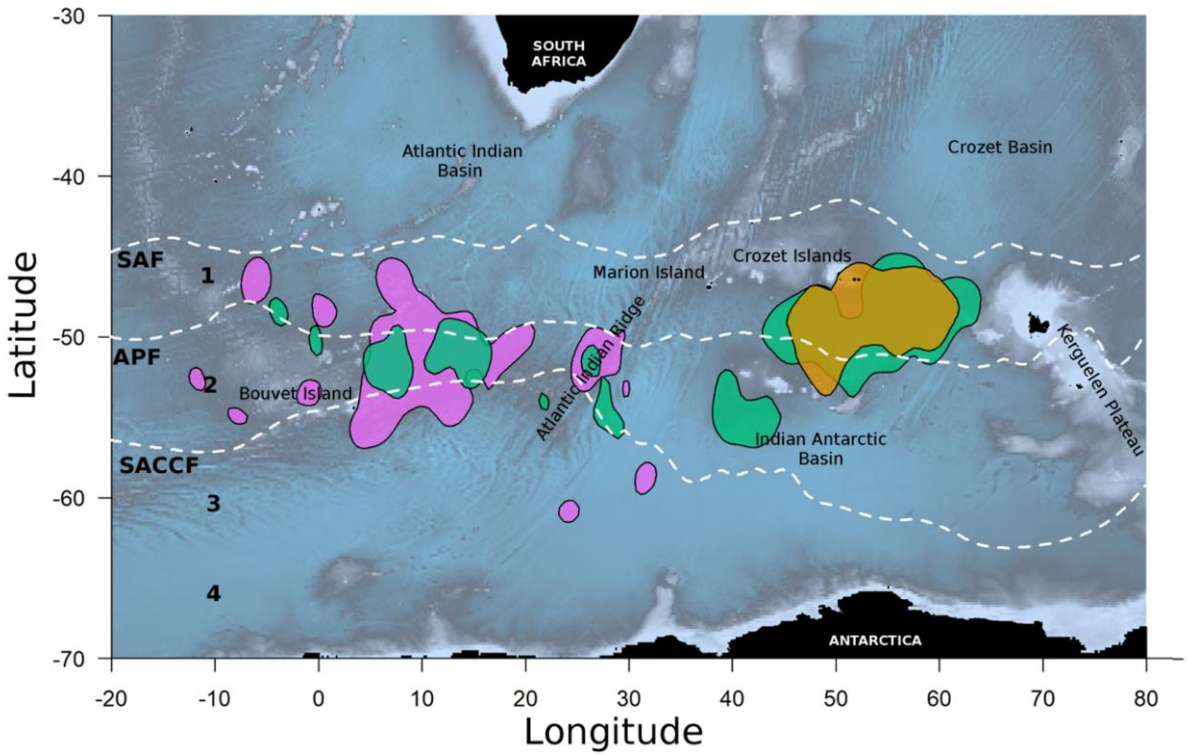


Figure 27 : Emplacements principaux des 3 clusters de nourrissage des juvéniles royaux (réduction de vitesse et d'activités de plongées) délimités par des Kernels à 50% : activité de recherche alimentaire peu profonde (orange), de moyenne profondeur (vert) et de grande profondeur (violet). Les juvéniles ont eu une dispersion orientée vers l'ouest ; ils commencèrent par utiliser plus fréquemment des nourrissages à faible profondeur, puis moyenne profondeur au cours de leur dispersion (cf. Annexe 2 pour les séries temporelles complètes ainsi que les variables environnementales associées à chaque clusters)

3. Manchots empereurs juvéniles

Les balises des juvéniles ont transmis des données pendant une durée atteignant 344 jours (169+/-110 jours). Les juvéniles ont dispersé sur une large échelle, cumulant des distances de plus de 7700 km et atteignant des distances de plus de 3500 km de leur site d'origine (Dumond Durville). A la fin du suivi, 1 individu a atteint la bordure Sud-Est du plateau de Kerguelen, à proximité de l'île de Heard (53°S, 73°E).

La Figure 28 décrit la dispersion générale des juvéniles après leur départ. En été (janvier/février) et jusqu'à la première partie de l'automne (mars/avril), les juvéniles ont d'abord dispersé au Nord, atteignant la zone du Front Polaire. Les juvéniles atteignirent alors des distances situées entre 600 et 1200 km de la limite des glaces (cf. Annexe 6). A la fin de l'été et durant l'automne, tous les juvéniles encore suivis, amorcèrent leur retour vers les glaces avec des trajectoires majoritairement orientées Sud-Ouest. A partir du mois de mai, tous les juvéniles ont atteint la bordure des glaces et ciblèrent la zone de pente continentale Antarctique (<500/1000 m de fond) et les zones les plus concentrées en glace de mer (cf. Annexe 6). Aucun des juvéniles n'utilisa de polynies (cf. Annexe 6). **Durant la fin de l'automne et en hiver, les jeunes manchots empereurs continuèrent une dispersion orientée Ouest, et se localisèrent exclusivement dans la zone des glaces,** avec 3 individus seulement quittant à nouveau les glaces à la fin du suivi (cf. Annexe 6).

Comme chez les royaux, les trajectoires des juvéniles étaient majoritairement orientées face aux courants lors de leur première phase de dispersion estivale, hors des glaces, jusqu'à leur retour en mai (Figure 29). Leurs orientations initiales (*headings*) étaient aussi majoritairement orientées face aux courants (Figure 30). Cependant, certaines trajectoires présentèrent aussi de longues portions orientées dans le sens du courant lors de leur dispersion en direction du front polaire (APF) (Figure 29).

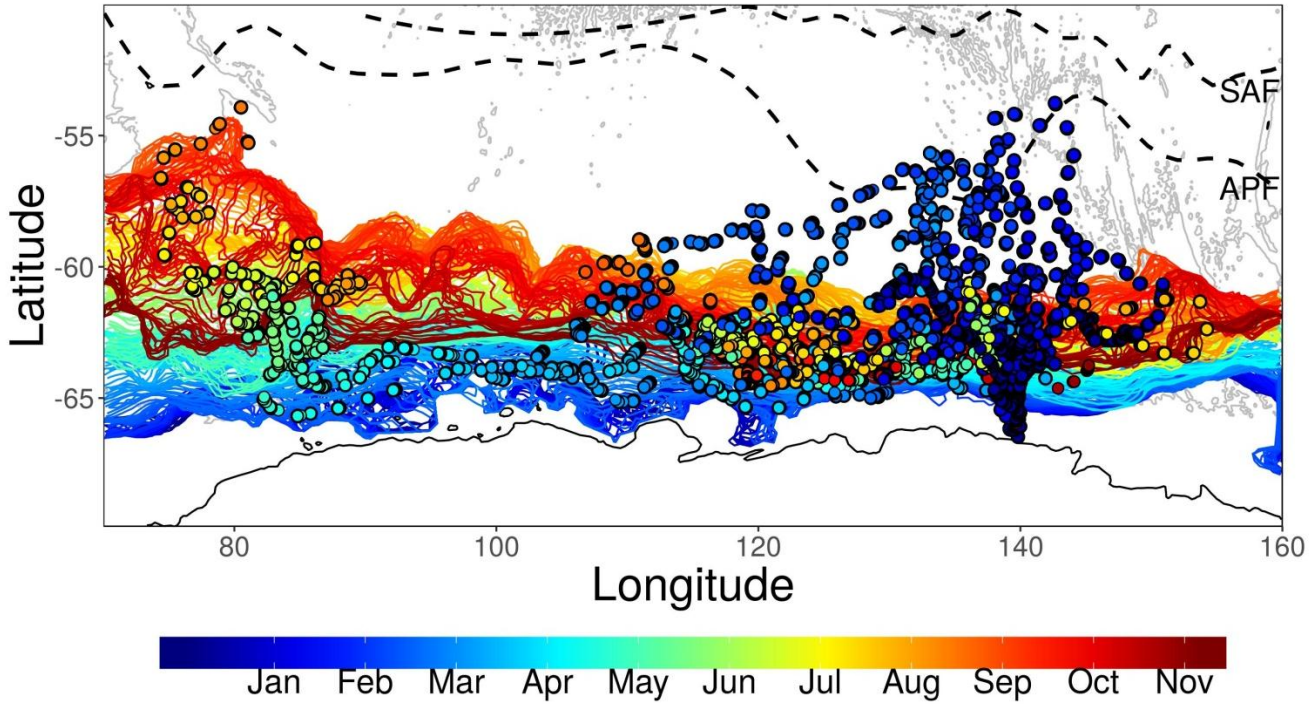


Figure 28 : Dispersion des juvéniles empereurs (n=15) durant leur première année après leur émancipation. Les couleurs des points correspondent au temps passé après leur départ (en mois). Les lignes de couleurs correspondent aux limites de l'extension des glaces colorées selon le même code temporel (pour plus de lisibilité, seulement 1 jour sur 3 est représenté). La ligne noire pleine en bas représente le contour de l'Antarctique alors que les lignes grisées correspondent aux lignes bathymétriques de 2000m de profondeur. Les juvéniles dispersèrent en direction du front polaire (APF), ne dépassèrent pas le front subantarctique (SAF) en été, puis revinrent plein Ouest à la bordure des glaces à l'automne et dans les glaces en hiver. Un individu tout à l'Ouest en fin de suivi a atteint le plateau de Kerguelen.

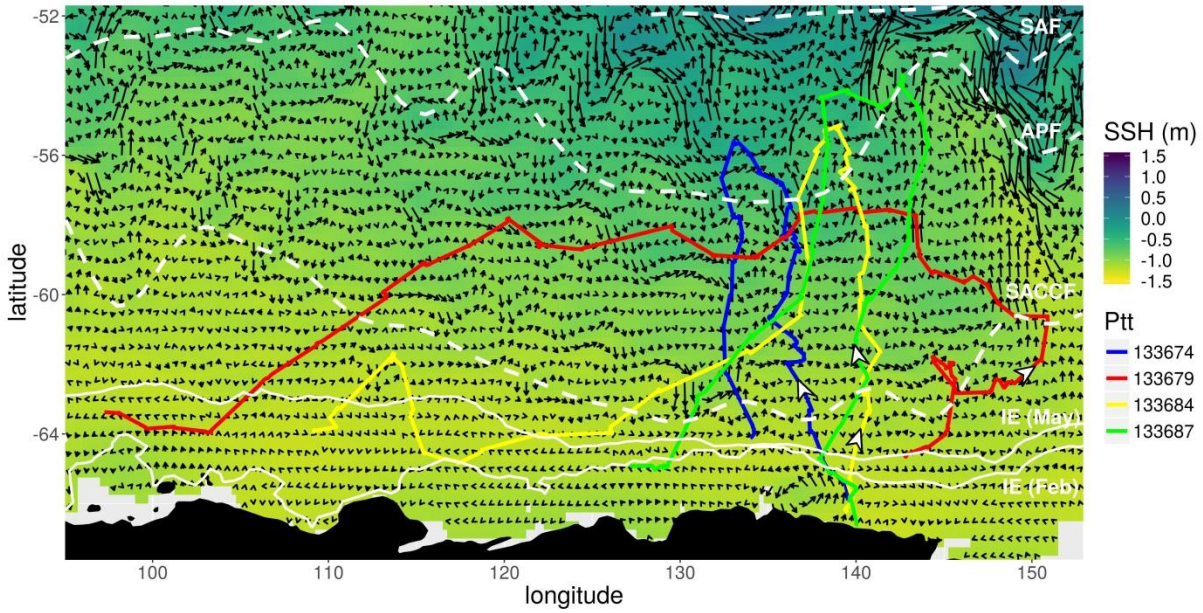


Figure 29 : Exemple de dispersion de trois juvéniles empereurs en lien avec les courants océaniques (vecteurs) superposés à la hauteur d'eau de surface (SSH) permettant le calcul des courants. Les limites pointillées blanches correspondent aux fronts océaniques alors que les lignes blanches correspondent aux limites des glaces en Février (celle du bas) et en Mai (celle du haut), date maximale de retour dans la banquise pour l'ensemble des individus (cf. Annexe 6). Les trajectoires démontrent à la fois des portions de trajet à contre-courant et dans le sens du courant selon les individus.

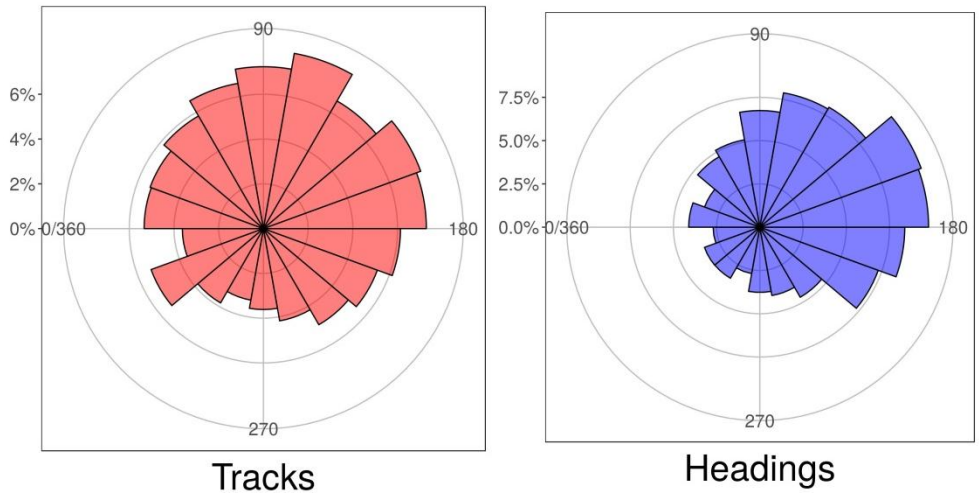


Figure 30 : Proportion des angles de déviation entre courants et trajectoires (« Tracks » en rouge) et entre courant et orientation initiale (« Headings », en bleu). Pour l'ensemble des individus 45+/-9% des déviations « Tracks » étaient dans le sens du courant et 55+/-9% à contre sens (LM : p=0.01). Et pour l'ensemble des individus 36+/-8% des « Headings » était dans le sens des courants et 64+/-8% à contre sens (LM : p<0.01). Les moyennes circulaires pour les deux types d'angles furent significatives et orientées à contre-courant (Tracks=119°[117°,122°] ; Headings=150°[148°,152°] Watson Tests, p<0.05).

La Figure 31 montre les variables océaniques influençant le ralentissement de leur vitesse de déplacement, un indice du temps passé en recherche alimentaire. En été, les juvéniles ont eu tendance à diminuer leur vitesse dans des eaux à plus fortes concentrations en chlorophylle (CHLA>0.2 mg.m-3). Au contraire en automne, les juvéniles ralentirent dans des zones à plus faibles concentrations (CHLA<0.15 mg.m-3) et à des températures d'eau de surface plus faibles (SST<0°C), ce qui correspond au retour vers la bordure des glaces début mai. En hiver, seule la chlorophylle explique une partie des variations de vitesse de déplacement, avec à nouveau une légère tendance à ralentir dans les eaux à plus faibles concentrations.

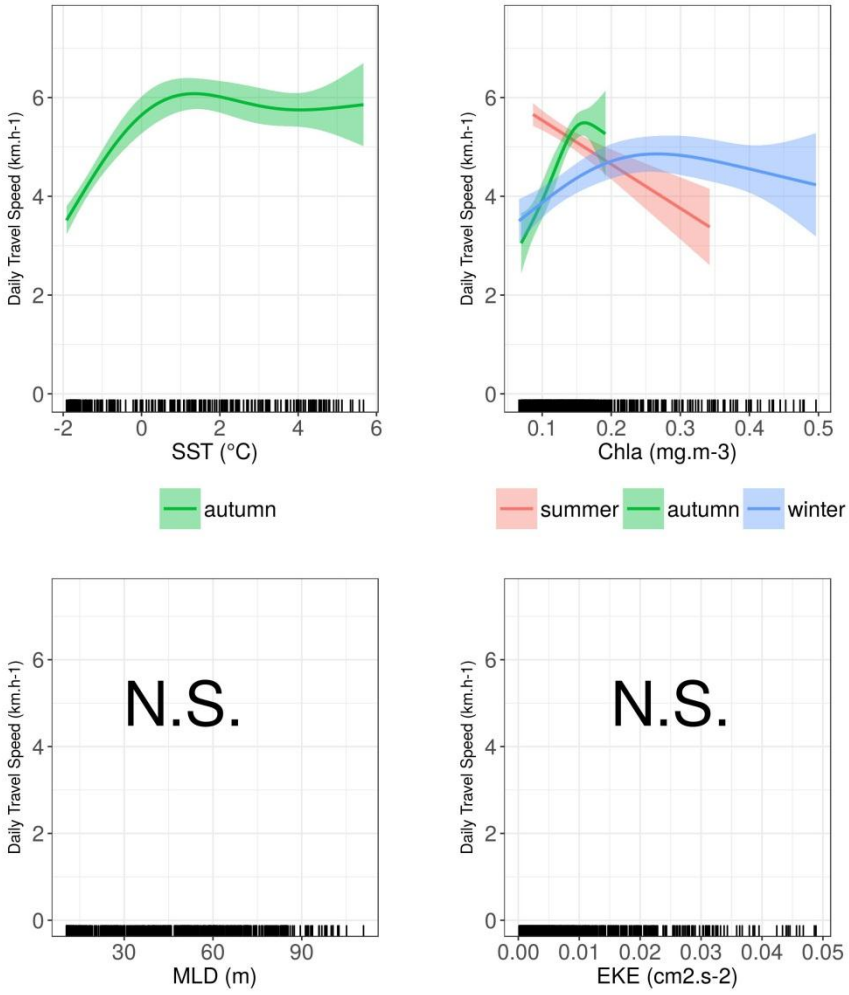


Figure 31 : Vitesse de déplacement journalière (km/h) en fonction de variables océaniques significatives (SST: Sea Surface Temperature, CHLA: Chlorophyll A concentration et MLD: Mixed Layer Depth, EKE : Eddies Kinetic Energy) estimées à partir de GAMMs pour les juvéniles de manchot empereurs pour chaque saison (été: summer, automne: autumn, hiver: winter)

4. Éléphants de mer juvéniles

Les balises SPOT des juvéniles ont transmis des données ARGOS pendant une durée atteignant les 353 jours (206+/-146 jours). Les juvéniles ont dispersé sur une large échelle, cumulant des distances de plus de 18000 km et atteignant des distances situées à plus de 2700 km de leur site d'origine (Kerguelen).

La Figure 32 montre que la dispersion générale des juvéniles était majoritairement orientée Sud-Est. En revanche, 2 individus sont directement partis Sud-Ouest et un autre individu est aussi parti Sud-Ouest mais plus tard dans la saison (Figure 32). Au départ les juvéniles quittèrent rapidement le plateau de Kerguelen pour rejoindre le milieu océanique, et ensuite revenir à terre après environ 100 jours passés en mer, pour de courts séjours pendant l'automne et l'hiver (cf. Annexe 3). Trois individus restèrent ensuite sur le plateau de Kerguelen, dont 1 individu au niveau de l'île de Heard (Figure 32, cf. Annexe 3). **A l'inverse des manchots, les trajets peuvent donc être découpés en deux périodes** (Figure 33) : une période de départ en milieu océanique et une période de retour vers Kerguelen**.**

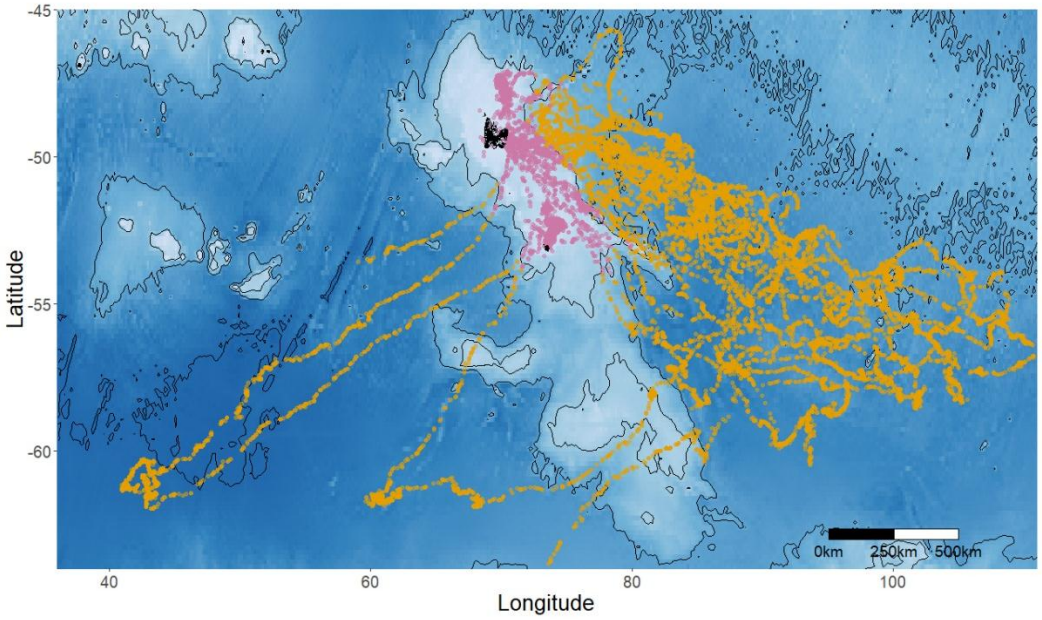


Figure 32 : Dispersion générale des juvéniles d'éléphants de de mer (n=20) depuis leur colonie d'origine située à Kerguelen. Chaque point représente une localisation Argos correspondant à une plongée, les points en orange correspondent aux plongées situées en milieu océanique et les points en violet aux plongées épi-benthiques situées sur le plateau de Kerguelen.

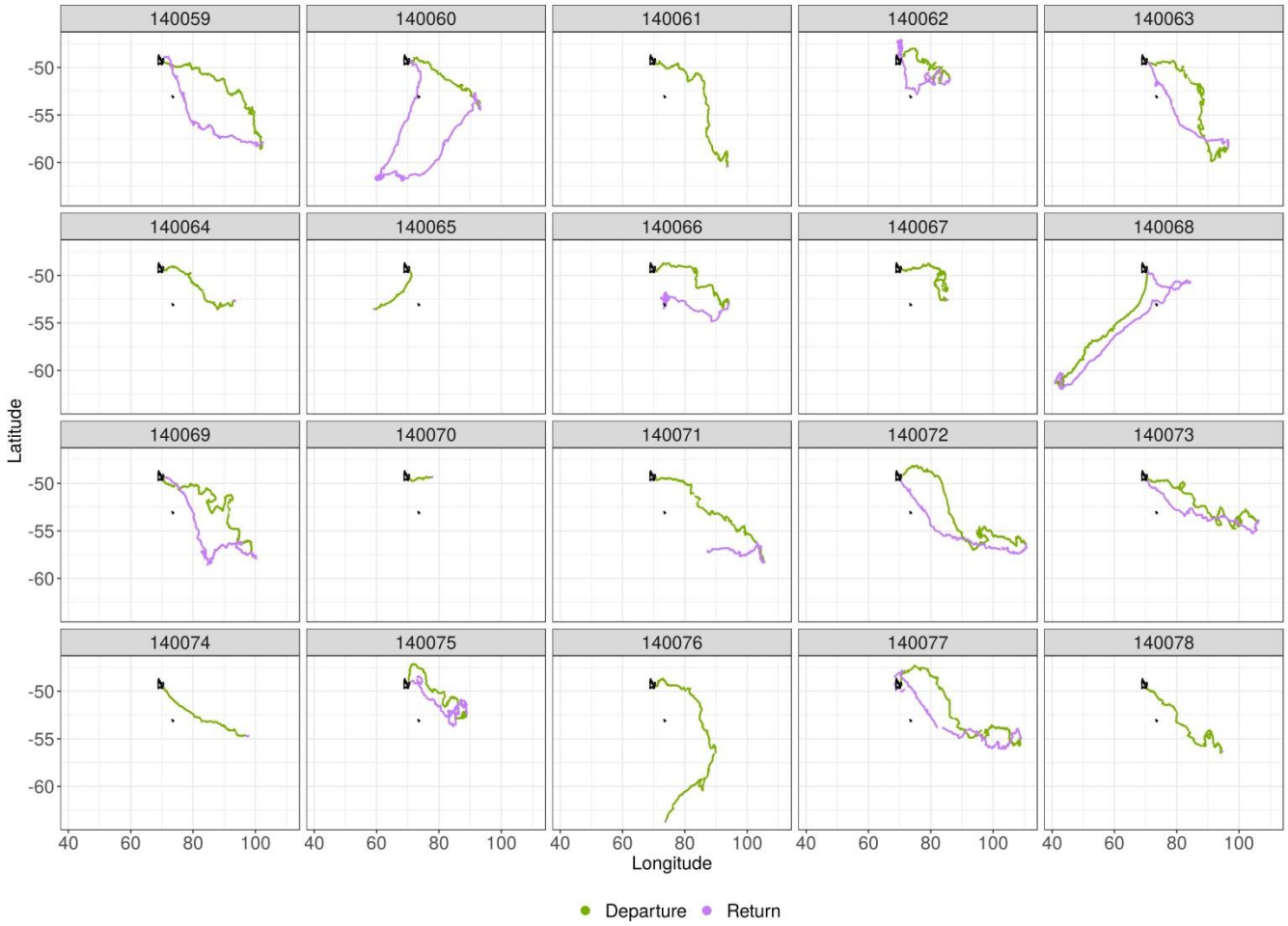


Figure 33 : Le trajet de chaque juvénile d'éléphant de mer peut être découpé en une période de départ correspondant à l'été austral et au début de l'automne et une période de retour correspondant à la période de l'automne et de l'hiver. Les deux points noirs correspondent à l'île de Kerguelen (au Nord) et à l'île de Heard (au Sud).

Durant la phase de départ, les juvéniles orientèrent leurs trajectoires observées majoritairement dans le sens des courants (Figure 34 & 35). Le courant circumpolaire provenant de l'Ouest, rencontre et contourne le plateau de Kerguelen, créant ainsi des zones de turbulences importantes à l'Est de Kerguelen. Ces courants correspondent en grande partie aux trajectoires des juvéniles lors de la phase de départ (Figure 34). Durant cette phase, leurs orientations initiales (*headings*) étaient en revanche orientées majoritairement face aux courants (Figure 35), suggérant une tendance à cibler ces courants**. Cette tendance à orienter leurs *headings* face aux courants était encore plus marquée pour la phase de retour** (Figure 35). Pendant cette phase leurs trajectoires observées étaient aussi orientées majoritairement face aux courants (Figure 35).

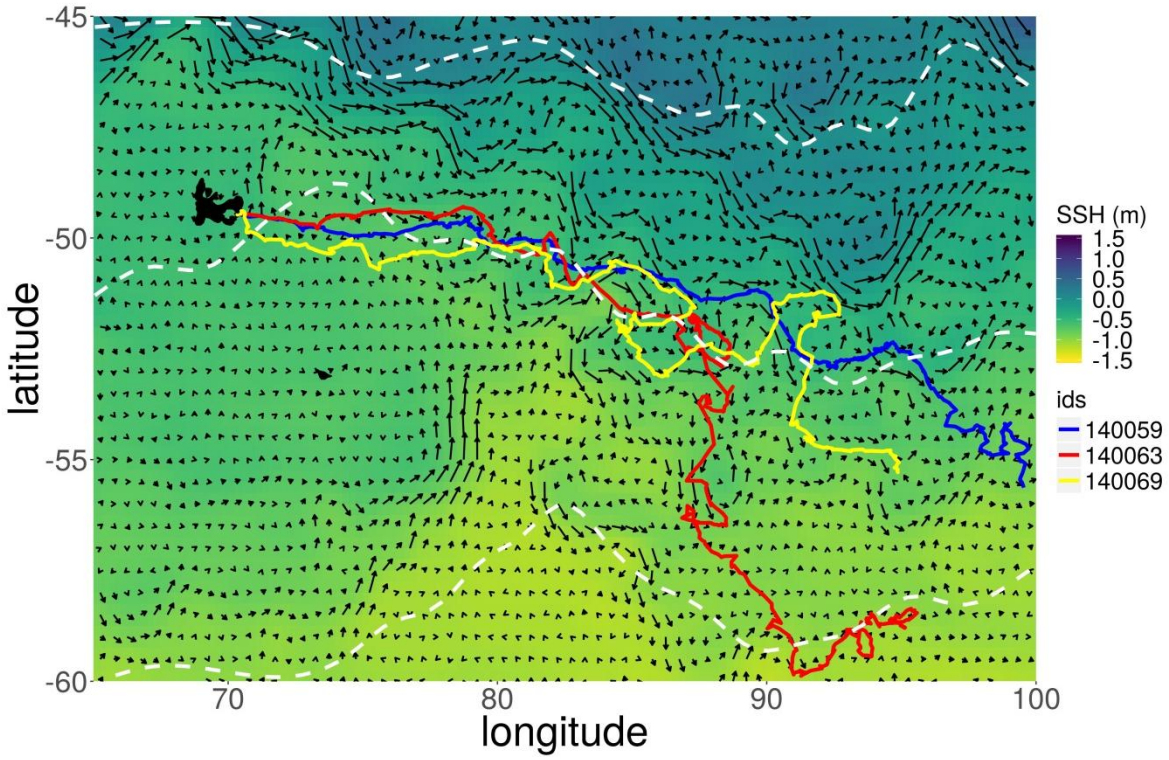


Figure 34 : Exemples de trajectoires pour 3 juvéniles éléphants de mer en lien avec les courants marins (vecteurs) estimés à partir des hauteurs d'eau de surface (SSH). Les lignes pointillées représentent les positions des fronts océaniques en partant par le haut : le front subantarctique, le front polaire et le front du sud du courant circumpolaire antarctique.

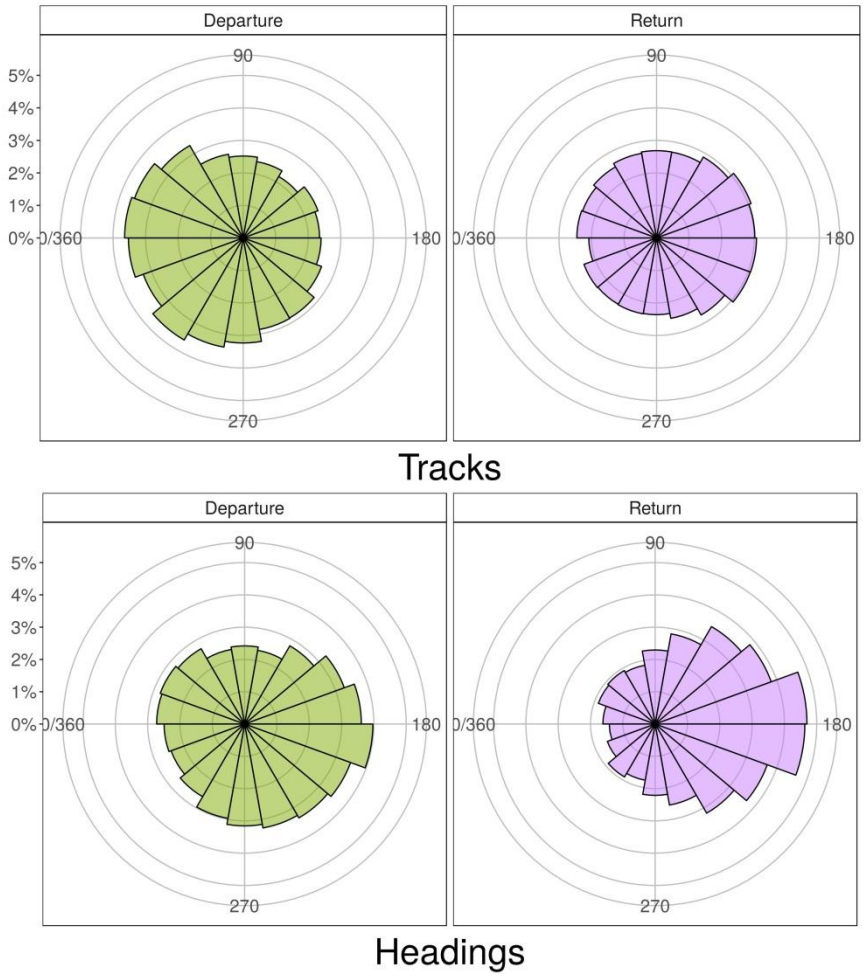


Figure 35 : Proportion des angles de déviation entre courant et trajectoire (« Tracks », en haut) au départ en vert et au retour en violet et entre courant et orientation initiale (« Headings », en bas) au départ en vert et au retour en violet.

Pour l'ensemble des individus 56+/-9% des déviations entre les trajectoires et les courants « Tracks » au départ étaient dans le sens du courant et 44+/-9% à contre sens (LME : $p<0.01$). Pour les retours (en vert), 43+/-12% des déviations étaient dans le sens du courant et 56+/-12% à contre-sens (LME : $p<0.01$). Les moyennes circulaires pour des angles entre les trajectoires et les courants (« Tracks ») furent significatives et orientées dans le sens du courant au départ et à contre sens au retour pour l'ensemble des individus (Départ=335°[328°,341°] ; Retour=161°[151°,173°] Watson Tests, $p<0.05$).

Pour les déviations entre les *headings* et les courants (graphe du bas), la majorité des angles étaient à contre-courant peu importe la période de départ ou de retour (Depart=55+/-9% et Retour= 64+/-15%, LME : $p<0.01$). Et les moyennes circulaires étaient dans les deux cas significatives et orientées à contre sens (Départ=210°[202°,217°] ; Retour=175°[173°,178°] Watson Tests, $p<0.05$).

Les juvéniles ont dispersé sur une zone plus réduite en comparaison des femelles adultes (en voyage hivernal de post-mue, soit à la même saison) (Figure 36). La Figure 36 montre les changements des vitesses de dérives passives journalières le long des trajectoires, un indice des changements de la condition corporelle (cf. Annexe 3). Au départ, les juvéniles présentèrent des changements négatifs des vitesses de dérives (i.e. perte de condition) pour ensuite passer graduellement à des changements positifs de vitesse (i.e. gain de condition) au cours de leur dispersion, atteignant des maxima de gain dans les parties distales de leurs trajets (Figure 36).

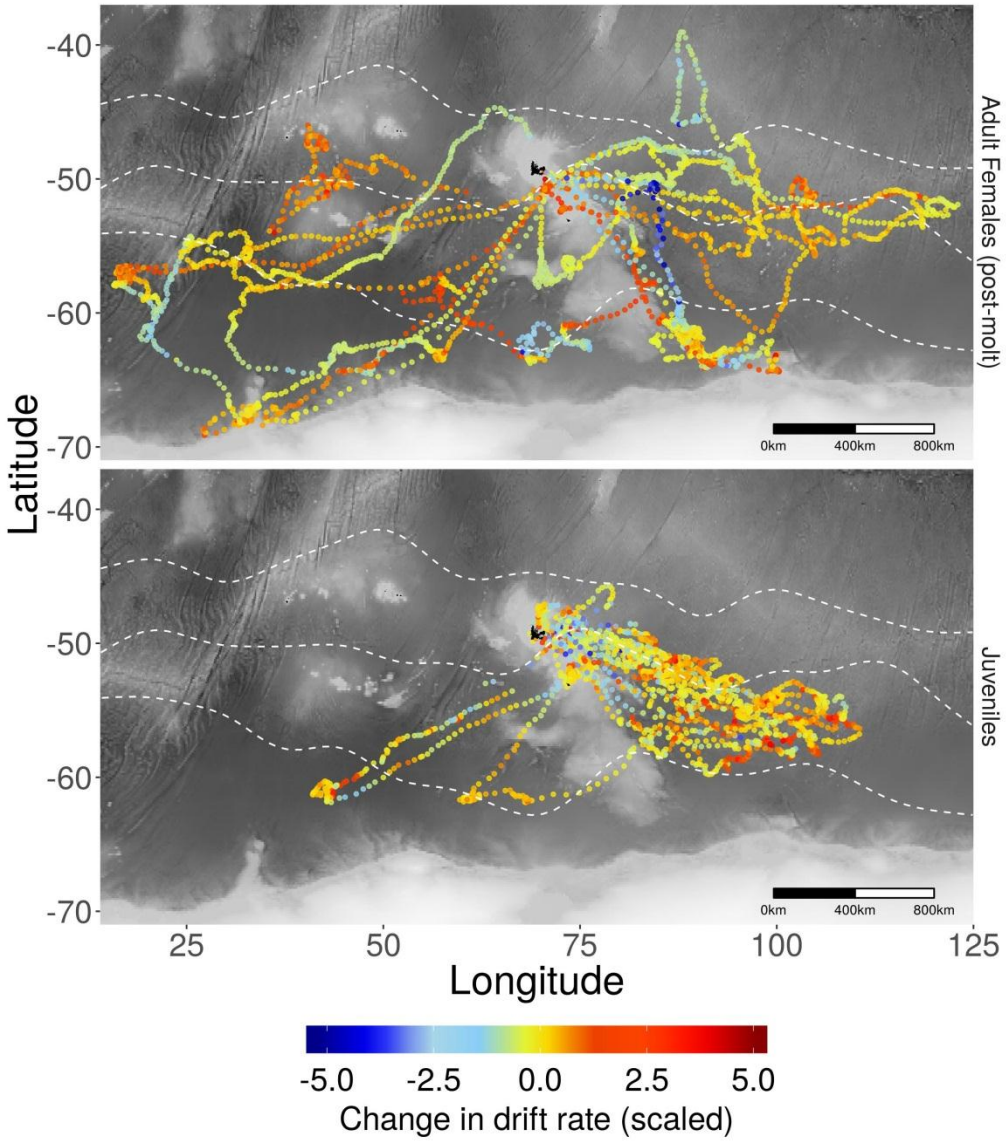


Figure 36 : Evolution le long des trajectoires des changements de vitesses de dérives passives des adultes femelles éléphants de mer en voyage post-mue (en haut, n=14) et de juvéniles durant leur dispersion (n=20). Le fond de carte indiquant la bathymétrie avec des zones claires moins profondes correspondant au plateau antarctique et de Kerguelen et des zones foncées aux abysses des fonds marins.

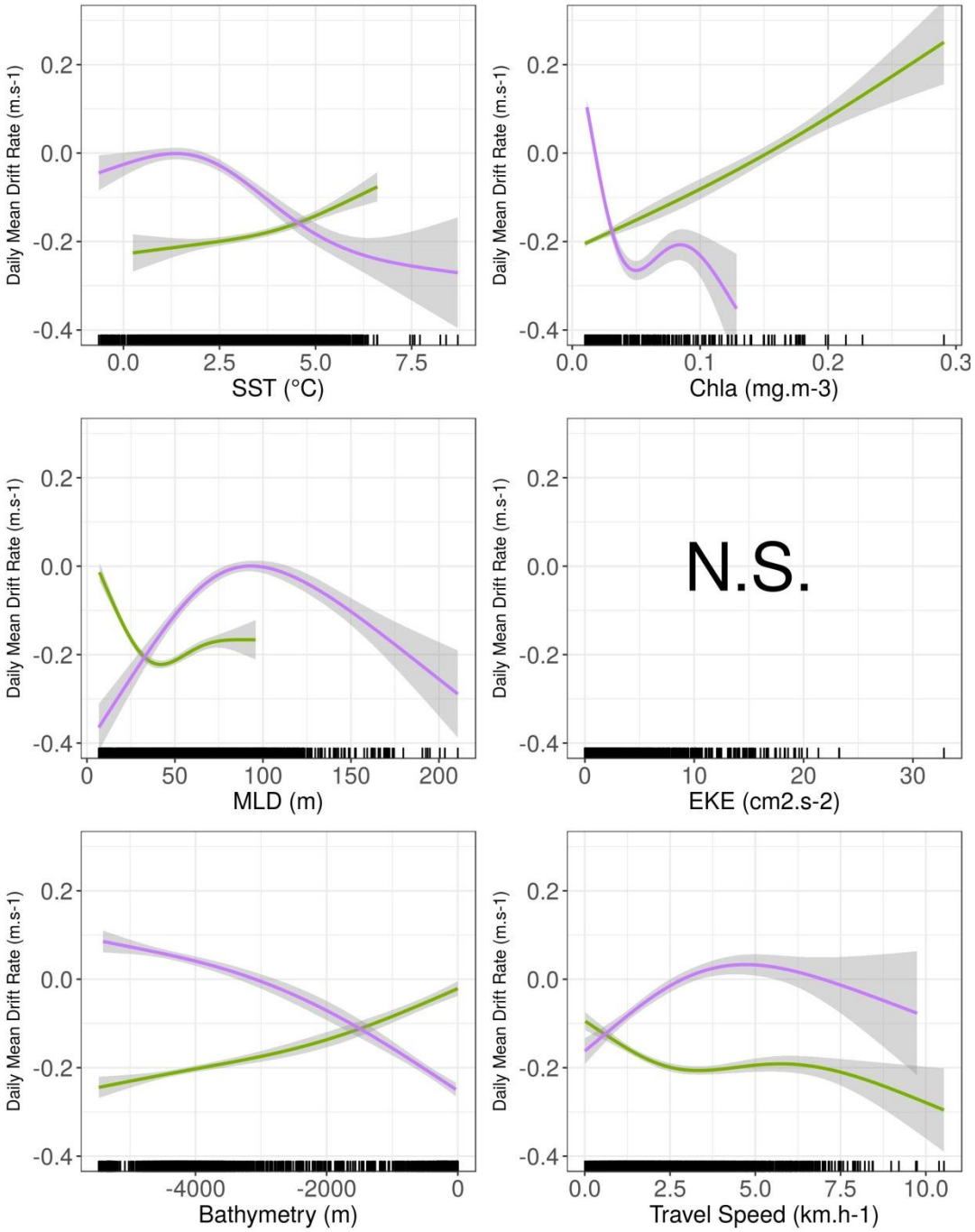


Figure 37 : Relations entre les changements de vitesses de dérives passives et les variables océaniques significatives estimés par des GAMMs pour les juvéniles éléphants de mer (n=20). Les relations en vert correspondent à la période de départ des juvéniles (en été) et les relations en violet correspondent à la période de retour (en automne). SST : température d'eau de surface, Chla : concentration en Chlorophylle A, MLD : profondeur de la couche de mélange, EKE : énergie cinétique des eddies, Bathymetry : bathymétie des fonds marins, Travel speed : vitesse de déplacements horizontaux des juvéniles.

La Figure 37 (page précédente) montre les variables océaniques influençant les changements de vitesse des dérives passives. En été (en vert, Figure 37), leur condition corporelle (estimée via les mesures de vitesses de dérives passives) diminua significativement avec les diminutions de la température d'eau de surface (*SST*), de la concentration en chlorophylle (*CHLA*) ainsi qu'avec l'augmentation de la profondeur de la bathymétrie, de la profondeur de la couche de mélange (*MLD*) et de la vitesse de déplacement (*travel speed*). Cette phase estivale correspond donc à la phase de départ décrite plus haut. En automne (en violet, Figure 37) les relations s'inversent : leur condition corporelle augmenta avec la diminution des SST, et des ralentissements des vitesses de déplacements. On note un effet négatif de la CHLA et des faibles profondeurs de la bathymétrie (correspondant au plateau de Kerguelen). L'augmentation de la condition en fonction de la MLD présente un optimal à 100 m de profondeur. Enfin pour les deux saisons, l'énergie cinétique des eddies (EKE) n'était pas significative (Figure 37).

Pour conclure, il n'existe pas de variables influençant de façon constante les changements de dérives passives (de condition corporelle) chez les juvéniles d'éléphants de mers. Les changements de condition corporelle dépendent surtout de la saison. Les courants sont en revanche fortement associés aux directions de leurs trajectoires.

5. Interprétations

Les juvéniles des 3 espèces étudiées ont voyagé sur des distances de plusieurs milliers de kilomètres couvrant, pour les trois espèces mises ensemble, quasiment la moitié de l'océan austral. Une telle dispersion est spectaculaire au regard des distributions connues des adultes, principalement pour les deux espèces de manchots. En effet les éléphants de mer juvéniles ont en revanche présenté une distribution plus limitée que les adultes femelles qui se rendirent parfois jusqu'en Antarctique. Cependant les distances cumulées par les juvéniles d'éléphant de mer sont immenses (max à 18000 km) et dépassent celle des autres espèces (max 14000 km).

Si les juvéniles des trois espèces parcourent des distances considérables, **leurs trajectoires ne se sont pas faites de façon aléatoire.** Au contraire, les directions empruntées présentaient des orientations bien définies : les royaux partirent Ouest à partir du mois de mars, les manchots empereurs partirent d'abord au Nord puis en direction Sud-Ouest/Ouest et enfin les éléphants de mer ont présenté une direction privilégiée Sud-Est, mis à part deux individus qui sont en revanche directement partis Sud-Ouest. **La synchronie de leur date de départ, de leur changement de direction, et la similitude des directions empruntées suggèrent une composante innée dans leur comportement de maintien de caps, au moins partiellement, indépendant d'un processus d'apprentissage.**

Il n'est cependant pas possible d'exclure le fait que certains individus puissent avoir suivi des adultes reproducteurs à leur départ, surtout dans le cas des manchots royaux. En effet les adultes se rendent aussi au niveau du Front Polaire pendant l'été. En revanche pour les empereurs et les éléphants, les adultes sont à cette période soit en bordure de banquise pour les manchots, soit en milieu océanique pour les femelles éléphants en voyage post-reproduction, les mâles étant alors soit restés à se nourrir sur le plateau de Kerguelen, ou en Antarctique.

De plus, pour les trois espèces, le lien avec les courants océaniques a été fort. Il explique en grande partie les trajectoires observées (avant leur retour dans les glaces en ce qui concerne les empereurs). De façon intéressante, lorsque l'on retire la composante des courants, des trajectoires observées des juvéniles, les angles obtenus (leurs orientations initiales ou *headings*) étaient majoritairement orientés face aux courants. **Ceci suggère une capacité des juvéniles non seulement à déduire le sens des courants, mais aussi à les cibler.** Les trajectoires observées étaient cependant à la fois dans le sens du courant et à

contre-courant pour les juvéniles de manchots royaux, alors qu'ils faisaient en moyenne face au courant circumpolaire antarctique. Les manchots empereurs avaient plutôt une tendance à aller à contre-courant lors de leur dispersion estivale (même si des portions significatives de leurs trajectoires étaient aussi dans le même sens que les courants). En revanche, les éléphants de mer présentèrent majoritairement des portions de trajets orientés dans le sens du courant lors de leur trajet de départ et à l'inverse pour le retour. **Mais dans tous les cas, pour les trois espèces les deux stratégies (i.e. de déplacements dans le sens du courant et à contre-courant), ont été observées. Il est donc possible que (1) les juvéniles utilisaient les courants pour se déplacer (2) pour se repérer ou (3) subissaient les courants.** La dernière hypothèse est la moins probable au regard de leurs vitesses de déplacements supérieures d'un facteur d'environ 10 pour les trois espèces, suggérant qu'ils pouvaient aisément nager à contre-courant.

Les fronts océaniques apparaissent aussi avoir une importance considérable sur les trajectoires des juvéniles. La zone antarctique située entre le sud du courant circumpolaire antarctique et le front polaire apparait être la zone océanique la plus importante pour les 3 espèces.

Globalement les modèles des habitats utilisés n'ont pas eu un pouvoir explicatif important pour les juvéniles de manchots. Peu de variables environnementales ont été retenues après la sélection de modèles et les déviances expliquées étaient assez faibles (<20%, Annexe 2). **Il est possible que la vitesse de déplacement horizontal ne soit donc pas le meilleur indice de comportement de nourrissage pour des plongeurs.** Les déviances expliquées des modèles prenant en compte la condition corporelle étant plus élevées, confortent cette conclusion. Cependant, la nature hétérogène de l'environnement océanique, en plus de la raréfaction des ressources, font que les juvéniles eurent à se déplacer constamment et prirent probablement peu de temps à ralentir dans les zones océaniques d'intérêts. **De plus, les juvéniles étant plus naïfs, doivent être aussi moins enclins à reconnaitre des indices de productivité océanique et donc passer moins de temps dans des zones pourtant profitables** (les modèles des manchots royaux adultes non-reproducteurs révèlent des ralentissements de leur vitesse de déplacement en fonction de la température d'eau de surface, de la profondeur de la couche de mélange et de la chlorophylle). **Néanmoins les modèles confirmèrent tout de même, au moins en été, que les juvéniles de manchots se retrouvent au niveau des zones productives des fronts océaniques**.

Pour les juvéniles éléphants de mer, les résultats sont très contrastés selon les saisons. En été, leur condition corporelle avait tendance à diminuer lors de leur phase de départ (aussi révélée par un effet positif de la bathymétrie et de la Chla, et négatif de la couche de mélange, correspondant de fait à leur départ du plateau de Kerguelen). A cette période, leur condition s'améliorait lorsque leur vitesse de déplacement diminuait et au niveau de température d'eau de surface de 5°C ce qui confirme leur utilisation du front polaire à cette période. En revanche les relations s'inversent à l'automne, c'est en effet dans les eaux de surface froides (au sud du front polaire) que leur condition augmenta le plus. Leur condition s'améliora alors pour des couches de mélanges optimales à 100m de fond, probablement situées au niveau du SACCF. Au contraire les vitesses plus rapides ont un effet positif sur leur condition. Le fait que l'EKE n'ait pas un effet significatif (aussi valable pour l'été) suggère une fois encore que les courants seraient plus utilisés à des fins d'orientation et de déplacements vers des zones plus productives. Enfin, il est important de constater l'effet négatif des faibles profondeurs bathymétriques sur la condition, suggérant que les individus se nourrissant sur le plateau de Kerguelen, ne sont pas arrivés pas à augmenter leur condition corporelle.

B. Ontogenèse du comportement de recherche alimentaire

1. Contexte

L'efficacité dans l'acquisition de nourriture est considérée comme étant influencée majoritairement par l'apprentissage et l'expérience chez les juvéniles. Les jeunes étant alors souvent supposés comme moins efficaces que les adultes à cause de limitations physiologiques plus importantes et d'un temps d'apprentissage long, particulièrement chez ces espèces à reproduction tardive. Pour survivre, les juvéniles sont donc supposés apprendre à se nourrir le plus rapidement possible à la fin de l'été, alors que leur environnement deviendra de moins en moins favorable par la suite, au fil des saisons. Les prédateurs marins plongeurs à respiration aérienne sont cependant contraints de revenir régulièrement à la surface pour refaire leurs réserves en oxygène. A cause de cette contrainte majeure, la plongée impose des limites physiologiques particulièrement importantes (influençant les temps d'apnée possibles).

Afin de dégager les effets des changements environnementaux de l'amélioration des capacités de plongées et d'acquisition de nourriture des juvéniles, un effort important a été mené pour comparer les juvéniles avec des adultes, et ceci à des saisons comparables (sauf pour les empereurs). Le lecteur est cependant invité à se référer aux annexes pour y découvrir les comparaisons détaillées entre les juvéniles et les adultes. Dans les résultats suivants, les comportements des adultes ne seront abordés que succinctement. L'ontogenèse des comportements de plongées est décrite de façon indépendante pour chaque espèce, mais la structure des paragraphes est partiellement similaire entre les parties. Dans un premier temps, les taux de progression des capacités de plongées sont décrits, et l'influence des phases de la journée (jour, crépuscule et nuit) au cours du temps est détaillée. Ensuite pour les royaux et les éléphants de mer, l'efficacité de plongée et les indices du nourrissage, en regard des limites physiologiques (limites aérobiques et/ou contraintes liées au changement de condition corporelle) sont analysés. L'efficacité de plongée des empereurs est aussi mise en perspective avec les conditions environnementales rencontrées (distance à la glace, et température de la colonne d'eau). Dans le cas des éléphants de mer, l'influence de la bathymétrie au niveau du plateau de Kerguelen est analysée en détail.

Une interprétation générale des résultats avec une comparaison des différences entre les espèces clôture le chapitre de l'Ontogenèse.

2. Manchots royaux juvéniles

Les paramètres de plongées (profondeur, durée de plongée et temps de surface) ont évolué différemment au cours du temps chez les juvéniles et les adultes non-reproducteurs (Figure 38, cf. Annexe 1). **Ainsi les juvéniles augmentèrent leurs performances de plongées progressivement, avec une augmentation plus forte en hiver. Malgré des capacités de plongées similaires aux adultes en hiver, les juvéniles n'atteignirent pas complètement les mêmes aptitudes** même après 42 semaines passées en mer. De plus, les juvéniles nécessitèrent plus de temps en surface pour récupérer après leurs plongées (Figure 38). Au printemps suivant, les paramètres de plongées diminuèrent de nouveau à la fois pour les adultes et les juvéniles.

Les juvéniles présentèrent une activité de plongée nocturne plus importante que les adultes (Figure 39, cf. Annexe 2). Pendant la journée les juvéniles ont commencé à éviter la couche de mélange entre 20 et 100 m de profondeur à partir de l'hiver austral (juin) alors que ces profondeurs ne furent quasiment pas exploitées par les adultes non-reproducteurs, ceci dès leur départ en mer (Figure 39, cf. Annexe 2).

Le ratio entre le temps de récupération en surface et la durée de plongée est considéré comme un indice de l'efficacité de la plongée : plus il est bas et plus les individus optimisent le temps passé sous l'eau. **Les juvéniles présentèrent un ratio plus élevé que les adultes et ce ratio augmenta fortement en hiver, principalement pour les plongées de nuit** (Figure 40).

Les relations entre le temps de récupération en surface et la durée de plongée durant le jour sont présentées dans la Figure 41. La limite de plongée aérobique comportementale (bADL) identifiée à partir de ces relations fut de 2 min et identique pour les juvéniles et les adultes, quel que soit la saison.

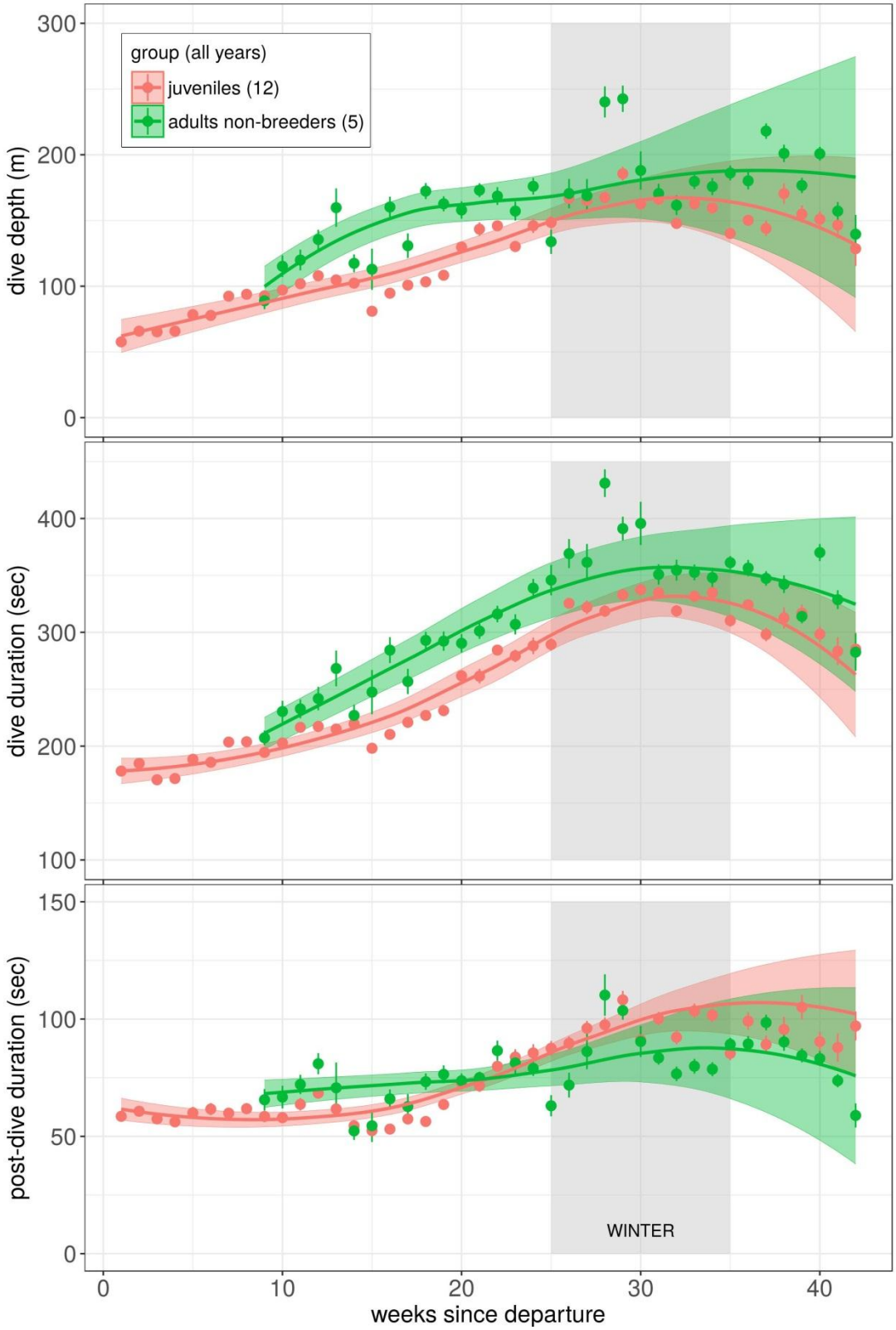


Figure 38 : Evolution des paramètres de plongées au cours du temps au cours des deux années de suivis de juvéniles de manchots royaux et des adultes non-reproducteurs (étant partis un peu plus tard). Les points indiquent les moyennes +/- SE des paramètres de plongées. Les lignes représentent les estimations des modèles mixtes avec les IC à 95% représentés par les bandes de couleurs.

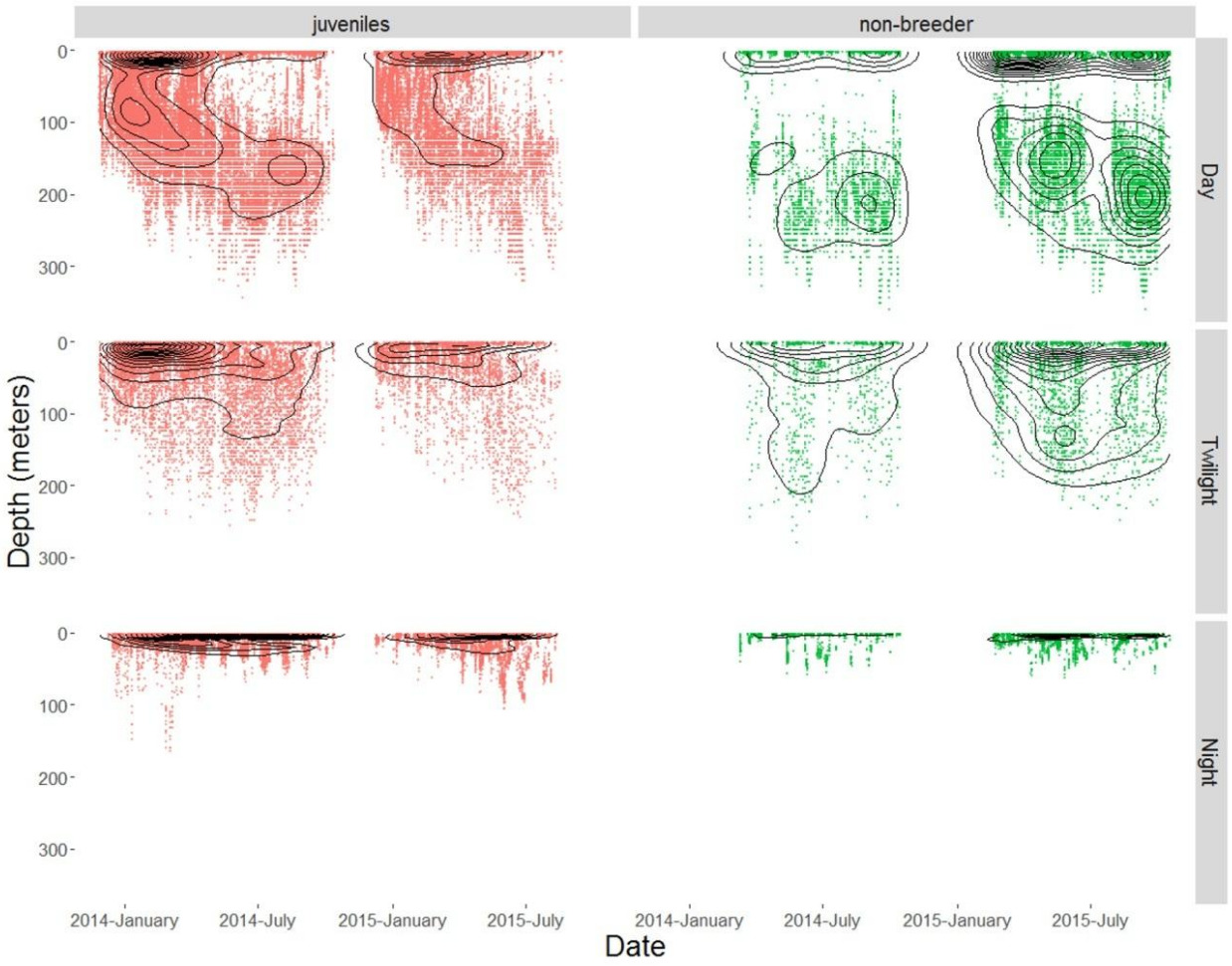


Figure 39 : Profondeurs de plongées maximales enregistrées pour chaque plongée chez les juvéniles de manchots royaux (en rouge) et adultes non-reproducteurs (en vert) durant les trois périodes de la journée (Day : jour, Twilight : crépuscule et Night : nuit). Les iso-lignes représentent des courbes de densité permettant l'estimation des zones concentrant le plus de plongées.

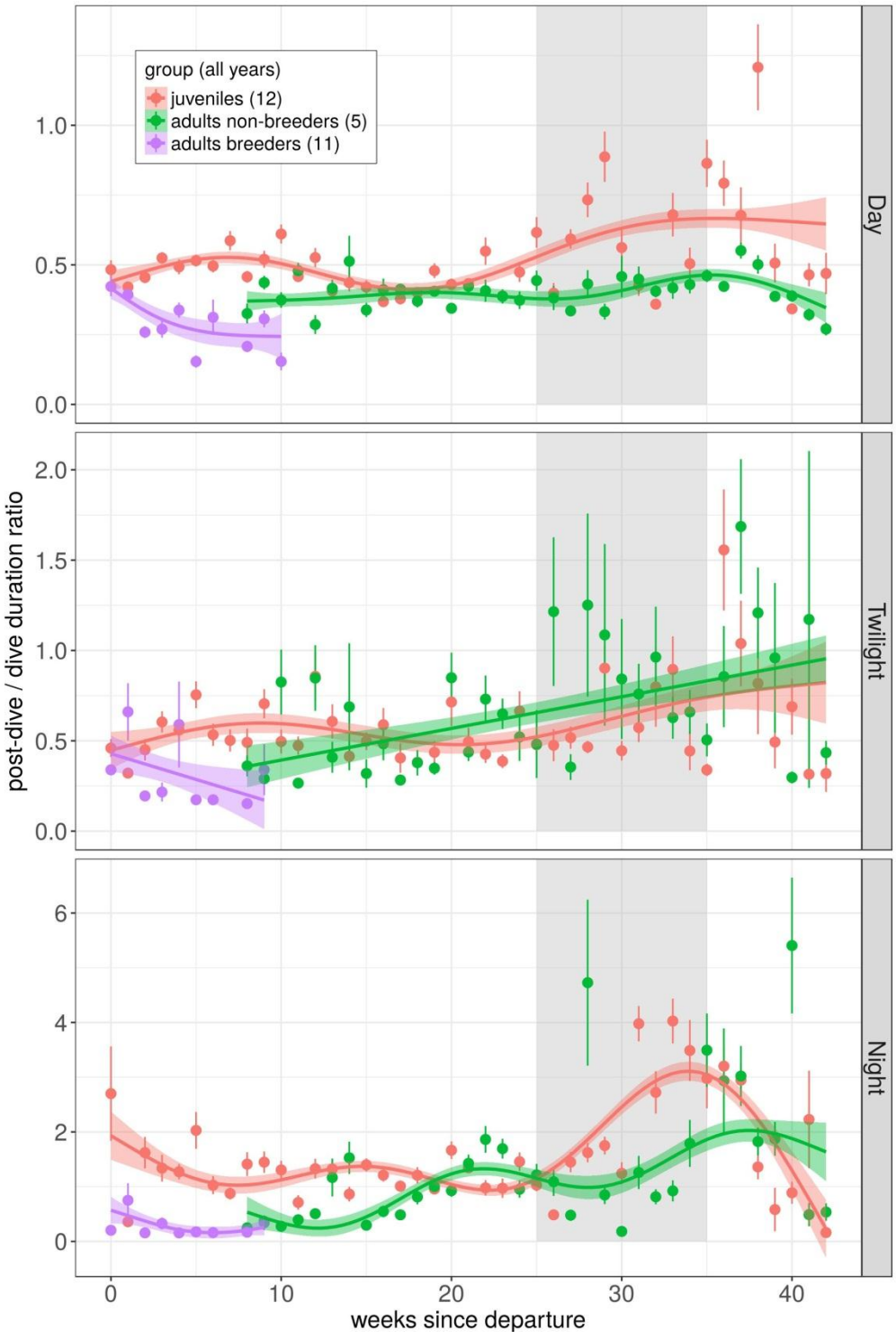


Figure 40 : Ratio entre les durées de surface (post-dive) et la durée de plongée (dive duration) au cours du temps chez 3 groupes de manchots royaux (juvéniles, adultes reproducteurs et adultes non-reproducteurs) durant les trois périodes de la journée (Day : jour, Twilight : crépuscule et Night : nuit). Les points indiquent les moyennes +/- SE des paramètres de plongées. Les lignes représentent les estimations des GAMMs avec les IC à 95% représentés par les bandes de couleurs. La zone grisée correspond à l'hiver austral. Un ratio faible indique des temps de surface plus réduit et donc un temps plus long passé sous l'eau.

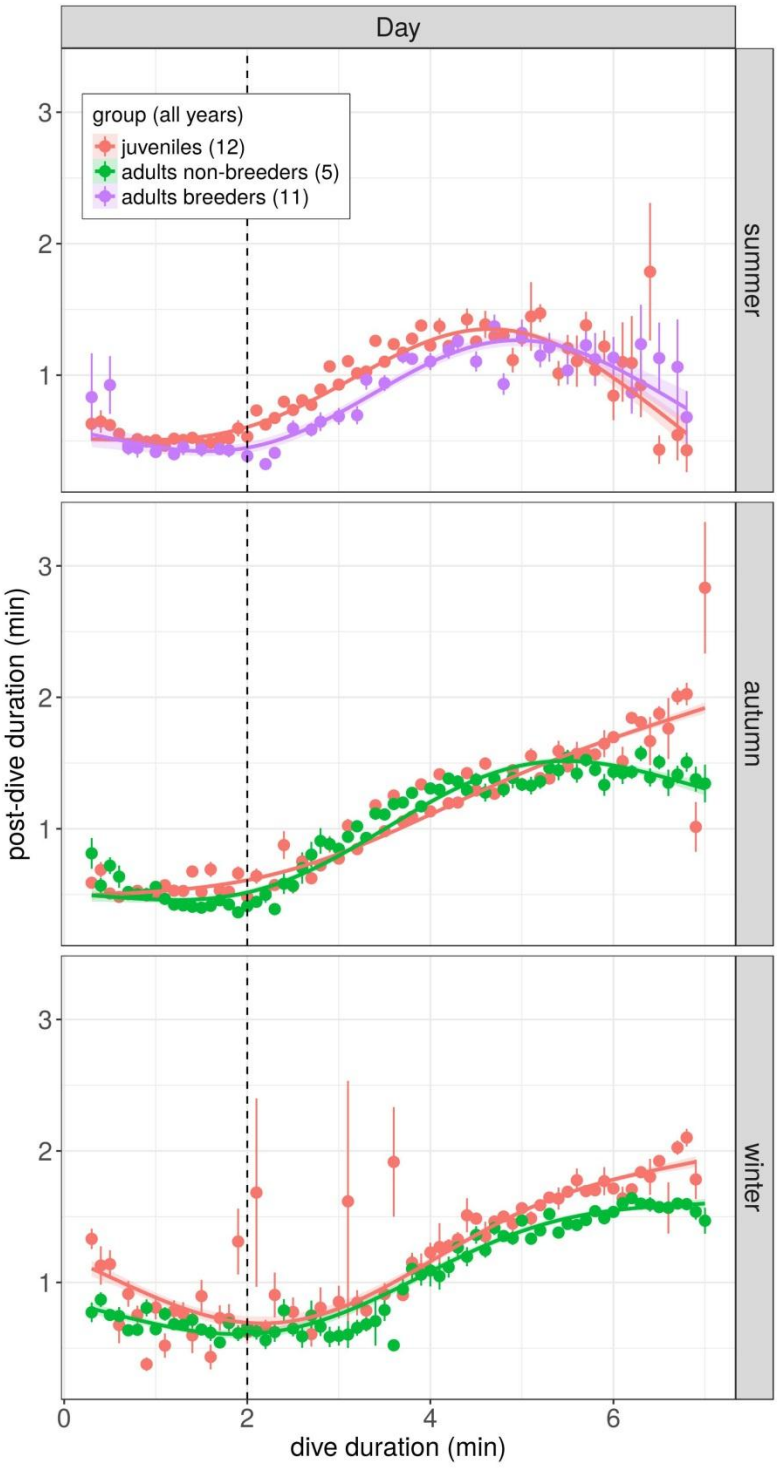


Figure 41 : Relation entre temps de récupération en surface (post-dive duration) et durée de la plongée (dive duration) chez les 3 groupes de manchots royaux (juvéniles, adultes reproducteurs, adultes non-reproducteurs) pour les 3 saisons (été, automne, hiver). Les lignes représentent les estimations des GAMMs avec les IC à 95% représentés par les bandes de couleurs. La ligne en pointillé correspond à point de départ d'augmentation des temps de surface, suggérant une estimation de la bADL (*behavioral Aerobic Dive Limit*).

3. Manchots empereurs juvéniles

Les juvéniles augmentèrent leurs performances de plongées (profondeur, durée de plongée) progressivement, avec une première augmentation plus importante entre février et mars (à leur arrivée à proximité du front polaire) et une deuxième augmentation plus importante encore à partir du mois de mai, après leur retour dans les glaces (Figure 42).

Les analyses des distributions des profondeurs de plongées en fonction de la distance à la bordure des glaces (cf. Annexe 6) montrent que les profondeurs de plongées en journée devinrent de plus en plus bimodales jusqu'en mars. La première modalité étant centrée à 25 m et la deuxième à 75 m, à la fin du mois de mars (Figure 43, A). Les plongées du crépuscule étaient peu profondes (~25 m) durant toute cette même période. Lors de leur retour vers les glaces, entre avril et juin, cette bimodalité des profondeurs de plongée se retrouva au fur et à mesure que les juvéniles s'enfoncèrent dans les glaces, avec en revanche des plongées du crépuscule de plus en plus profondes (Figure 43, B&C). En hiver et dans les glaces, les juvéniles plongèrent majoritairement dans les 100 m de profondeur en journée, alors que les plongées devinrent plus importantes et nettement plus bimodales pendant le crépuscule (Figure 43, D&E).

La Figure 44 présente les températures enregistrées le long des profils de plongées et le temps passé par les individus par classes de profondeurs. Entre février et mars, les profils de plongées révélèrent des températures plus chaudes le long de la colonne d'eau (>2°C) confirmant que les individus ciblèrent des zones de *downweling* au niveau du front polaire. En hiver, dans les glaces les températures de surface plus froides (<0, cf. Annexe 6) correspondent aux eaux antarctiques de surface (*AASW*). Cependant les profils de plongées révélèrent une utilisation d'une couche plus chaude en profondeur (>100m) correspondant très vraisemblablement à l'eau de profondeur circumpolaire modifiée (*mCDW*), qui est généralement plus chaude (>1°C, cf. Annexe 6) en remontant le long de la pente du plateau antarctique.

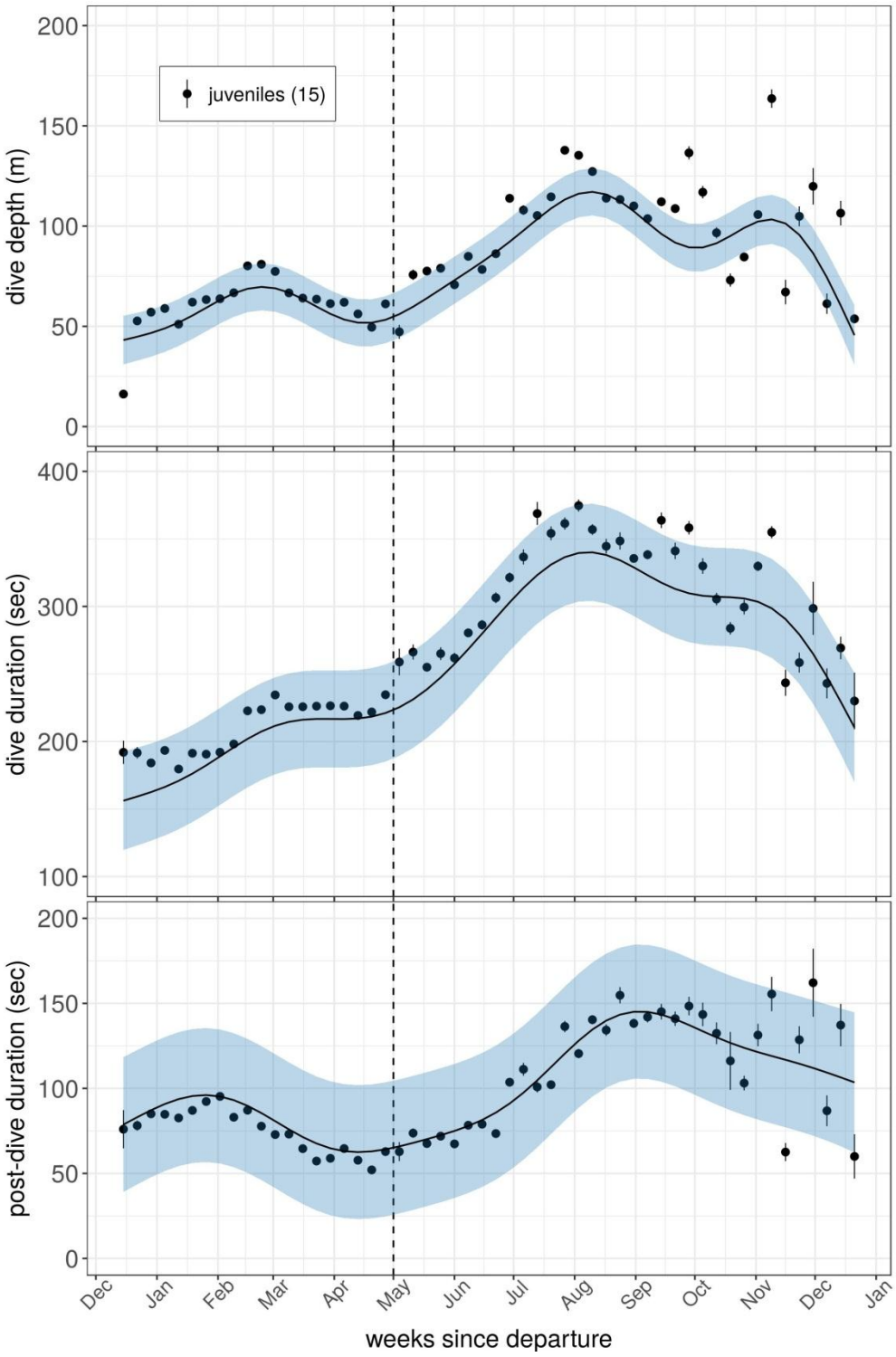


Figure 42 : Evolution des paramètres de plongées au cours du temps au cours des l'année de suivi de juvéniles de manchots emperuers (n=15). Les lignes noires représentent les estimations des GAMMs avec les IC à 95% représentés par les bandes de couleurs. La zone grisée correspond à l'hiver austral. La ligne en pointillée correspond à la date maximale de retour dans les glaces de l'ensemble des juvéniles.

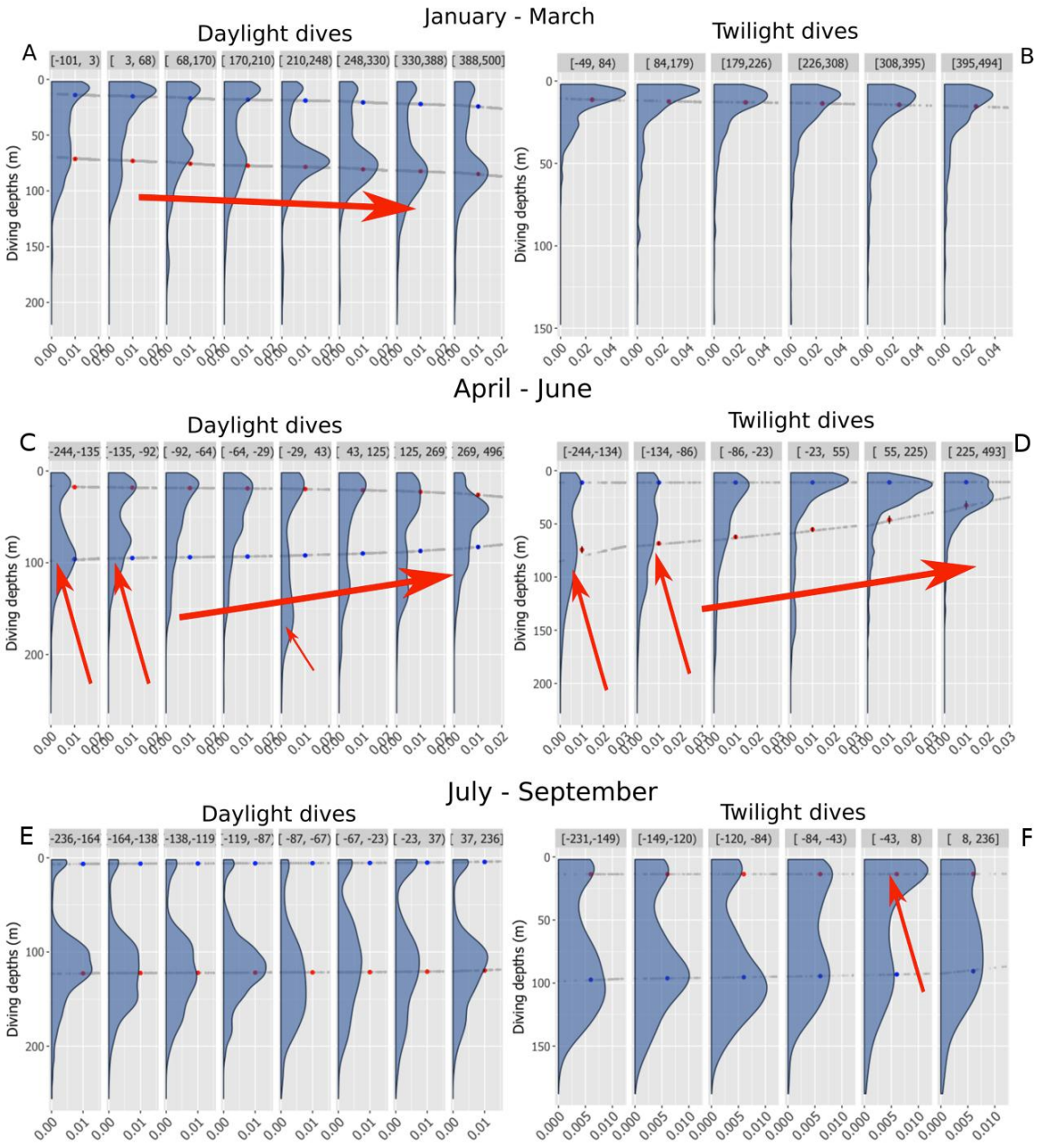


Figure 43 : Distribution des profondeurs de plongées des juvéniles empereurs en fonction de la distance à la bordure des glaces et selon les saisons (été/ automne : janvier à mars, automne : avril à juin, hiver : juillet à septembre) et selon le moment de la journée (Day : jour, Twilight : crépuscule). Chaque distance à la bordure de glace a été séparée par des classes de distances d'un nombre d'observation égals entre chaque classe. Les droites grisées correspondent aux estimations des « modèles à mélange » et les points rouge et bleu représentent les valeurs moyennes de chaque mode. Les flèches rouges indiquent les tendances importantes

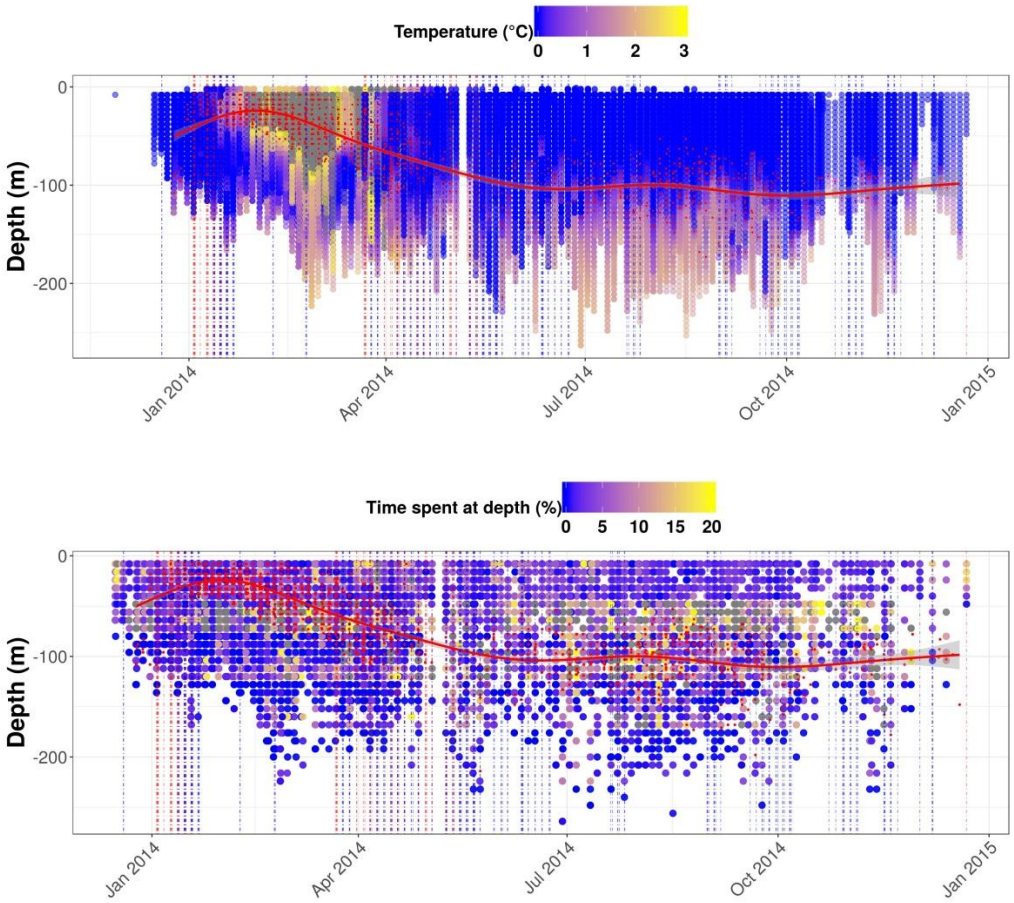


Figure 44 : Série temporelle des profils de profondeur de plongée et de température des juvéniles empereurs. Le graphique du haut représente les minima de température enregistrée le long des profils (n=3538) et le graphique du bas représente le temps passé par profondeur le long des même profils. Les points rouges représentent la profondeur de la couche de mélange pour chaque profil et la courbe rouge est la ligne de l'estimation de la couche de mélange (GAM). Les lignes verticales en pointillés rouges et bleus correspondent aux profils de plongées situés sur le haut ou le bas de la pente du plateau antarctique (respectivement).

En hiver, le temps de plongée moyen des juvéniles augmenta jusqu'à 5.39+/-2.24 (max 19.8 min). Leur efficacité de plongée (en termes de temps de surface relativement au temps de plongée), augmenta nettement jusqu'à leur arrivée à la bordure des glaces (en mai) pour ensuite diminuer pendant l'hiver, et ce de façon plus importante en journée en comparaison du crépuscule (Figure 45**). Comme pour les royaux, la limite de plongée aérobique comportementale (*bADL*) fut d'environ 2 min et identique pour les juvéniles et les adultes, peu importe les saisons** (Figure 45).

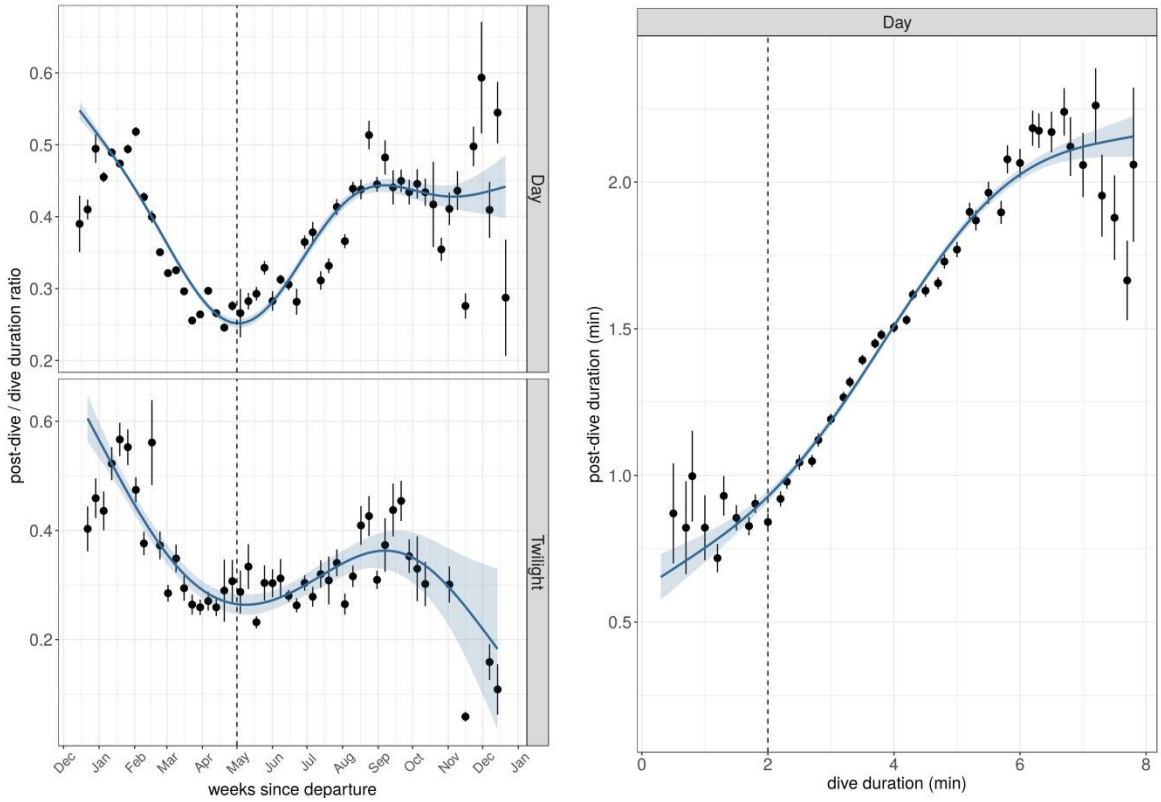


Figure 45 : A gauche, ratio entre les durées de surface (« post-dive ») et durée de plongée (« dive duration ») au cours du temps chez les juvéniles de manchots empereurs (n=15), durant les trois périodes de la journée (Day : jour, Twilight : crépuscule). Les points indiquent les moyennes +/- SE des paramètres de plongées. Les lignes représentent les estimations des GAMMs avec les IC à 95% représentés par les bandes de couleurs. Un ratio faible indique des temps de surface plus réduit et donc un temps plus long passé sous l'eau. La ligne en pointillée correspond à la date maximale de retour dans les glaces de l'ensemble des juvéniles

A droite, relation entre temps de récupération en surface (post-dive duration) et durée de la plongée (dive duration) chez les juvéniles de manchots empereurs (n=15) durant la journée. Les lignes représentent les estimations des GAMMs avec les IC à 95% représentés par les bandes de couleurs. La ligne en pointillé correspond au point de départ d'augmentation des temps de surface, suggérant une estimation de la bADL (*Behavioural Aerobic Dive Limit*).

4. Éléphants de mer juvéniles

Les profondeurs de plongées des juvéniles augmentèrent progressivement avec le temps, atteignant 227+/-50 m (max 720 m) de moyenne après 8 mois passés en mer (Figure 46). Les individus qui restèrent sur le plateau de Kerguelen à la fin du suivi effectuèrent majoritairement des plongées épi-benthiques à moins de 250 m de profondeur**. Les changements des vitesses de dérives passives (i.e. indice de la condition corporelle) effectuées par les juvéniles peuvent être découpés en 3 phases** (cf. Annexe 3) : (1) le départ (les premiers 50 jours en mer) (2) la phase centrale (entre 50 et 100 jours) et (3) le retour (après 100 jours). **Durant la première phase, tous les juvéniles eurent leurs vitesses de dérives en diminution** et atteignirent des minima négatifs (i.e. perte de condition corporelle, ou diminution de leur flottabilité). **Durant la seconde phase, 9 individus augmentèrent leurs vitesses de dérives et passèrent en flottabilité positive** à la fin de la phase (*drift rates*>0, Figure 46). Les 11 autres individus restèrent en revanche, en flottabilité négative (*drift rates*<0, Figure 46). **Finalement, durant la troisième phase et après l'augmentation de leur flottabilité, 3 des individus diminuèrent de nouveau leur flottabilité alors que 3 autres individus restèrent en flottabilité négative** (les tags des 14 individus restants s'étant alors arrêtés pendant cette phase, cf. Annexe 3). **Durant ces trois phases, les juvéniles diminuèrent progressivement leur effort de nage en descente et changèrent leur effort de nage à la remontée, de façon inversement proportionnelle aux changements de dérives passives** (Figure 46, cf. Annexe 3).

Lors du passage en flottabilité positive 8 individus (sur 9) commencèrent leurs retours en direction de Kerguelen (Figure 47, cf. Annexe 3). Les trois individus qui restèrent ensuite sur le plateau de Kerguelen restèrent en flottabilité négative (Figure 47, cf. Annexe 3).

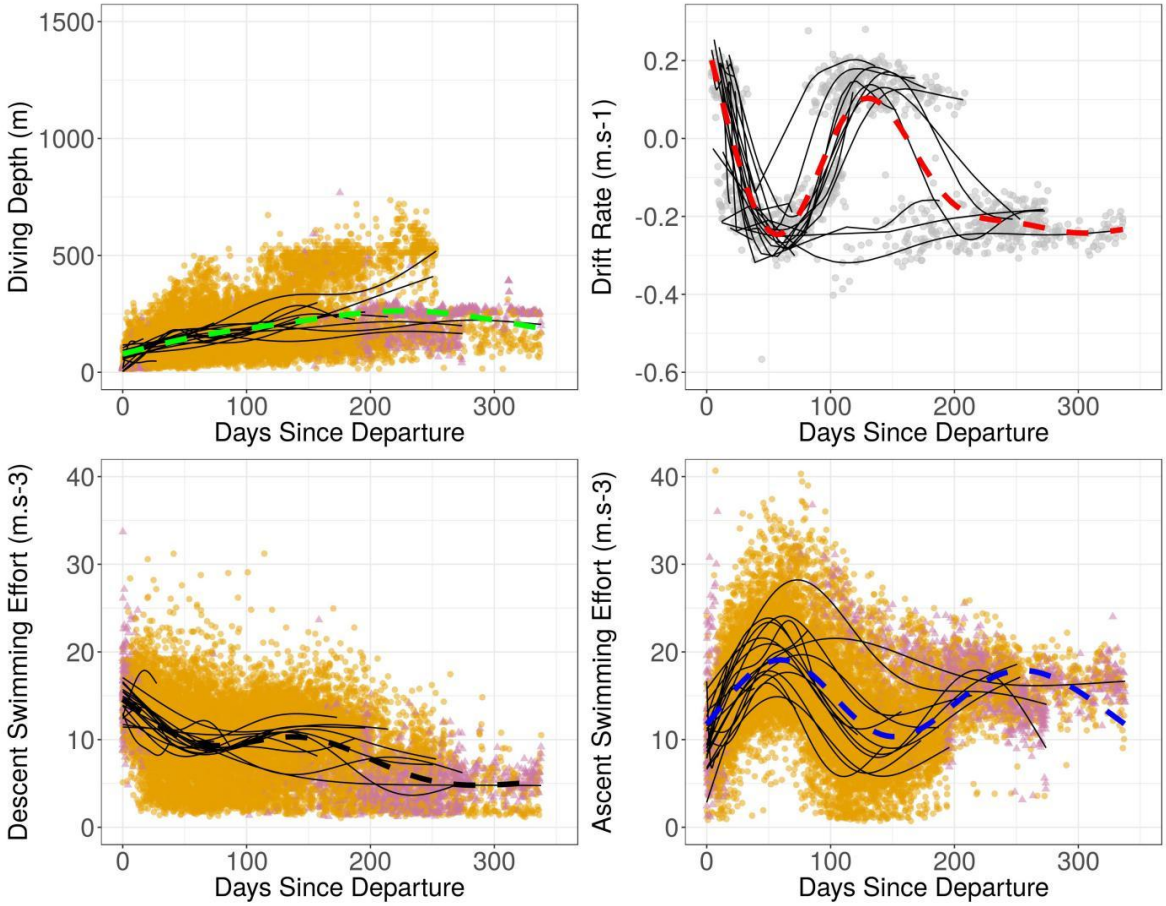


Figure 46 : Evolution des paramètres de plongée chez les juvéniles d'éléphants de mer (n=20). Les lignes de couleurs en pointillés indiquent les estimations de la partie fixe des GAMMs. Les lignes fines noires représentent l'estimation des effets aléatoires individuels. Les points ronds orange indiquent des plongées pélagiques alors que les triangles violets des plongées epi-benthiques.

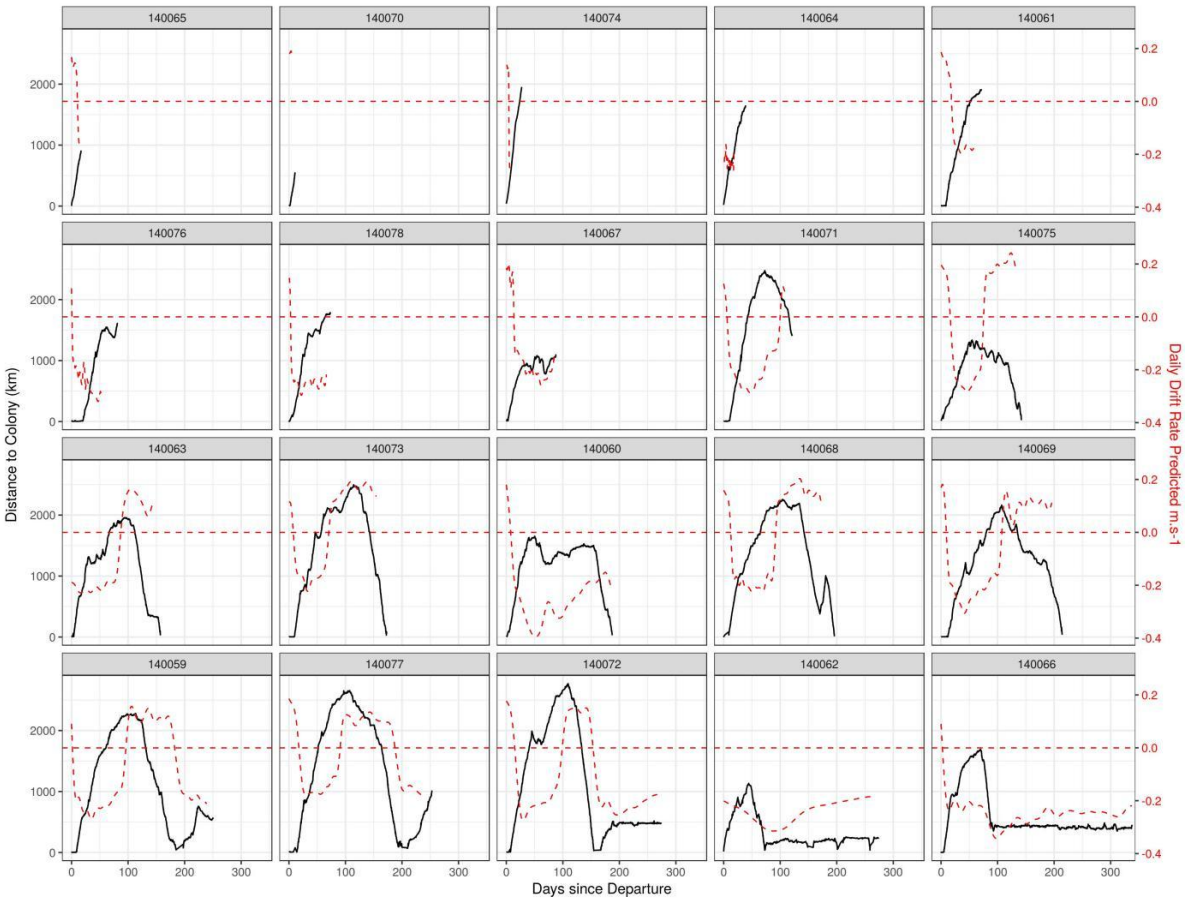


Figure 47 : Relations entre les distances à la colonie (lignes noires) et les changements de condition corporelle (drift rate, en rouge) en fonction du nombre de jours écoulés depuis le départ à la colonie de 20 juvéniles éléphants de mer. La ligne horizontale rouge indique une vitesse nulle, soit une flottabilité neutre. Les trois derniers individus 140072, 140062 et 140066 sont les individus à être restés sur le plateau de Kerguelen après leur phase de retour.

Pendant les 100 premiers jours passés en mer les juvéniles effectuèrent environ 2 fois plus de tentatives de captures de proies que les adultes femelles. Après 100 jours ces taux diminuèrent pour atteindre des niveaux comparables (Figure 48, cf. Annexe 3).

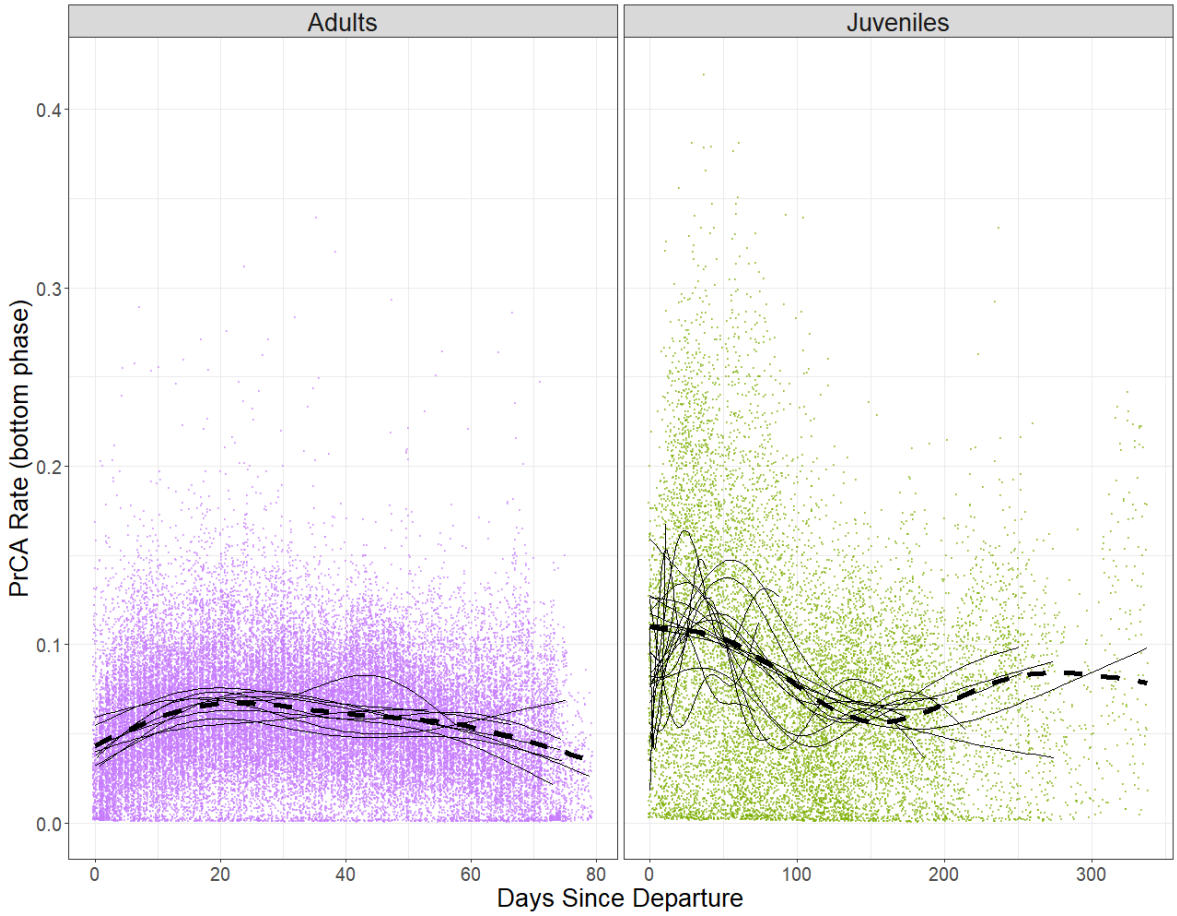


Figure 48 : Comparaison de l'évolution des taux de capture de proies (PrCA rate) entre 9 femelles adultes d'éléphant de mer en voyage de post-reproduction (violet) et 20 juvéniles (vert). Les lignes de couleurs en pointillés indiquent les estimations de la partie fixe des GAMMs alors que les lignes fines noires représentent l'estimation des effets aléatoires individuels. Les points colorés en dessous représentent les données brutes.

Dès le départ, les juvéniles présentèrent une différence d'activité de plongées entre le jour et la nuit. Ce comportement de plongées nycthémérales s'accentua progressivement au cours du temps, surtout après 15 semaines passées en mer ce qui correspond au début de l'hiver austral. Les individus qui restèrent sur le plateau de Kerguelen présentèrent un comportement nycthéméral moins marqué (cf. Annexe 3).

Les relations entre les temps de récupération en surface (*surface duration*) et les autres paramètres de plongées sont présentées dans la Figure 49**. La relation entre le temps de**

surface avec les durées de plongées ou les profondeurs de plongées ne permet pas de délimiter une limite de plongée aérobique comportementale (*bADL*), à la fois pour les juvéniles et les adultes femelles (post-reproduction) suggérant que tous les individus restèrent en deçà de leurs limites physiologiques. De plus, pour une durée de plongée donnée, les juvéniles présentèrent des durées de surface plus courtes. En revanche, pour une même augmentation de l'effort de nage total fourni entre deux plongées les juvéniles augmentèrent le temps de surface plus rapidement (i.e. pentes plus fortes, Figure 49, cf. Annexe 3).

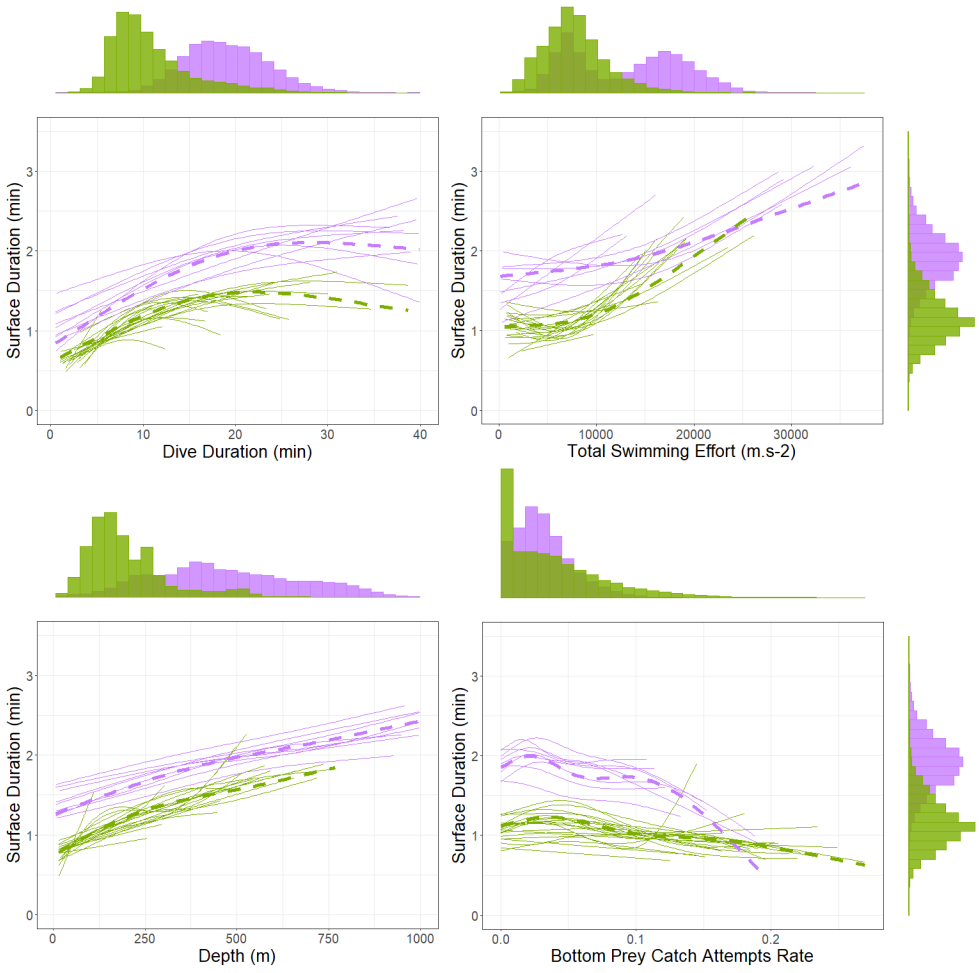


Figure 49 : Comparaison des durées de surface de 9 femelles adultes en voyage de post-reproduction (violet) et 20 juvéniles (vert) selon 4 paramètres de plongées : durée de plongée, effort de nage total, profondeur de plongée, et tentatives de captures de proies au fond de la plongée. Les lignes de couleurs en pointillés indiquent les estimations de la partie fixe des GAMMs alors que les lignes fines noires représentent l'estimation des effets aléatoires individuels.

5. Interprétations

Les juvéniles des trois espèces montrèrent une amélioration progressive de leurs capacités de plongées au cours du temps. Cependant, seulement quelques jours après leur départ, les juvéniles étaient déjà capables d'effectuer des plongées profondes (>100 m pour les manchots et >250 m pour les éléphants). Probablement à cause de leur plus petite taille, d'une capacité de stockage d'oxygène plus limitée et du temps d'apprentissage nécessaire dans l'acquisition des techniques de plongées, les juvéniles furent malgré tout généralement plus contraints à effectuer des plongées moins profondes et moins longues que les adultes.

De fait, les juvéniles ne pouvaient pas alors se nourrir autant des mêmes proies que les adultes, situées généralement plus en profondeur. Les plongées profondes que les jeunes parvenaient toutefois à effectuer peuvent alors s'avérer les plus bénéfiques, voir même être critiques pour le maintien de leur condition corporelle. Pour les éléphants de mer, les taux des tentatives de captures de proies effectuées les 100 premiers jours étaient plus élevés que ceux des adultes. Les juvéniles pouvaient donc être au départ plus généralistes et tenter de capturer tout type de proies, à des plus faibles profondeurs (e.g. poissons autres que les myctophides). Pour les manchots, il n'est pas exclu qu'avec des plongées au départ en moyenne entre 25 et 75 m, soient associées des prises alimentaires de proies de petites tailles telles que des crustacés.

De plus, les trois espèces présentèrent une certaine activité de plongée et de nourrissage pendant le crépuscule et la nuit, en effectuant des plongées moins profondes, ce qui suggère qu'ils ciblèrent à ce moment des proies effectuant des comportements nycthéméraux. A cause de leurs plus faibles capacités de plongées et probablement de nourrissage durant la journée, **la compensation par des prises alimentaire au crépuscule et à la nuit pouvaient alors aussi s'avérer très importante** dans le maintien de la condition corporelle.

La différence de profondeur de plongée entre le jour et la nuit s'accentua au cours du temps, notamment à partir de l'automne, dans le même temps que les ressources de l'océan austral se raréfiaient et que les proies se retrouvaient plus en profondeur. Les jeunes royaux et empereurs, situés à ce moment au niveau du front polaire, se mirent alors à dépasser la couche de mélange médiane et à cibler des profondeurs supérieures à 100 m. Les jeunes éléphants de mer plongèrent à des moyennes de 200 m et diminuèrent le taux de tentatives de captures de

proies. **Ceci suggère qu'à partir de l'automne austral, les juvéniles non seulement s'ajustaient aux changements de leur environnement mais changeaient aussi probablement de régime alimentaire en ciblant des proies situées plus profondément, et vraisemblablement plus riches énergétiquement.**

En hiver, les capacités de plongées augmentèrent encore : les juvéniles éléphants de mer atteignirent des plongées supérieures à 500 m (max 768 m), avec des durées de plongées maximales observées de plus 30 min (max 34.7 min). Les manchots royaux à cette période atteignirent des profondeurs moyennes dépassant les 150 m (max 344 m) pour des durées dépassant les 6 min (max 9.8 min), puis ces paramètres de plongées diminuèrent de nouveau au printemps suivant. **Ces variations de comportements, suggèrent une fois encore un ajustement de leurs comportements face aux changements de leur environnement.** En hiver, les manchots empereurs effectuèrent alors des plongées de plus en plus profondes et bimodales pendant le crépuscule, et de plus en plus centrées sur les 150 m de fond (max 263 m) pendant la journée, au fur et à mesure qu'ils dépassèrent la limite de la bordure des glaces. De plus, les données de temps passé en profondeur et de température de la colonne d'eau confirment qu'à cette période, les juvéniles augmentèrent leurs capacités de plongées la journée et au crépuscule et parvinrent alors à cibler la zone de productivité liée à la pente du plateau antarctique. En revanche, **lorsque les jeunes étaient plus proches de la bordure des glaces (i.e. plus au Nord), les plongées au crépuscule peu profondes étaient plus fréquentes, ce qui suggère des prises alimentaires situées sous la glace et correspondant probablement à du krill antarctique *Euphausia superba*.**

Le temps passé en surface relativement au temps passé en plongée, un indice de l'effort de plongée, était plus élevé que celui des adultes pour les juvéniles royaux, principalement pendant le jour et la nuit. La différence fut encore plus importante en hiver durant lequel le ratio augmenta nettement pour les juvéniles indiquant un effort fourni plus important de recherche alimentaire alors que les ressources se raréfiaient. **A l'inverse le ratio des empereurs diminua fortement jusqu'à leur retour dans les glaces en mai.** Cette réduction du temps de surface pourtant concomitante à une augmentation moyenne des profondeurs de plongées, suggèrent que les capacités des empereurs s'améliorèrent. Cependant **la nouvelle augmentation des temps de surface qui suivit en hiver, suggère aussi un effort plus important fourni durant cette période probablement du (1) à la raréfaction de ressources (2) à la diminution de la luminosité durant l'hiver austral.**

Pour deux espèces de manchots, la valeur seuil de durée correspondant à une plus forte augmentation des temps de surface semble être autour de 2 min. Cependant les pentes de la phase d'augmentation des temps de surface suivante n'étaient pas très fortes dans le cas des manchots royaux, et de plus, comparables à celles des adultes. Ceci suggère que les juvéniles restèrent en dessous de leurs limites physiologiques (*ADL*). Les juvéniles éléphants de mer quant à eux ne démontrèrent pas de durées limites physiologiques comportementales (*bADL*). Au contraire, ils présentèrent des temps de surface plus faibles que les adultes pour une profondeur ou une durée de plongée donnée. Ceci suggère que les jeunes, comme les adultes, restèrent aussi en dessous de leurs limites physiologiques, et que probablement pour compenser leur moindre efficacité à atteindre fréquemment de fortes profondeurs et à capturer des proies, les juvéniles devaient compenser en réduisant leurs temps de surface et passer plus temps à plonger. Il est aussi possible que du fait de leur plus petite taille, les juveniles nécessitèrent moins de temps à récuperer leur réserve d'oxygène.

Les changements de condition corporelle révélés par les changements de leurs vitesses de dérives passives chez les juvéniles d'éléphants de mer eurent un effet considérable sur leurs comportements de plongées. En effet, les juvéniles ajustèrent finement leur effort de nage en fonction de leur condition, principalement durant les phases de remontée des plongées. Lorsque leur condition s'améliora au cours de leur voyage alimentaire, les juvéniles diminuèrent leur effort de nage à la remontée et *vice versa*. La vitesse de remontée est probablement critique pour les prédateurs marins plongeurs puisque une trop grande vitesse de remontée peut provoquer des accidents de décompression qui pourraient être fatals. **Il est remarquable de constater que les juvéniles arrivèrent rapidement à ajuster leurs comportements de nage à la remontée probablement pour éviter de tels risques liés à la décompression.** De plus, lorsque leur condition se dégrada, passant alors en flottabilité négative, les juvéniles avaient alors tendance à diminuer leur effort de nage à la descente, se laissant alors descendre pour un moindre coup énergétique, comme cela a déjà pu être observé chez les adultes.

Enfin, la période où les juvéniles d'éléphants de mer réussirent à améliorer au cours de leurs trajets, fut caractérisée par le retour rapide à leur colonie d'origine, pour effectuer de courts séjours à terre. Leurs changements de flottabilité peuvent alors être aussi interprétés comme une contrainte à la plongée, étant donné que le coût du transport optimal est atteint à la neutralité. Les juvéniles furent alors contraints pour atteindre des profondeurs profitables et amorcèrent leur phase de retour.

C. Mortalité des juvéniles

1. Contexte

Chez la plupart des animaux longévifs, les juvéniles survivent moins bien que les adultes. Dans le cas des prédateurs marins plongeurs à respiration aérienne, les capacités de plongées et l'efficacité d'acquisition de nourriture plus réduites sont considérées comme étant des facteurs influençant la mortalité chez les juvéniles. Ces capacités sont largement influencées par l'apprentissage, l'expérience et la physiologie des individus et dépendent donc aussi des variations de l'environnement. Les juvéniles présentant des capacités de plongées plus réduites devront alors compenser en augmentant leur effort de recherche alimentaire, en changeant d'habitats et/ou de proies tout en restant en dessous de leurs limites physiologiques. Si les individus de plus faible qualité, c'est à dire présentant des mauvaises conditions corporelles au départ et/ou des vitesses de progression de leurs capacités d'acquisition de la nourriture plus faibles, se retrouvent à devoir dépasser leurs limites physiologiques, ils devraient alors périr au moment où les conditions environnementales deviennent les plus difficiles.

Les données de suivi des comportements individuels sur du long terme nous ont permis de détecter la mortalité en mer dans plusieurs cas. **Pour chaque espèce l'arrêt des balises avant la date prévue d'arrêt des batteries des balises est apparu chez plusieurs individus.**

Afin de proposer des hypothèses des causes de la mortalité chez les 3 espèces, le comportement de plongée et les distributions spatiales lors des dernières semaines avant l'arrêt des balises de ces individus sont comparés aux autres individus sur des durées comparables. Une interprétation générale des résultats avec une comparaison des différences entre les espèces clôture le chapitre de la Mortalité.

2. Manchots royaux juvéniles

La durée totale de transmission des balises, pour l'ensemble des juvéniles, montra clairement 2 groupes (Figure 50, cf. Annexe 1) : un groupe de moins de 115 jours de suivi (n=5, *dead group*) et un autre de plus de 200 jours (n=12, *surviving group*).

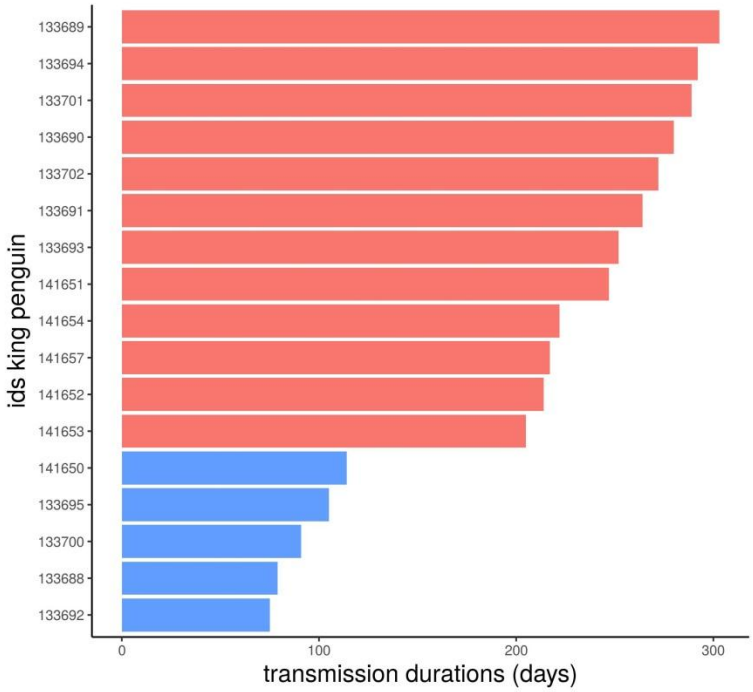


Figure 50 : Durée totale de transmission des balises des 17 juvéniles de manchots royaux au cours. En bleu sont indiqués les individus ayant subi de la mortalité et en rouge les individus ayant survécus

Les paramètres de plongées (profondeur et durée) des individus suspectés morts en mer, diminuèrent progressivement pendant le dernier mois de suivi, avant l'arrêt de leur balise. Ce dernier mois (mars) correspond au début de l'automne austral. En comparaison, les adultes et les juvéniles ayant survécus durant toute la durée de suivi commencèrent justement à augmenter leurs performances à partir de cette saison (Figure 51, cf. Annexe 1).

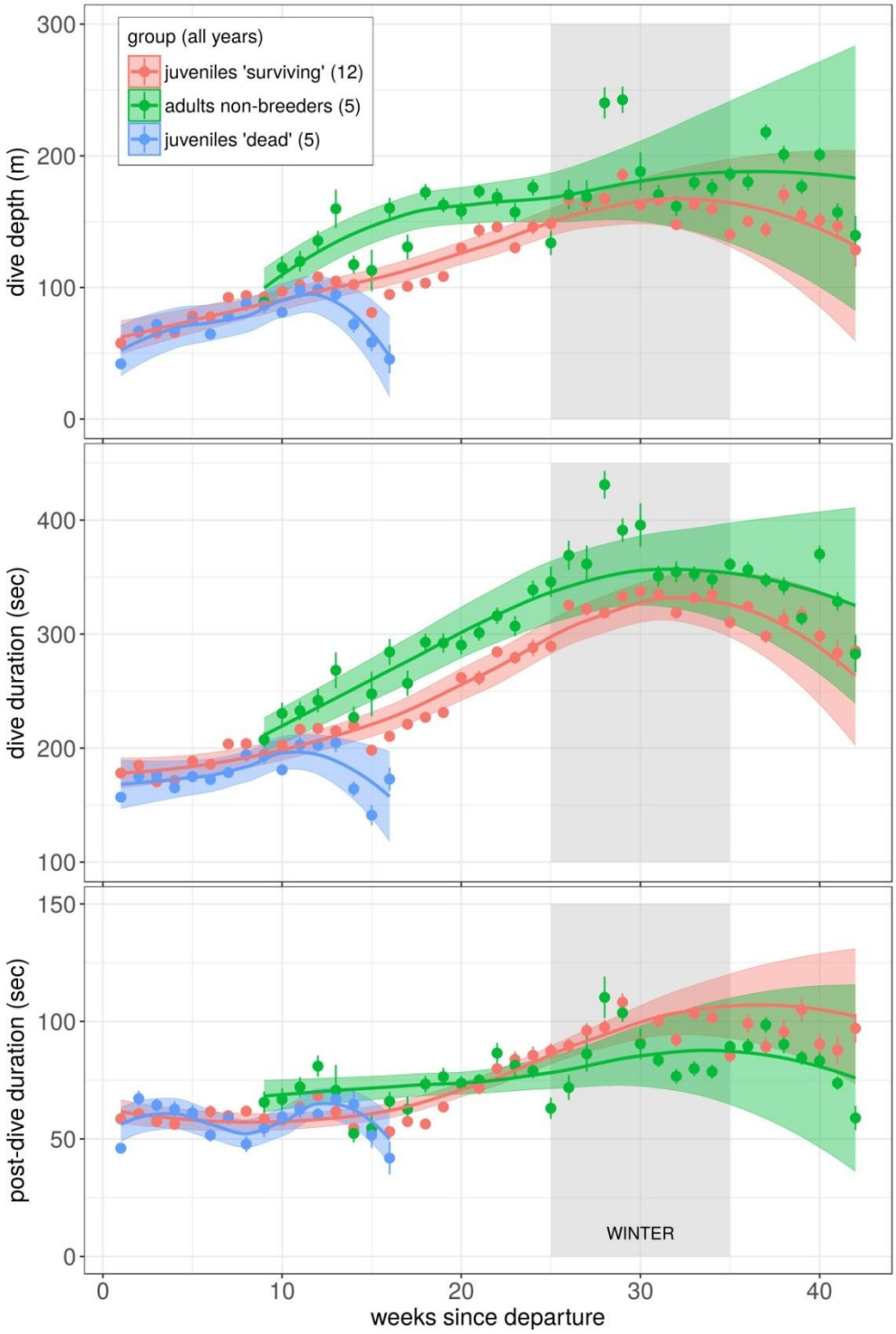


Figure 51 : Evolution des paramètres de plongées au cours du temps au cours des deux années de suivis de juvéniles de manchots royaux et des adultes non-reproducteurs (étant partis un peu plus tard). Les points indiquent les moyennes ± SE des paramètres de plongées. Les lignes représentent les estimations des modèles mixtes avec les IC à 95% représentés par les bandes de couleurs.

Au mois de mars, les individus suspectés morts en mer plongèrent majoritairement à des profondeurs plus faibles pendant la journée, en comparaison des autres individus (Figure 52). Au contraire, les autres individus parvinrent durant cette même période, à atteindre des profondeurs supérieures à 150 m. Cependant les individus suspectés morts en mer plongèrent majoritairement plus profondément durant le crépuscule comparé aux autres juvéniles (Figure 52), ce qui suggère un effort accru dans la recherche alimentaire, à des profondeurs moindres.

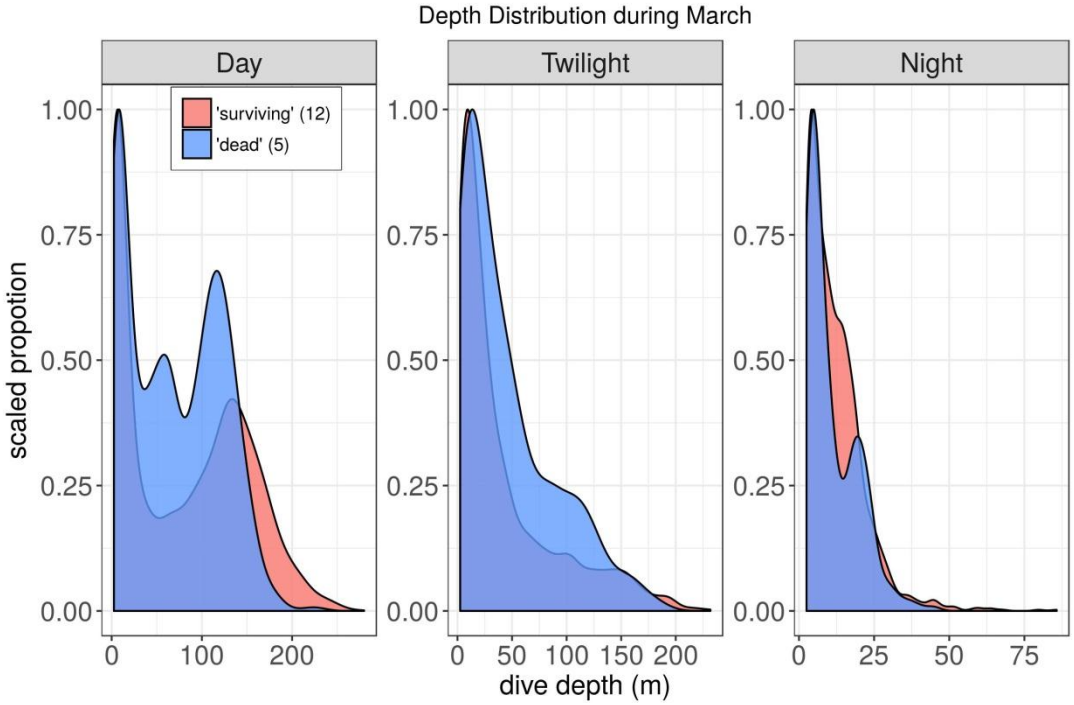


Figure 52 : Distribution des profondeurs de plongées chez les deux groupes de juvéniles de manchots royaux au mois de Mars (mois correspondant à l'arrêt des balises du groupe en bleu) pendant les trois moments de la journée (jour, crépuscule et nuit).

Les deux groupes de juvéniles utilisèrent majoritairement les mêmes masses d'eau durant les premiers mois de leur dispersion (Figure 53). Durant le mois de mars, avant l'arrêt de leur balise, 2 individus suspectés morts étaient tout de même légèrement plus au Sud que les autres, avec notamment un individu ayant dépassé la limite Sud du courant circumpolaire antarctique (SACCF, Figure 53).

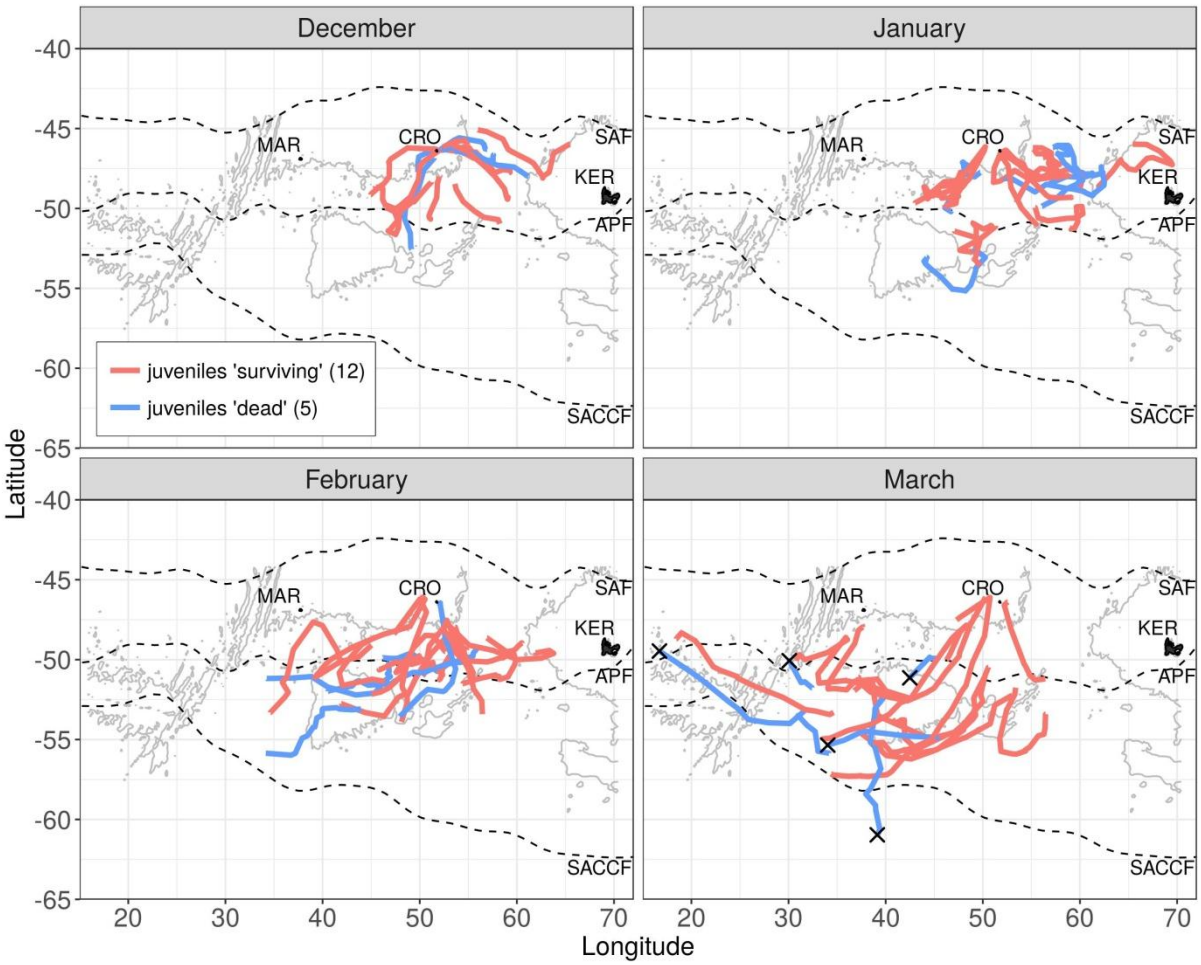


Figure 53 : Carte de distribution des deux groupes de juvéniles de manchot royal au cours des 4 premiers mois de leur dispersion. En bleu, les individus ayant subi de la mortalité indiquée par une croix noire au moment de l'arrêt des balises. Les lignes pointillées noires indiquent les 3 fronts océaniques et les lignes grisées représentent la limite bathymétrique des 2000 m de profondeur. KER : Kerguelen, CRO : Crozet (site de départ) et MAR : Marion.

Le groupe des individus suspectés morts en mer diminuèrent leurs profondeurs de plongées avec le refroidissement des températures d'eau de surface (SST, Figure 54).

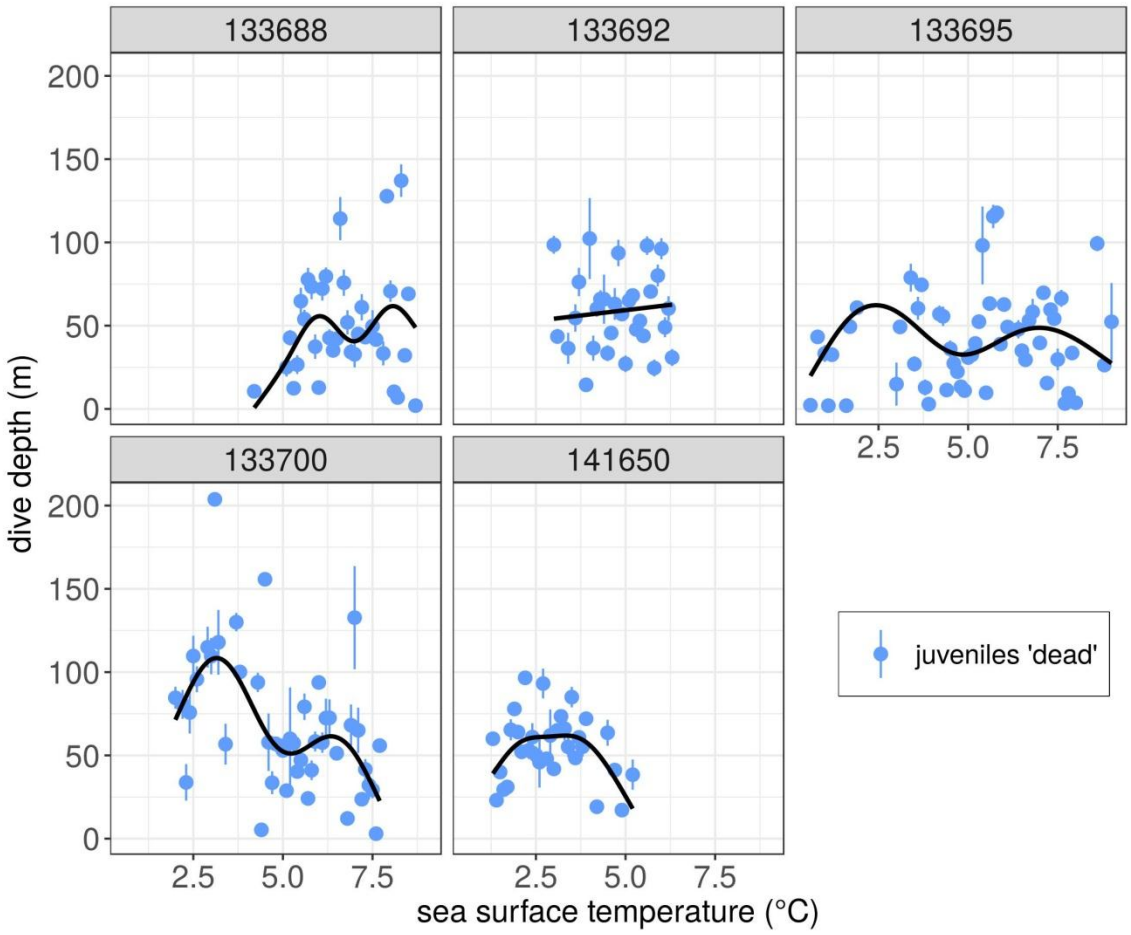


Figure 54 : Relation entre profondeurs de plongées moyennes ± SE (points bleus) et les températures d'eau de surface pendant les 4 mois de suivi (jusqu'au mois de mars) chez les individus ayant subi de la mortalité. La courbe noire correspond à l'estimation de la partie aléatoire individuelle des GAMMs

3. Manchots empereurs juvéniles

La durée totale de transmission des balises, pour l'ensemble des juvéniles, se sépare en 3 groupes (Figure 55) : un groupe de moins de 115 jours de suivi (n=6, early *dead group*), un autre de moins de 140 jours (n=3, *late dead group*) et un groupe avec une durée supérieure à 250 jours (n=6, *surviving group*).

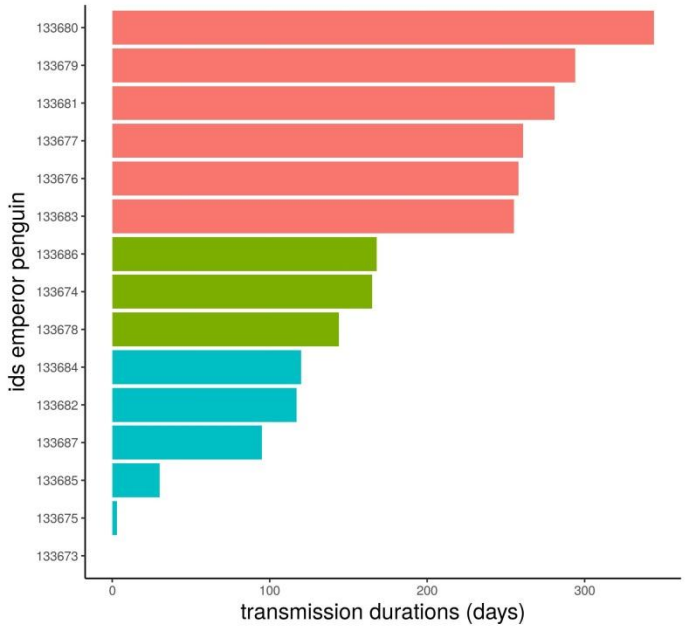


Figure 55 : Durée totale de transmission des balises des 15 juvéniles de manchots empereurs. En bleu sont indiqués les individus ayant subi de la mortalité précocement, en vert ceux ayant subi de la mortalité tardivement et en rouge les individus ayant survécus.

Dans le cas des individus suspectés morts précocement (*early dead group*), 3 individus ont notamment eu leur balise arrêtée à moins de 30 jours après leur départ, donc très peu de données de plongées ont été transmises. **Les paramètres de plongée moyens (profondeur et durée) diminuèrent progressivement pendant le dernier mois de suivi pour les 3 autres individus du groupe des individus morts précocement** (Figure 56).

Il n'y avait pas de différence pour le groupe suspecté mort en mer tardivement en comparaison des individus ayant survécus, sur une période de temps comparable (Figure 56).

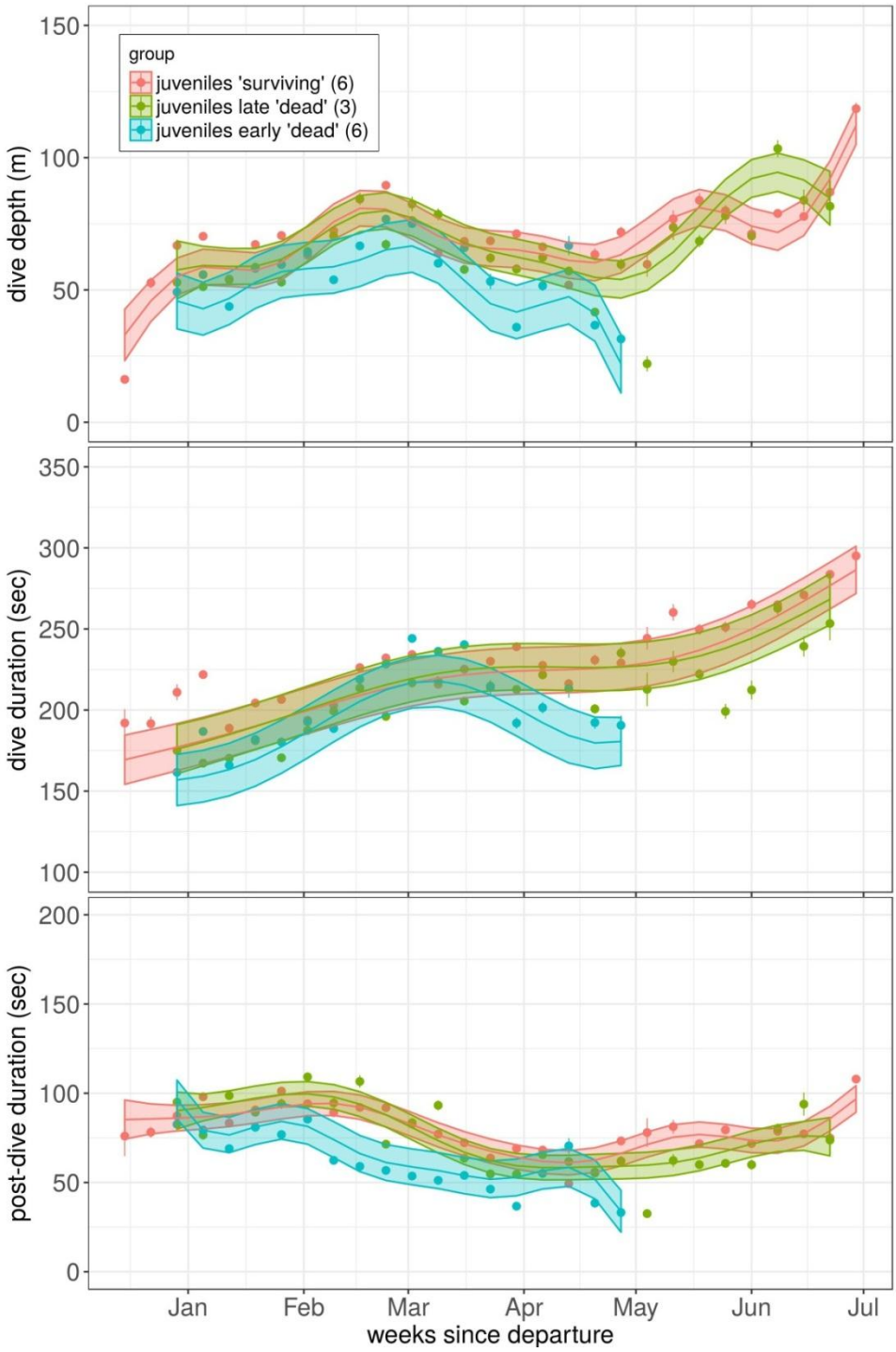


Figure 56 : Evolution des paramètres de plongées au cours du temps des juvéniles de manchots empereurs. Les points indiquent les moyennes +/- SE des paramètres de plongées. Les lignes représentent les estimations des GAMMs avec les IC à 95% représentés par les bandes de couleurs.

En revanche, lors des deux derniers mois de suivi, les individus de ce groupe d'individus suspectés morts tardivement effectuèrent plus de plongées peu profondes mais aussi plus de plongées très profondes pendant la journée (distribution bimodale, Figure 57). Ces individus ne plongèrent cependant pas dans la couche moyenne de 100 m de profondeur contrairement aux autres individus (Figure 57). En revanche, **les individus suspectés morts tardivement plongèrent plus fréquemment à des profondeurs entre 25 m et 75 m pendant le crépuscule** (Figure 57).

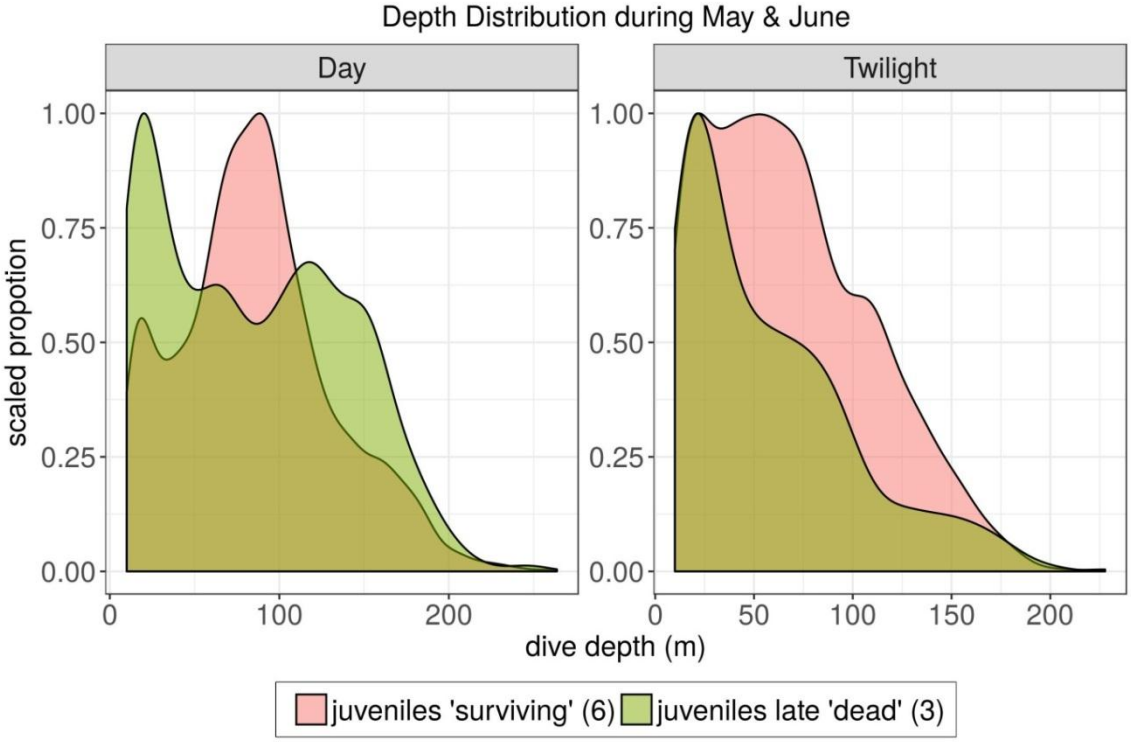


Figure 57 : Distribution des profondeurs de plongées chez les deux groupes de juvéniles de manchots empereurs au mois de Mai et Juin (mois correspondant à l'arrêt des balises du groupe en vert) pendant les deux moments de la journée (jour et crépuscule).

Pour tous les individus suspectés morts, les tags se sont arrêtés dans la banquise : 3 individus peu de temps après leur départ, 3 autres lors de leur retour dans la banquise en avril et les 3 derniers plus tard en juin (Figure 58). Sur l'ensemble de ces 9 individus morts dans les glaces, 7 se trouvaient alors sur la pente du plateau Antarctique (Figure 58).

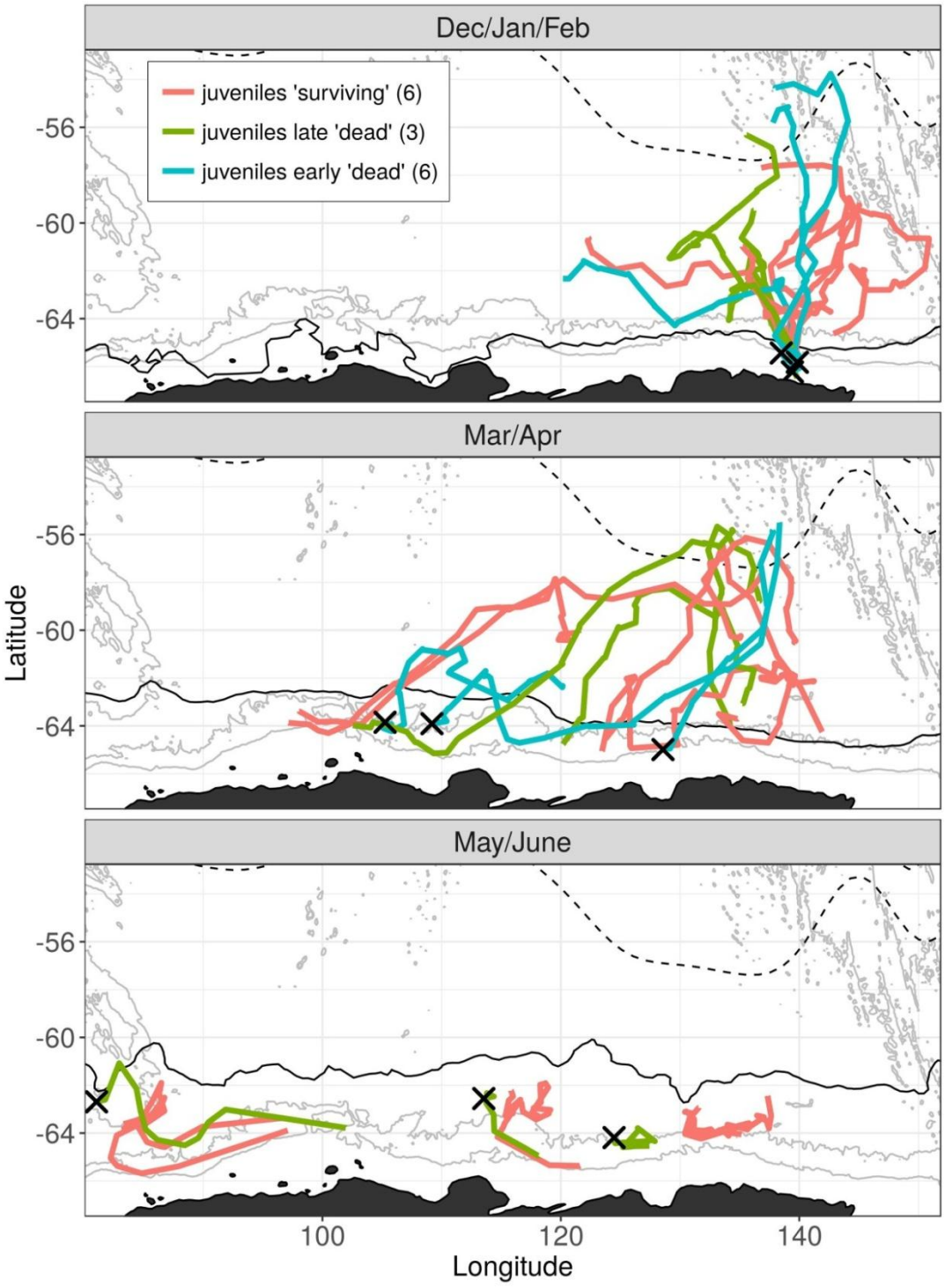


Figure 58 : Carte de distribution des groupes de juvéniles chez les 3 espèces étudiées au cours des 7 premiers mois de leur dispersion. Avec en bleu et en vert les individus ayant subi de la mortalité précocement indiquée par une croix noire au moment de l'arrêt des balises. La ligne pointillée noire indique la position du front polaire et les lignes grisées représentent la limite bathymétrique des 1000 m et 2000 m de profondeur, permettant ainsi de délimiter la pente du plateau antarctique. La limite Nord maximale des glaces des mois concernés est représentée par la ligne noire épaisse. Le continent antarctique étant coloré en noir.

4. Indice de condition corporelle et capacités de plongées chez les *Aptenodytes*

L'indice de condition corporelle (SMI) présente une relation négative avec la longueur des ailerons chez les deux espèces d'*Aptenodytes* (Figure 59). La pente de la relation est en revanche plus forte pour les manchots royaux : pour une faible différence de longueur d'aileron, l'indice de condition diminue plus rapidement. En revanche il n'y a pas de différence significative entre les indices de condition corporelle entre les deux espèces (*LM: pvalue<0*). Les manchots empereurs juvéniles étant pourtant en moyenne plus lourds et avec de plus grands ailerons que les manchots royaux juvéniles (+7.4±5.9 kg, *LM: p<0.05*, +30.3±24.7 mm, *LM: p<0.05*). Les individus équipés de tags avaient des indices corporels plus bas que les autres individus juvéniles mesurés dans leur colonie (Figure 59, *LM: p<0.05*). **Les juvéniles empereurs équipés n'avaient pas non plus au départ un SMI plus élevé que celui des juvéniles royaux équipés** (*W=132, p=0.88*). Il n'y a pas non plus de différences de SMI significatives entre les individus suspectés morts en mer et les individus ayant survécu pour les deux espèces (*W=31, p=0.95 ; W=13, p=0.39*). Il n'y a pas non plus de différences concernant les 3 juvéniles empereurs pour lesquels leurs balises se sont arrêtées avant 30 jours (W=5, p=0.23).

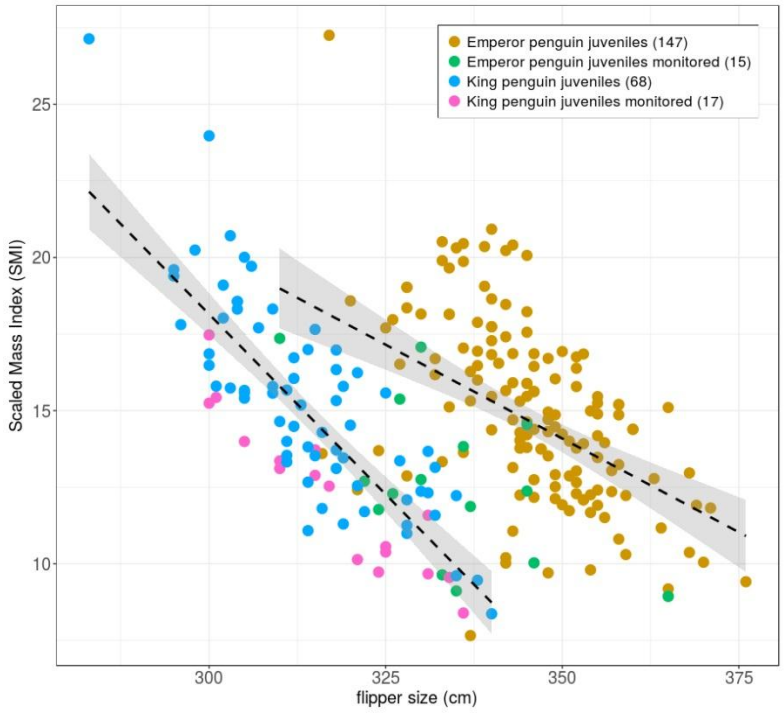


Figure 59 : Relation entre l'indice de masse corporelle et la taille des ailerons chez les manchots empereurs et les manchots royaux d'individus mesurés aléatoirement à la colonie et des individus équipés de balises.

Le Figure 60, présente les résultats d'une analyse en composantes principales combinant l'ensemble des variables de plongées, l'indice de condition corporelle et la durée de transmission de balises, pour les deux espèces, pour la période de 115 jours après leur départ. Les deux juvéniles empereurs avec trop peu de données de plongées ne sont pas inclus. **Les groupes correspondant à des mortalités en mer ressortent avec des paramètres de plongées (profondeur et durée) plus faibles, et des temps de surface un peu plus importants, pour les deux espèces**. **Pour les individus ayant survécu, les empereurs présentent des paramètres de plongées (profondeur, durée), des indices de condition plus importants mais aussi des temps de récupération en surface plus importants.**

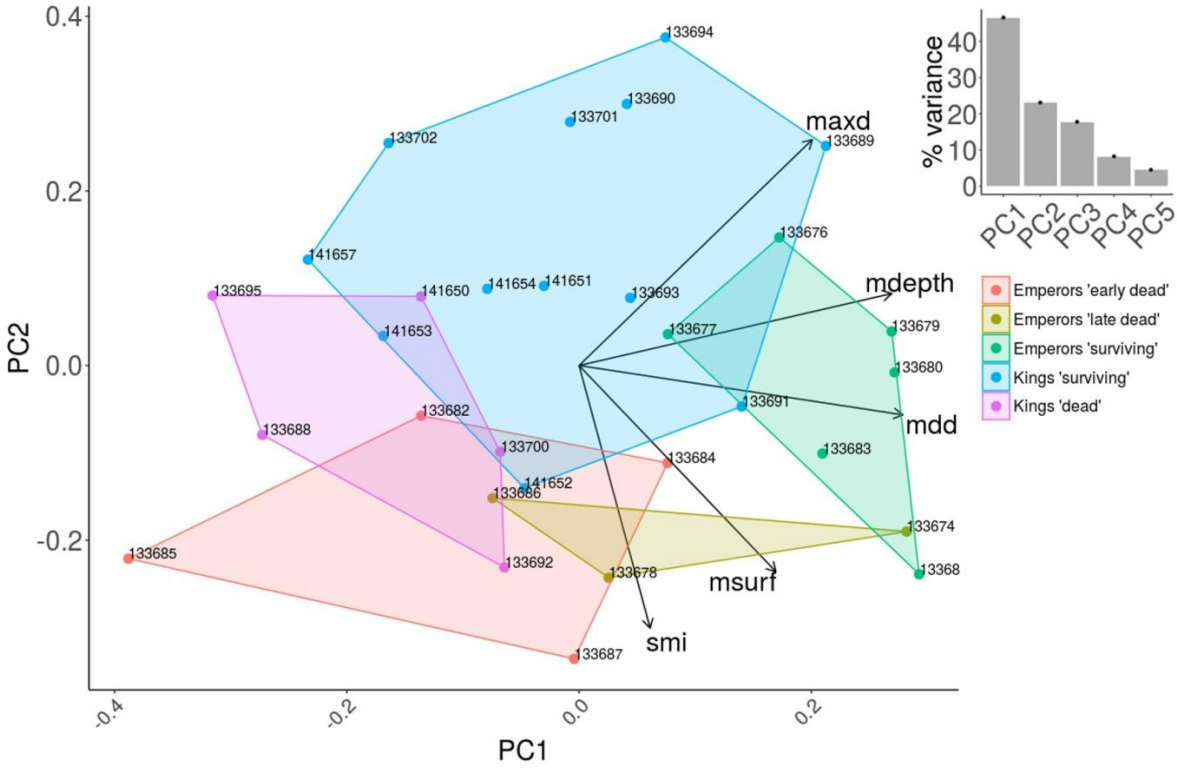


Figure 60 : Analyse en composante principale regroupant les juvéniles (chaque individu indiqué par un point de couleur selon son groupe d'appartenance) des deux espèces *Aptenodytes* (royal et empereur) au cours de 115 premiers jours de suivis et différentes variables : maxd= durée maximale de balises, mdepth,= profondeurs moyennes de plongées atteintes, mdd= durée moyenne de plongée atteinte, msurf= durée moyenne de surface effectuée et smi=indice de condition corporelle au depart.

5. Éléphants de mer juvéniles

La durée totale de transmission des balises SPOT (donnant la localisation), pour l'ensemble des juvéniles, se sépare en 2 groupes (Figure 61) : un groupe de moins de 112 jours de suivi (n=9, *dead group*) et un groupe de plus de 230 jours (n=11, *surviving group*). Les juvéniles étaient équipés en plus de balises DSA (donnant à la fois les données de plongées et la localisation) et pour les individus du premier groupe la différence entre les temps d'arrêt des deux balises était de moins de 30 heures (cf. Annexe 5).

Tous les individus soupçonnés morts étaient en milieu océanique (Figure 62). Sur les 9 individus morts en mer, 7 étaient des mâles et 2 des femelles (Figure 63). Un individu est mort seulement après 2 semaines passées en mer alors en flottabilité positive. **Tous les autres individus, sauf un, sont morts avant de commencer leur phase de retour en direction de Kerguelen et étaient en flottabilité négative** (i.e. avec des vitesses de dérives passives négatives, Figure 64). Les causes de mortalité étaient variables d'un individu à l'autre, incluant : des vitesses de déplacement plus rapides, des habitats avec des plus faibles températures d'eau de surface et avec des eddies à moindre énergie cinétique et/ou des capacités de nourrissage et de plongées plus faibles et/ou en décroissance sur la fin du suivi notamment pour 4 individus (cf. Annexe 5). Un autre individu dont les paramètres ne différaient pas de ceux des individus ayant survécu, et qui passa en flottabilité positive, effectua des plongées plus profondes que la moyenne (>600 m) et présentait des durées de récupération en surface anormalement plus longues, dans les quelques jours précédents l'arrêt des balises.

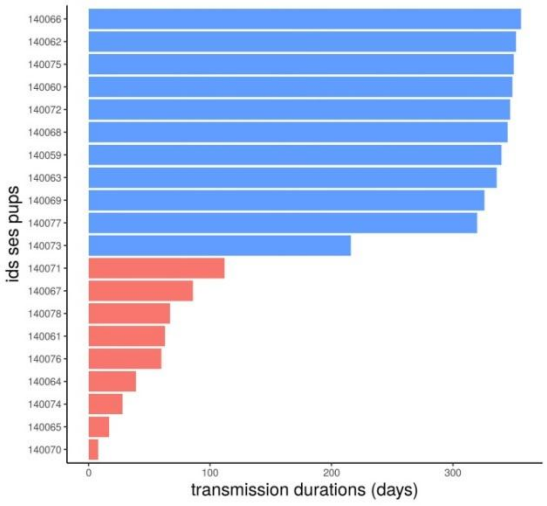


Figure 61 : Durée totale de transmission des balises des 20 juvéniles d'éléphants de mer. En rouge sont indiqués les individus ayant subi de la mortalité précocement (les deux balises se sont arrêtées en mêmes temps), et en bleu les individus ayant survécu.

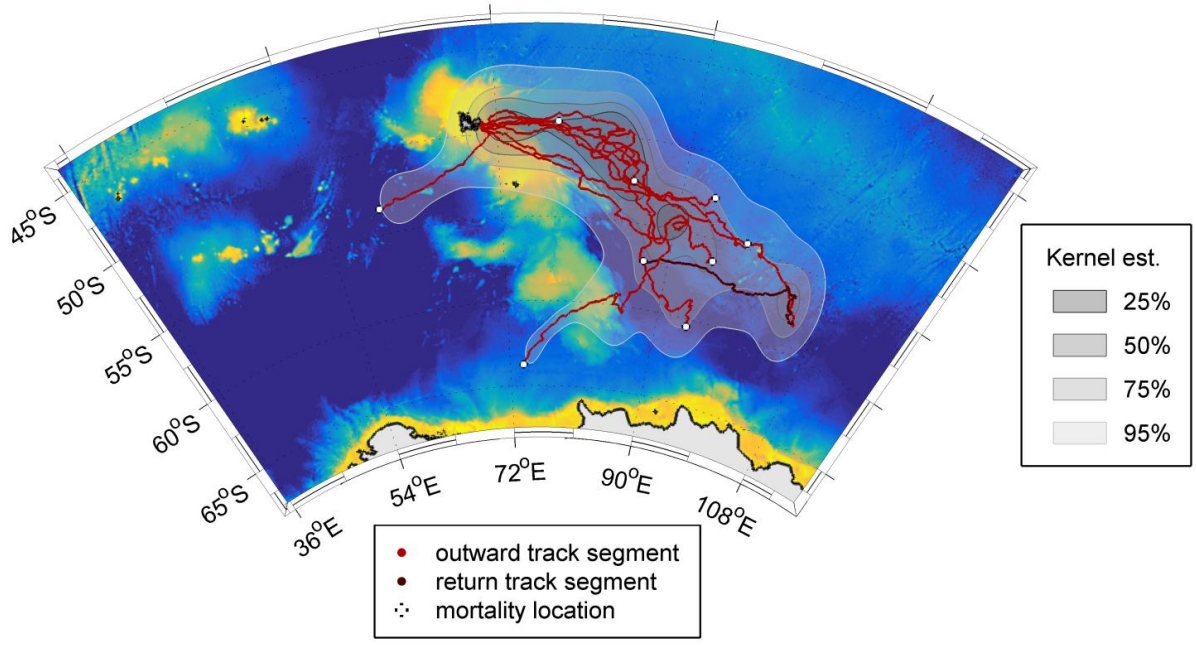


Figure 62 : Carte de distribution du groupe de juvéniles éléphants de mer ayant subi de la mortalité en mer (n=9) au cours des 4 premiers mois de leur dispersion. Les points blancs indiquent l'emplacement de l'arrêt des balises et les zones hachurées correspondent à la distribution estimée par les analyses de Kernels. Seul un individu commença sa phase de retour (marron) alors que tous les autres étant encore dans leur phase d'éloignement de Kerguelen (rouge)

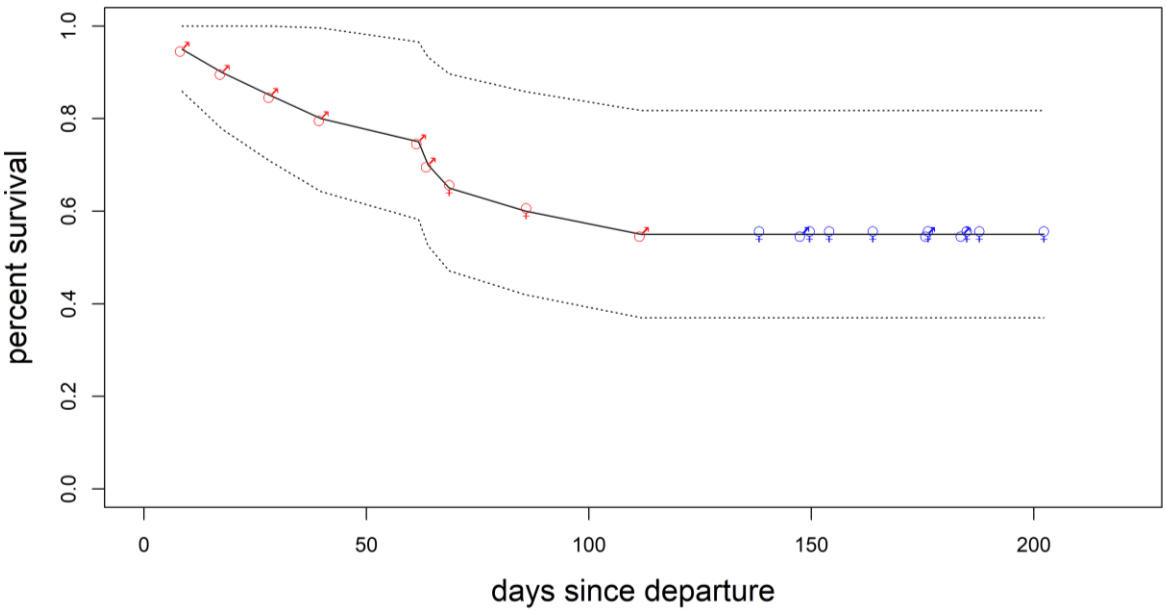


Figure 63 : Estimation de la survie selon la fonction de Kaplan-Meir. Les points rouges correspondent aux individus ayant subi de la mortalité et en bleu à ceux ayant survécu. Les signes ♂ et ♀ indiquant le sexe mâle et femelle respectivement.

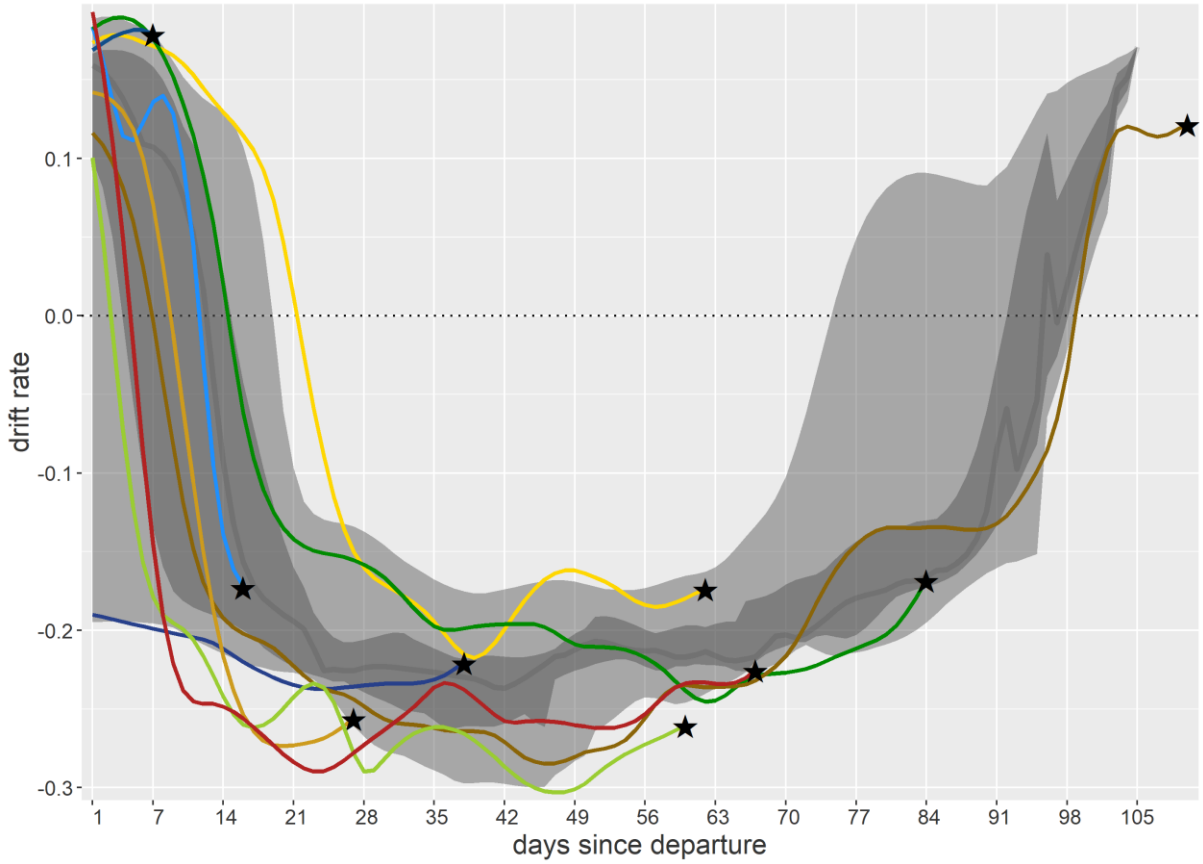


Figure 64 : Vitesses de dérives passives (drift rate) des individus ayant subi de la mortalité en mer (une couleur par individus différents) avec l'arrêt des balises indiqué par des étoiles noires. Les bandes grises représentent les quantiles à 2.5% et 97.5% des individus ayant survécu, avec à l'intérieur un bande foncée représentant les quantiles à 25% et 75%

6. Interprétations

Chez les 3 espèces, l'arrêt des balises fut concomitant avec des comportements démontrant soit (1) un déclin de performances de plongées et de capacités d'acquisition de nourriture, (2) des habitats de moins en moins favorables (horizontalement et verticalement) et (3) des augmentations de l'effort de recherche alimentaire durant le crépuscule. De plus dans le cas des éléphants de mer, les deux balises équipées par individus se sont arrêtées en même temps. L'ensemble de ces points suggère fortement que ces individus sont morts durant leur premier voyage et que l'arrêt des balises n'est pas dû à un dysfonctionnement. Ce premier voyage des juvéniles de prédateurs marins plongeurs, apparait donc comme une phase critique dans l'histoire de vie des prédateurs marins plongeurs, d'autant plus qu'ensuite les balises des autres individus présentèrent des records de durée de suivi pour les 3 espèces, ce qui suggère que passée cette étape, la survie des individus devient plus assurée. L'impact potentiel des appareils apparait donc être un facteur moins important que la qualité ou la condition individuelle, ce qui renforce la valeur des résultats obtenus dans cette étude comparée.

Parmi les 3 espèces, ce sont les juvéniles empereurs qui présentent le taux de mortalité le plus fort de 60% (9/15), suivi des juvéniles éléphants de mer de 45% (9/20) et enfin des royaux avec un taux de mortalité à 30% (5/17). Notons cependant que l'année 2013/14 était une année « catastrophe » pour la reproduction des manchots empereurs en terre Adélie, avec des extensions record de la banquise et une mortalité à terre considérable, suite à la rareté des nourrissages. Les indices de condition corporelle des juvéniles au départ en mer n'apparaissaient pourtant pas liées aux évènements de mortalité, pour les trois espèces.

Cependant **pour les deux espèces de manchots et 4 éléphants de mer, l'ensemble des individus des groupes semblant morts en mer précocement présentaient des paramètres de plongées (profondeurs et durée) en diminution 1 mois avant l'arrêt des balises, avec cependant des temps de récupération en surface aussi longs que pour les autres individus**. De plus, dans le cas des royaux, ces individus augmentèrent leur effort pendant le crépuscule, probablement pour compenser leurs plus faibles capacités de nourrissage durant la journée. **En journée, les manchots royaux « morts en mer » ne parvinrent pas à atteindre la couche d'eau supérieure à 180 m aussi fréquemment que les autres individus,** ce qui confirme qu'atteindre les grandes profondeurs n'est pas possible pour tous les juvéniles à leur départ en mer chez cette espèce.

Chez les royaux, les éléphants de mer et 3 individus empereurs, la mortalité est survenue juste au début de l'automne, ce qui coïncide avec le début de la raréfaction des ressources dans l'océan austral. Les autres individus qui ont survécu augmentèrent en revanche fortement leurs capacités de plongées lors de cette période, probablement en réponse à cette même raréfaction. Chez les éléphants de mer, la mortalité arriva dans la période avant la phase de retour des trajets, et ce aussi lors du début de l'automne. Cette période apparait donc critique pour les juvéniles de prédateurs marins plongeurs.

Chez les royaux la mortalité est apparue dans l'ensemble dans les mêmes masses d'eau fréquentées par les survivants. Cependant leurs capacités de plongées diminuèrent en même temps que le refroidissement des eaux de surface. Ceci suggère que ces individus ont eu probablement des problèmes de thermorégulation du fait de capacités de nourrissage moindre et donc d'isolation incomplète. Ces individus sont très vraisemblablement morts par inanition.

Le fait que les empereurs remontent en direction du front polaire à leur départ, c'est à dire dans des eaux plus chaudes, peut aussi être lié aux capacités moindre de thermorégulation des juvéniles qui ont un métabolisme plus élevé, du fait de leur petite taille. Cependant la mortalité observée chez 3 des empereurs morts précocement est apparue dans les glaces au retour du front polaire. Il est possible qu'après la raréfaction des ressources au niveau du front polaire à l'automne, le voyage de retour vers la banquise soit coûteux énergétiquement et que les juvéniles aient à traverser des zones pauvres en proies. Ces individus arrivèrent alors peut être en mauvaises conditions dans les eaux plus froides de l'antarctique et seraient aussi morts de froid. Pour les 3 autres individus morts tardivement, l'arrêt des balises se situèrent sur la pente du plateau, aussi empruntée par tous les autres individus à cette période. Cependant leurs paramètres de plongées moyens ne permettaient pas de distinguer de différences de comportements. En revanche, les distributions de leurs plongées étaient plus bimodales que les autres individus qui plongèrent plus souvent à 100 m sur la même période de temps. **Ces individus ont surement eu du mal à trouver de la nourriture en profondeur, se rabattant probablement sur des proies de plus faibles qualités en surface. De plus, ils plongèrent moins profondément pendant le crépuscule,** suggérant soit un épuisement, devenus alors incapables de compenser au crépuscule et/ou encore des zones de pêche avec des proies sans comportement nycthéméral.

Chez les juvéniles éléphants de mer, même si la condition corporelle au départ de la colonie n'était pas un facteur déterminant la mortalité, un des individus qui montrait les performances de plongées les moins importantes était aussi le plus léger (59 kg) à partir en mer. **De plus, tous les individus morts en mer, sauf un, ne parvinrent pas à augmenter leur condition corporelle en début d'automne contrairement aux 9 autres individus durant la même période de temps.** Trois individus, ayant pourtant survécus, restèrent cependant eux aussi en flottabilité négative mais parvinrent tout de même à améliorer leur condition et à revenir sur le plateau de Kerguelen. Les individus restant en flottabilité négative apparaissaient alors plus vulnérables, cela est probablement dû au plus grand cout énergétique associé au transport éloigné de la neutralité. Ceci suggère donc que les conditions au départ doivent tout de même avoir une importance sur les chances de survie, que le faible échantillonnage de l'étude ne permet pas de détecter. Pour l'individu étant mort en mer malgré son passage en flottabilité positive, aucune différence de comportement n'a pu être détectée jusqu'aux derniers jours avant l'arrêt de la balise: augmentation des vitesses de déplacements et grandes profondeurs de plongées. Cet individu a peut-être subi un accident de décompression dû à ses plongées de grandes profondeurs, ou de la prédation avec un comportement de fuite. Enfin **il est intéressant de noter que ce sont les mâles de juvéniles éléphants de mer qui ont subi le plus de mortalité (7/9)** ce qui suggère une différence de développement physiologique et des capacités de nourrissage entre les sexes, dès le premier voyage en mer.

D. Synthèse des Résultats

Dispersion

- Les juvéniles ont dispersé sur de très grandes distances.
- Les juvéniles empruntèrent des directions de dispersion privilégiées mais différentes selon les espèces.
- Seuls les juvéniles éléphants démontrèrent une phase de retour avec des individus revenant à terre.
- Pour les trois espèces leur dispersion les entraina vers des zones de productivité marine (fronts, plateaux, pentes et failles) dans lesquelles ils démontrent des comportements d'activité de nourrissage.
- La direction et la vitesse des courants influencèrent les trajectoires et les orientations des juvéniles des 3 espèces.
- Les autres variables océaniques eurent peu d'influence sur les vitesses de déplacements des manchots. Elles eurent une influence considérable sur les changements de conditions corporelles chez les éléphants de mer juvéniles.

Ontogenèse

- Pour toutes les espèces, les juvéniles augmentèrent progressivement leurs capacités de plongées au cours du temps, même si seulement quelques jours après leur départ les jeunes étaient déjà capables de plonger à de grandes profondeurs.
- Cette augmentation de leurs capacités était plus importante à partir du début de l'automne et en hiver, ce qui montre aussi une capacité d'ajustement de leur comportement face à la raréfaction des ressources au fil des saisons.
- Les juvéniles adoptèrent rapidement un comportement de plongées nycthémérales, démontrant potentiellement aussi un ajustement au rythme de la journée et au comportement de leur proies.
- Du fait de leurs capacités de plongées moindres, les juvéniles se rabattirent probablement, au moins au départ, sur des proies situées à plus faibles profondeurs et de moindre qualité.
- Les prolongées plus profondes moins fréquentes et celles du crépuscule deviennent alors critiques pour leur survie.
- Les juvéniles présentèrent des capacités de plongées moindre que les adultes vraisemblablement du fait de limitations physiologiques.
- Cependant l'ensemble des juvéniles effectua des plongées en dessous de leur limite aérobique même si leur effort de plongée augmenta en hiver.
- Les juvéniles de manchots démontrèrent une aptitude à cibler des profondeurs situées sous la couche de mélange médiane, zone connue pour concentrer des proies au niveau des fronts.
- Les juvéniles éléphants de mer ajustèrent finement leurs comportements de plongées en fonction des changements de leur flottabilité (et donc de leur succès de pêche), la flottabilité positive agissant alors comme un signal de retour à terre.

Mortalité

- Les trois espèces des juvéniles subirent des taux de mortalité variables: 60% pour les empereurs, 45% pour les éléphants de mer et 30% pour les royaux.
- Dans tous les cas l'arrêt des balises fut concomitant à plusieurs facteurs non exclusifs selon les espèces.
- Chez les manchots, ces facteurs sont : une décroissance des capacités de plongées, une compensation plus forte de l'effort de plongée durant le crépuscule et/ou des différences dans les couches d'eau empruntées, suggérant soit des régimes alimentaires différents ou une inefficacité de pêche, se concluant dans tous les cas probablement par une mortalité par inanition.
- Chez les éléphants de mers les causes étaient encore plus variables selon les individus, incluant: des augmentations des vitesses de déplacements verticaux, des tentatives de prises alimentaires plus faibles, et des changements de condition corporelle plus faible, mais aussi le sexe (les mâles subirent une mortalité plus forte).
- Dans tous les cas, aucun lien n'a été identifié en relation avec les conditions corporelles des juvéniles au départ.
- Dans tous les cas, l'arrêt des balises ne s'est pas fait dans des habitats différents des autres individus qui ont survécu. Cependant les températures froides eurent un effet négatif sur les comportements de plongée et la survie, démontrant probablement des problèmes de thermorégulation chez la plupart des individus.

« Se tenir sur les épaules des géants et voir plus loin. Voir dans l'invisible, à travers l'espace et à travers le temps… »

Jean-Claude Ameisen, *Sur les épaules de Darwin*

IV. Discussion générale

Notre étude a permis d'aborder plusieurs questions clé relatives aux premiers mois de vie de juvéniles de prédateurs plongeurs après leur indépendance : tout d'abord, elle a permis d'étudier en détail, l'ontogenèse des comportements de plongée chez les prédateurs marins à respiration aérienne ; puis elle a confirmé l'interaction étroite entre les processus déterminés par l'hérédité, par l'apprentissage et par l'environnement. Les juvéniles présentèrent d'une part, des comportements plastiques, d'exploration de leur nouvel environnement et d'autre part, une tendance à garder une direction privilégiée partiellement indépendante de leur environnement, apparaissant alors comme une composante comportementale probablement prédéterminée.

De plus les juvéniles présentèrent dès leur départ des capacités de plongées impressionnantes, suggérant des prédispositions et adaptations à exploiter leur environnement le plus rapidement possible. En revanche, chez les trois espèces étudiées les capacités de plongées et de recherche alimentaire restèrent en deçà des performances habituelles des adultes, même si les juvéniles présentèrent une progression importante de leurs performances, liée probablement en grande partie à leur expérience et à leur apprentissage.

Les changements physiologiques propres aux individus semblent avoir eu d'importantes conséquences à la fois sur les comportements de dispersion et sur les plongées des juvéniles.

Les changements des cycles nycthéméraux journaliers, des variables océaniques et de la distribution des ressources au cours des saisons, furent en étroite interaction avec les processus d'ontogenèse de leurs capacités d'orientation, de navigation, de performance plongée et d'acquisition de la nourriture.

Les facteurs prédisposition, apprentissage, physiologie et saisonnalité de l'environnement, largement mêlés, rendant compliquée l'interprétation de l'évolution des comportements des juvéniles. Et pourtant, ils se révélèrent pour chacun d'entre eux, des facteurs cruciaux affectant la survie des juvéniles, puisque des proportions importantes des juvéniles semblent morts seulement quelques semaines après leur départ.

Afin d'essayer de préciser l'importance des facteurs pouvant expliquer les changements de comportements observés et de déterminer les causes de la mortalité des juvéniles, le suivi sur du long terme *via* des balises relayant des données par satellites

s'est avéré indispensable. De plus, la comparaison des performances pour une saison donnée avec les adultes a permis aussi de démêler les effets des changements environnementaux, des changements de comportements. Enfin, **la comparaison entre les 3 espèces des grands plongeurs, à la fois proches phylogénétiquement (les manchots) et éloignées (les éléphants de mer), a permis aussi de révéler les mécanismes et des périodes les plus cruciaux pour l'ontogenèse et la survie des juvéniles durant leur première année en mer.**

Dans cette discussion les mécanismes concernant la dispersion des juvéniles seront d'abord abordés, dans une seconde partie les facteurs pouvant affecter les processus d'ontogenèse des comportements de plongée et d'acquisition de ressource seront détaillés, les causes de la mortalité observée chez certains juvéniles des 3 espèces seront discutées dans une partie suivante. Enfin, les relations entre les mouvements de dispersion de juvéniles et les structures des populations ainsi que les liens potentiels entre des comportements et la phylogénie des espèces seront abordés dans une dernière partie. La discussion sera clôturée par des perspectives proposées pour étendre la recherche sur les juvéniles de prédateurs marins plongeurs.

A. Ontogenèse des comportements de dispersion sur de longues distances

1. Exploration et migration

Les conditions environnementales peuvent varier dans le temps et dans l'espace, déterminant ainsi les habitats favorables aux organismes pour un moment donné. Les mouvements effectués par les organismes peuvent alors être considérés comme des stratégies pour faire face à ces variations de l'environnement. Ces mouvements peuvent s'effectuer sur de très grandes distances comme ce fut le cas dans notre étude avec des juvéniles parcourant des distances cumulées atteignant les 18000 km. Les types de mouvements observés en réponse aux changements environnementaux dans les populations animales sont variables, allant des mouvements migratoires stricts, prédictibles, le long d'espace géographiques bien définis, ou bien à des mouvements plus exploratoires moins réguliers et moins répétables d'une année à l'autre, dans des zones moins bien définies (Jonzén et al. 2011). L'ensemble des stratégies possibles se situant alors le long d'un continuum entre des mouvements strictement exploratoires ou strictement migratoires. **A l'issu de ce travail, il apparait que**

les stratégies de dispersion des juvéniles de prédateurs marins plongeurs se situent le long de ce continuum exploration-migration.

Les juvéniles des trois espèces étudiées, démontrèrent une dispersion sur de grandes distances, avec des trajectoires diverses et formant majoritairement de larges boucles dans l'océan austral. De plus, **les modèles d'habitats démontrèrent que les juvéniles utilisèrent de larges gammes de variables océaniques, sans pour autant vraiment diminuer significativement leurs vitesses de déplacements. Ceci permettrait plutôt de caractériser leur dispersion comme étant des stratégies d'exploration.**

Cependant, les individus des trois espèces montrèrent des départs synchronisés, des orientations privilégiées dès leur départ en mer et des changements de caps globalement synchronisés durant leur voyage. **Ces types de trajectoires qui paraissent alors prédéterminées,** ont déjà été décrites chez des juvéniles d'autres espèces de prédateurs marins, comme par exemple les procellariiformes (de Grissac et al. 2016), des manchots (Pütz et al. 2014) ou encore d'éléphant de mer (McConnell et al. 2012). C'est aussi le cas chez les juvéniles d'animaux terrestres tels que des oiseaux migrateurs (e.g. coucous : *Cuculus canorus* Vega et al. 2016, engoulevents : *Caprimulgus europaeus*, Evens et al. 2017).

De plus, pour les trois espèces étudiées, leur voyage alimentaire se concentra dans des zones définies (bien que s'étalant sur des grandes distances) et présentant des caractéristiques de productivité primaire le long de failles et fronts pour les royaux, de fronts et de la pente du plateau Antarctique pour les empereurs, et du plateau de Kerguelen et des fronts pour les éléphants de mer. Ces zones furent aussi utilisées par des adultes mais plus tard dans la saison dans le cas des royaux et des éléphants de mer. Dans le cas des manchots royaux cette stratégie fut répétée les deux années de suivi. La dispersion des empereurs fut aussi très similaire à celles révélée par d'autres études (e.g. Wienecke et al. 2010, Thiebot et al. 2013). Enfin pour les éléphants de mer, les trajectoires sont très comparables à celles décrites par les études de Marion (Tosh et al. 2012) ou Macquarie (e.g McConnell et al. 2002). **Tout ceci permet donc au contraire de caractériser leur dispersion comme se rapprochant aussi de stratégies de migration.**

2. Stratégies de déplacements et prédictibilité de l'environnement

La grande diversité de stratégies de mouvements observée le long de ce continuum peut être comprise et prédite en grande partie par la variation spatiotemporelle des

ressources dans environnement (Weimerskirch 2007, Jonzén et al. 2011)**.** Les environnements pauvres et peu prédictifs sont plus souvent associés à des mouvements de type exploratoire, alors qu'au contraire les environnements riches, hétérogènes et prédictibles à des mouvements de type migration.

L'océan austral étant plutôt un espace hétérogène, avec des zones de productivité localisées au niveau de fronts ou de bathymétrie moins profonds (Bost et al. 2009), les prédateurs marins devraient avoir plutôt tendance à présenter des mouvements directifs. C'est d'ailleurs ce que l'on observe lors des départs des juvéniles qui présentèrent à ce moment-là les trajectoires les plus dirigées. Ensuite à partir de l'automne austral, la raréfaction des ressources a du s'associer à une diminution de la prévisibilité de la ressource, les comportements des juvéniles devenant alors plus diffus. **Les juvéniles des prédateurs marins plongeurs étudiés devaient alors probablement ajuster leur stratégie de déplacement en fonction du changement des saisons. Les changements saisonniers agiraient alors comme une contrainte temporelle influençant le type de stratégie à adopter, les individus n'étant pas alors pas eux-mêmes fixés dans une stratégie donnée, caractérisant ainsi un certain degré de flexibilité comportementale.**

Malgré tout, les manchots royaux présentèrent des comportements de recherche alimentaire dans des zones hivernales plus définies (la faille Indienne-Atlantique et le Nord-Est de l'île de Bouvet). Ces deux zones sont aussi utilisées par de nombreux prédateurs marins provenant pourtant de destinations très lointaines (Nel et al. 2001, Fossette et al. 2014, Rosenbaum et al. 2014, Tosh et al. 2015, Cherel et al. 2016, Whitehead et al. 2016, Pistorius et al. 2017), démontrant ainsi leur importance pour ces populations. Ensuite, les éléphants de mer présentèrent des trajectoires très similaires orientées Sud-Est pour tous les individus (sauf deux) avant de retourner dans leur colonie d'origine. Finalement les empereurs après leur dispersion estivale dirigée Nord, au niveau du front polaire, présentèrent peut être les comportements les plus exploratoires en hiver. Située pourtant majoritairement le long de la pente du plateau Antarctique, les empereurs continuèrent leur dispersion très loin en longitude (un individu a même atteint le plateau de Kerguelen). On peut alors classer les 3 espèces sur le continuum migration-exploration en commençant par les royaux, puis les éléphants de mer et enfin les empereurs, même si comme nous l'avons vu les stratégies adaptées n'apparaissent pas fixées selon les espèces et les saisons données.

Cette flexibilité comportementale peut avoir une importance évolutive et jouer un rôle dans la survie juvénile. Elle permettrait en effet, à la fois de se rendre sur les zones les plus profitables avec des trajectoires plus dirigées avant la diminution des ressources en automne mais aussi de continuer par un comportement plus exploratoire permettant alors de parcourir de plus grands espaces en hiver. Ceci leur permettrait de trouver des zones productives hivernales pourtant éloignées de leur site de naissance, et ce pendant les périodes les plus critiques pour leur survie. **Cette grande dispersion n'est permise qu'au regard des faibles contraintes temporelles qu'ont alors les juvéniles, en effet, à part la nécessité de revenir muer à terre l'année suivante, les juvéniles n'ont pas les contraintes temporelles des adultes reproducteurs** qui doivent revenir à terre nourrir leurs petits.

Il est de plus intéressant de remarquer que ce sont les royaux qui ont le taux de survie en mer la première année la plus élevée (~80% de taux de retours sur les 3 premières années, Saraux et al. 2011). Ce qui peut d'ailleurs être mis en relation avec leurs capacités à atteindre ces zones d'importance. Enfin les juvéniles d'éléphants de mer ont en revanche présentés les plus petites distances linéaires de dispersion. Les mécanismes possibles de cette différence seront évoqués plus loin, au regard de leur comportement de plongée.

3. Seuls ou en groupe.

En milieu tropical la productivité océanique et sa prédictibilité sont généralement moins importantes, les juvéniles de prédateurs marins tropicaux devraient donc avoir des comportements plus exploratoires. En réponse, les durées de soins parentaux sont extrêmement longues, par exemple, chez les fous et les frégates (Burger 1980). De plus, les juvéniles s'associent en groupes au niveau de zones de pêche, permettant des phénomènes d'échanges d'informations et de transmission culturels (e.g. Ward et Zahavi 1973, Weimerskirch et al. 2010). Ces comportements permettent probablement un temps d'apprentissage plus long et des comportements spécifiques complexes chez ces espèces, alors que les ressources seraient plus difficiles à trouver (Mendez et al. 2017). Situés en milieu polaire et tempéré, le cas des guillemots fait exception puisque les parents utilisent une autre stratégie en emmenant directement les petits aux zones de pêches (Jones, 1985). Chez certains oiseaux migrateurs terrestres, les juvéniles sont aussi accompagnés d'adultes, leur première migration servant alors d'initiation et d'apprentissage des corridors et des paysages, qui seront toujours empruntés plus tard par les mêmes individus (e.g. Rotics et al. 2013, Sergio et al. 2015).

Dans notre étude, les juvéniles de prédateurs marins plongeurs sont partis de façon indépendante de leurs parents. Cependant il n'est pas exclu qu'ils puissent suivre des individus adultes reproducteurs dans le cas des manchots royaux, pour rejoindre des zones de productivité au moins au départ de la colonie (Bost et al. 2015), même si leurs trajets étaient moins directionnels. En revanche lors de leur large dispersion en direction de l'Ouest, les adultes non-reproducteurs les rejoignirent mais plus tard dans la saison, ce qui laisse à penser que les juvéniles ont voyagé ensuite indépendamment des adultes. Les adultes empereurs en été, sont quant à eux situés en bordure de glace (Zimmer et al. 2008), sur la pente du continent alors que les juvéniles dispersent plein Nord. Chez les éléphants de mer les adultes sont déjà partis en mer après la reproduction, les juvéniles jeûnant à terre pendant plusieurs semaines (Arnborn et al. 1993). Il n'est cependant pas possible d'exclure que les jeunes puissent voyager en groupe, étant donné que des plongées synchronisées entre plusieurs individus ont déjà été démontrées chez des manchots (Tremblay et Cherel 1999, Pütz et Cherel 2005, Berlincourt et Arnould 2014).

4. Orientation et Navigation

Les juvéniles qui partent indépendamment de leur parents et pour la première fois en voyage alimentaire sont naïfs et doivent découvrir et apprendre les caractéristiques de leur nouvel environnement. Leur orientation, c'est à dire leur capacité à reconnaitre et maintenir une direction donnée et leur navigation c'est à dire leur capacité d'identifier leur position dans l'espace pourraient être supposées nulles en grande partie au départ. Leurs capacités devraient alors s'améliorer par la suite par des processus d'apprentissage et de mémorisation.

Comme nous l'avons précédemment décrit, les juvéniles semblent cependant maintenir une orientation privilégiée durant leur premier voyage. Cette prédisposition à maintenir un cap correspondrait à une composante spatio-temporelle innée (le concept de *"clock and compass"*, Gwinner et Wiltschko 1978). Plusieurs expériences démontrèrent l'existence d'un tel compas. En effet des juvéniles d'étourneaux *Sturnus vulagaris* (Perdeck 1958) et de bruant à couronne blanche *Zonotrichia leucophrys* (Thorup et al. 2007), déplacés expérimentalement avant leurs migrations, ne compensèrent pas les caps de leurs trajectoires, alors que les adultes le faisaient. De plus ces comportements de maintien de cap, apparaissent héritables puisque des individus hybrides de fauvettes à tête noire issus de parents présentant des directions privilégiées différentes, eurent des comportements intermédiaires, en laboratoire (Berthold 1988, Berthold et al. 1992). Des études plus récentes démontrent des

résultats similaires dans la nature chez des grives à dos d'olive équipées de gls (*global location sensor,* Delmore et al. 2014).

Les capacités innées de navigation semblent en revanche difficilement testables en laboratoire. Il a en revanche été montré que chez des juvéniles gobemouches noirs, l'orientation privilégiée s'établit uniquement s'ils avaient été mis en présence d'un champ magnétique (Beck, 1984). De plus, il a aussi été montré que des mésanges à longue queue *Aegithalos caudatus* juvéniles avaient tendance à augmenter leur activité de locomotion en fonction de la diminution de la durée du jour (Bojarinova et Babushkina 2015). Ce qui suggère que les juvéniles doivent avoir des capacités innées pour déduire les conditions géomagnétiques et de lumières qu'ils rencontreront lors de leur migrations.

Dans l'océan austral, les iso-lignes du champ magnétique sont quasiment parallèles dans le sens des longitudes (Figure 65, Boström et al. 2012) ; or dans le cas des trois espèces étudiées les dispersions s'effectuèrent majoritairement dans le sens des longitudes, ce qui viendrait conforter l'idée que les juvéniles possèdent des capacités à reconnaitre et à se situer dans le champ magnétique terrestre. De plus les changements de caps observés chez les trois espèces à l'automne correspondent aussi au changement de luminosité saisonnier, ce qui peut aussi servir de signal de changement d'orientation, comme il a été montré chez d'autres espèces (e.g. pétrel de Barau, *Pterodroma baraui*, Pinet et al. 2011). La lumière au coucher ou au lever du soleil peut aussi être utilisée comme un compas puisque l'orientation des ondes lumineuse et les UV sont utilisées chez certaines espèces d'oiseaux migrants (Wiltschko et Wiltschko 2012). Les constellations peuvent aussi servir de compas comme il a été montré expérimentalement chez des passereaux (Weindler et al. 1996, Mouritsen et Larsen 2001). Enfin, le champ de gravité terrestre, et les cycles lunaires semblent eux-aussi être impliqués dans la navigation et l'orientation d'éléphants de mer du nord, des baleines et de requins (Horton et al. 2017).

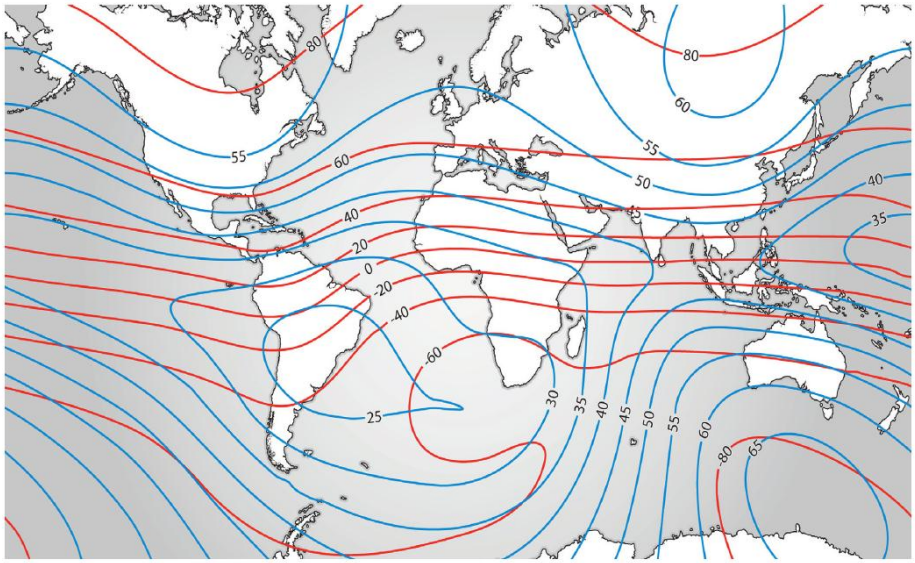


Figure 1. Map showing the isolines for total field intensity (μT, in blue) and inclination (°, in red). The distance between the isolines is 5 μT for the total field intensity and 20° for the inclination. The map is in Mercator projection and shows latitudes between 70°N and 70°S.

Figure 65 : Les isolignes d'intensité du champs magnétique sont quasiment parallèle dans le secteur Indien de l'Océan Austral (d'après Boström et al. 2012).

Enfin, l'analyse des trajectoires des juvéniles de l'étude démontra une forte relation avec les courants marins. Cette relation avait déjà été montrée chez des plongeurs comme chez des adultes manchots royaux (Cotté et al. 2007), éléphants de mer du sud (Penna et al. 2016) ou tortues luth *Dermochelys coriacea* (Galli et al. 2012). Même dans le cas des juvéniles de manchots royaux qui faisaient face au courant circumpolaire antarctique, les proportions de trajectoires dans le sens du courant et à contre sens étaient similaires, signifiant que les individus parvenaient à la fois à utiliser les courants et à y faire face. Dans le cas de forts courants, les juvéniles royaux avaient même tendance à les cibler, en s'orientant de face ou de côtés. Lors de leur dispersion estivale les empereurs avaient plutôt tendance à remonter les courants, orientant aussi leurs *headings* face au courant ou sur les côtés. Enfin les juvéniles éléphants de mer avaient plutôt tendance à suivre les courants dans la phase de départ et à les remonter lors de leur retour. **Ceci suggère que les juvéniles non seulement étaient capables de déterminer l'orientation des courants mais qu'ils les utilisèrent aussi probablement pour s'orienter (Chapman et al. 2011)**.

Cette stratégie d'orientation avait aussi été suggérée dans d'autres études concernant des manchots juvéniles (Pütz et al. 2014). On pourrait alors imaginer l'existence un système de compas océanique aidant les juvéniles à s'orienter préférentiellement dans le sens ou à contre sens selon les espèces et leur histoire évolutive, bien que pour l'instant, les sens permettant de repérer un courant sans points de référence visuels, ne soient pas connus (Chapman et al

2011). Cependant comme cela a été suggéré dans la seule autre étude portant sur la dispersion des juvéniles de manchot royaux (Pütz et al. 2014), **les courants pourraient être aussi vecteurs d'odeurs ayant pour effet d'attirer les juvéniles dans des zones plus productives situées en amont. Ceci pourrait ainsi expliquer les tendances des juvéniles à orienter fréquemment leurs *headings* à contre-courant.** De plus la capacité des manchots à sentir le dimethyl sulphide (DMS) a été récemment démontré chez les manchots du cap (Wright et al. 2011) et aussi chez les royaux (Cunningham et al. 2017), bien que leur efficacité d'olfaction fasse débat (Lu et al. 2016). En revanche ces capacités d'olfaction sont reconnues chez les pinnipèdes (Ponganis, 2015). Même si les juvéniles éléphants de mer avaient plutôt tendance à suivre les courants dans leur phase de départ, ils démontrèrent la même propension à s'orienter face aux courants (surtout sur la phase de retour). Les courants peuvent aussi transporter des masses d'eau de température différentes situées en amont permettant aux juvéniles de s'orienter et de compenser l'effet des courants.

Face à la complexité des environnements rencontrés et aux nombreux facteurs pouvant expliquer leurs capacités d'orientation et de navigation, il apparait peu probable que les juvéniles n'utilisent que des systèmes endogènes pour leur première dispersion en mer. Ces processus doivent surement entrer en étroite interaction avec les processus d'apprentissage de leur environnement conduisant ainsi à la variabilité individuelle les trajets observés de notre étude.

5. Ségrégation et compétition pour les ressources chez les juvéniles

Lorsque l'on évoque les effets environnementaux au sens large, on peut aussi inclure les autres individus provenant de la même espèce ou d'autres espèces qui entrent en interactions avec les juvéniles. Ces interactions conduisent généralement à des situations de partition de niche écologique ayant pour effet de diminuer la compétition inter et intra spécifique tout en optimisant la quantité de ressources allouée par individus. Ces situations de type "course à la reine rouge" (Van Valen 1973) dans laquelle chaque population co-évolue les unes en interaction avec les autres aboutissent à des situations en apparence en équilibre.

Chez les trois espèces étudiées la ségrégation à la fois spatiale et temporelle entre les juvéniles et adultes fut remarquable, bien que déjà observée chez ces mêmes espèces ainsi que chez d'autres. Chez les royaux cette ségrégation était peut-être la moins marquée en été,

puisque il y a des chances que les juvéniles se retrouvent aux mêmes zones de productivité océanique situées au niveau du front polaire que les adultes. Cependant les juvéniles changèrent d'habitats en se déplaçant à l'Ouest dès la fin de l'été, alors que les adultes reproducteurs ciblent la zone antarctique située au sud du front polaire. Dans le cas des manchots empereurs, les juvéniles quittèrent la bordure des glaces et la pente du plateau antarctique alors même que les adultes reproducteurs s'y trouvaient en nourrissage. De plus ils revinrent au début dès le début de l'automne alors que les adultes se trouvaient en reproduction à la colonie à ce moment. Enfin chez les éléphants de mer, le départ des juvéniles au mois de janvier correspond au début des dates de retours à terre de femelles de leur voyage alimentaire pré-mue.

Cette ségrégation temporelle et spatiale des niches écologiques des juvéniles pourrait résulter d'une évolution des comportements en situation de compétition exclusive (Matthysen 2012). Au cours du temps le groupe de juvéniles le moins efficace qui alors n'avaient pas tendance à disperser présenta des taux de survie plus faibles du fait de la raréfaction des ressources substituées par les adultes par phénomène de densité-dépendance. Cependant au vu des quantités de nourriture produites dans ces zones océaniques, en rapport avec les tailles des populations une forte compétition intra-spécifique semble peu probable. Les effets de la compétition inter-spécifique (baleines, manchots, phoques, cf. Bost et al. 2009) en plus de périodes de raréfaction extrême de la ressource (par exemples, due à des oscillations climatiques, âge glaciaire, ou évènements extrêmes) doivent avoir aussi joué un rôle dans l'apparition des comportements de dispersion chez les juvéniles (Kooyman 2002).

Bien que la ségrégation spatiale et temporelle différente entre sexe soit bien connue chez les animaux, en particulier chez les prédateurs marins (revue par Phillips et al. 2017, chez les oiseaux marins), nous n'avons malheureusement pas eu accès au sexe des individus des deux espèces de manchots. Chez les éléphants de mer l'échantillonnage était équilibré (10 mâles et 10 femelles) mais trop faible pour détecter des différences d'ontogenèse d'utilisation d'habitat. A noter cependant qu'une femelle s'est trouvé fidèle au plateau de Kerguelen, alors que ce sont les mâles adultes qui normalement utilisent cet habitat (Authier et al. 2012).

B. L'ontogenèse de la plongée : entre contraintes physiologiques et contraintes environnementales

1. Contraintes physiologiques et allométriques

a) Apnée et réserves en oxygène

Peu d'études ont décrit l'ontogenèse des comportements de plongée chez des juvéniles de prédateurs marins. Dans chaque cas, les juvéniles présentèrent des capacités réduites en comparaison des adultes même après plusieurs semaines passées en mer (e.g. Hindell et al. 1999, Breed et al. 2011, Thiebot et al. 2011, Jeglinski et al. 2012). Plusieurs raisons non exclusives peuvent expliquer ces différences. A leur date de départ, les juvéniles des trois espèces étudiées étaient plus petits et plus légers que les adultes (70% de masse chez les royaux, 60% chez les empereurs et 20% chez les éléphants de mer). Cette plus petite taille est associée à un métabolisme plus rapide et à des muscles moins développés avec moins de myoglobine ainsi qu'à des capacités de stockage d'oxygène dans le sang plus réduites (plus faible concentration d'hémoglobine). L'hémoglobine et la myoglobine sont des facteurs clefs déterminant les capacités de stockage d'oxygène pour la physiologie de la plongée (Ponganis 2015). Leur plus faible concentration chez les juvéniles peut donc en partie impliquer leurs temps d'apnée plus réduits et diminuer leurs profondeurs de plongée maximales atteintes, la profondeur de la plongée étant dictée par sa durée.

b) Temps de récupération en surface

Dans le cas des manchots royaux, les juvéniles plongèrent moins profondément et pendant moins longtemps en moyenne que les adultes. Ils présentèrent des temps de récupération aussi longs en surface. Ceux-ci peuvent être plus longs dans le cas des phoques de Weddell (Burns et al. 1999) ou de lions de mer (Fowler et al. 2006)**. Ceci confirme que pour une durée de plongée donnée les juvéniles soient moins efficaces pour éliminer l'acide lactique et reformer leurs réserves en oxygène**. Les juvéniles éléphants de mer présentèrent au contraire, des durées de plongées plus courtes que les femelles adultes. Cependant pour une faible différence d'effort de nage entre deux plongées, les juvéniles devaient récupérer pendant plus longtemps comparativement aux adultes. Il apparait donc que la dépense énergétique plus élevée des juvéniles, conditionne en partie leur temps de récupération (Boyd et Hoelzel 2002). Il est toutefois possible que les juvéniles doivent aussi

compenser en augmentant leur effort de recherche alimentaire, et donc diminuer leur temps de surface du fait de leur plus faibles profondeurs de plongées et de la moindre efficacité d'acquisition de nourriture.

Il a déjà été montré chez des éléphants de mer femelles que la durée de surface augmente à l'issu d'une succession de plongées profondes et longues (« bouts ») suggérant que les individus seraient capables d'augmenter leur effort en accumulant une dette en oxygène, tout en réduisant leur temps de surface (Génin et al. 2015). Ce comportement pourrait intervenir dans des zones caractérisées par des gains alimentaires importants. La fréquence de nombres de plongées échantillonnées par les balises (1 par 2 heures, cf. Méthode) des juvéniles éléphants de mer ne permettait pas tester cette hypothèse. Il est possible que ces temps de surface courts résultent d'un processus de recherche alimentaire accru.

Enfin du fait de leur plus petite taille les juvéniles ont aussi besoin de moins de temps pour retrouver l'intégralité de leur reserve en oxygène (Butler, 2004).

Chez les manchots, le ratio entre temps de surface et durée de plongée indique des ratios plus élevés chez les juvéniles royaux que chez les adultes. Un temps de surface court pour une plongée donnée (ratio faible) peut signifier une augmentation de l'effort de recherche alimentaire (Hanuise et al. 2013). Un temps de surface long pour une même durée (ratio élevé) peut indiquer que les individus passent plus de temps à se reposer en surface, par nécessité ou contrainte (Jouma'a et al. 2016).

Il est aussi possible que les temps de surface les plus longs soient associés à des processus de digestion, et dans l'activité physiologique de maintien d'organes mis à l'arrêt pendant la plongée (foie, reins). Ces processus apparaissent apparemment principalement la nuit chez les manchots royaux adultes (Froget et al. 2004, Lewden et al. 2017), or c'est la nuit que les temps de surface des juvéniles furent aussi les plus longs, principalement en hiver. En revanche il n'y avait pas différences entre le crépuscule et la journée chez les juvéniles empereurs (qui n'effectuèrent que très peu de plongées de nuit < 3%). Chez les juvéniles éléphants de mer, en accord avec d'autres études, des périodes plus longues de surface étaient enregistrées sur l'ensemble de l'étude (*Extended Suface Intervals, ESI* >3.5 min, max 30 min, cf. Annexe 3). Cependant aucune relation n'a été trouvée entre ces durées de surface et les paramètres de plongées, bien que ces épisodes de repos apparaissent aussi plus souvent la nuit (cf. Annexe 3).

c) Limites de plongée aérobique (ADL)

En théorie, l'ADL correspond à la durée de plongée seuil au-delà de laquelle les concentrations en acides lactiques commencent à s'accumuler dans l'organisme (Kooyman 1980). En pratique la mesure de concentration en lactate juste après la plongée est peu réalisable. Une autre limite (cADL) est alors souvent calculée en divisant la quantité mesurée d'oxygène stockée par un animal, par le taux estimé de sa consommation durant la plongée. Dans ce cas, cette limite correspond au moment où tout l'oxygène de l'organisme en apnée a été consommé et ne devrait donc pas pouvoir être dépassée, au contraire de l'ADL qui en théorie et en pratique peut l'être de plusieurs minutes (Butler 2006)

Dans notre étude de telles mesures n'étaient pas possibles, et l'approche comportementale a été adoptée. La limite comportementale (bADL, Kooyman 1980) correspond au temps de plongée au-delà de laquelle une brusque augmentation du temps de surface est observée. Même si une augmentation du temps de surface n'est pas forcement liée à un passage de l'organisme en anaérobie, cette limite est tout de même un indicateur de l'effort de la plongée et révélateur des contraintes physiologiques en plongée.

Chez les 3 espèces, les juvéniles ne semblèrent pas dépasser leurs limites de plongée aérobique comportementale estimées. Ceci suggère que les juvéniles restèrent en dessous de leurs limites physiologiques. Ce ne semble pas être le cas chez les juvéniles de phoques de Weddell (Burns 1999) qui au contraire, afin de compenser leur plus faible capacité de nourrissage, augmentent leurs performances au-delà de leurs limites physiologiques (cADL & bADL). Au contraire des 3 espèces étudiées, les phoques de Weddell ont la possibilité de venir se reposer sur la glace, ce qui est un avantage notable dans leur capacité à dépasser leur limites (Burns 1999).

En revanche les valeurs de durées de plongées observées dans notre étude dépassèrent souvent les estimations des cADL trouvées dans la littérature pour ces trois espèces (royal : 4-5 min (Culik et al. 1996), empereur : 6-8 min, (Kooyman et Kooyman 1995), éléphant de mer juvénile : 4-6 min, (Hindell et al. 1999). Il est souvent observé que les animaux plongeurs suivis en liberté dépassent leur cADL ou bADL (e.g. Cook et al. 2008, Hassrick et al. 2010). Plusieurs raisons sont possibles : des adaptations comportementales pour économiser de énergie, comme la réduction de l'effort de nage à la descente ou la remontée ou des adaptations physiologiques de réductions du métabolisme, une hétérothermie partielle ou ponctuelle (Handrich et al. 1997) des mécanismes de réduction d'apport d'oxygène aux

organes, de vasoconstriction, ou encore d'arrêt partiel de certains organes (foie, reins, cf. Ponganis 2015).

La mise en place de tels mécanismes d'ajustement comportementaux et de réduction de métabolisme semblent donc arriver rapidement au regard des durées de plongées observées dans notre étude, ce qui doit sûrement résulter de fortes pressions de sélection expliquant qu'à l'indépendance la plupart de ces mécanismes physiologiques et comportementaux sont déjà en place. De plus les courbes obtenues pour l'identification des bADL des adultes sont similaires à celles des juvéniles dans le cas des manchots royaux et éléphants de mer : ceci suggère ainsi que les mécanismes de régulation du lactate sont similaires entre juvéniles et adultes. Dans le cas des juvéniles de manchots empereurs, il a été démontré que l'activité de la LDH (Lactate Deshydrogenase, enzyme dégradant l'acide lactique) est similaire à celle des adultes au moment du départ des jeunes, ce qui conforte ce dernier point (Ponganis et al. 1999).

Cependant les limites calculées (cADL) pour les juvéniles sont toujours plus faibles que chez les adultes, et augmentent avec l'âge des individus (e.g. lions de mer de Californie, *Zalophus californianus*, (Weise et Costa, 2007), otaries à fourrure du nord, *Collorhinus ursinus* (Shero et al. 2012)), confirmant donc que les juvéniles sont plus contraints que les adultes. Pour survivre, les juvéniles doivent faire face à ces contraintes en adoptant des stratégies comportementales alternatives tout en améliorant leurs performances par maturation physiologique et apprentissage.

d) Coût du transport et flottabilité

Dans le cas de prédateurs marins plongeurs, le coût du transport est minimal pour une flottabilité s'approchant de la neutralité (Williams et al. 2000). Il faut noter que seulement 1% de déviation de la neutralité conduit jusqu'à 20 % d'augmentation d'effort de nage, avec des conséquences directes sur les durées de plongées effectuées (Richard et al. 2014). Il a été montré que certaines espèces de manchots sont capables de contrôler leur flottabilité en modifiant la quantité d'oxygène inhalée en fonction des profondeurs ciblées (Sato et al. 2002) et des otaries exhalent l'air pendant la descente probablement pour plonger plus profondément (Hooker et al. 2005).

Bien que nous n'ayons pu obtenir de telles données chez les juvéniles de manchots, l'ontogenèse de leurs capacités d'anticipations a probablement dû avoir une importance considérable sur l'évolution de leurs capacités de plongées. Les éléphants de mer, au

contraire des manchots, exhalent l'air de leurs poumons avant les plongées, ce qui probablement leur permet, entre autre, d'éviter une flottabilité accrue (Génin et al. 2015). Nous avons pu par contre, suivre l'évolution de leur flottabilité au cours de leur voyage à travers leurs changements de vitesses de dérives passives, et celles-ci ont beaucoup changé et donc influencé leurs capacités de plongées.

Pendant leurs plongées de dérives passives pratiquées lors du repos, l'effort de nage étant nul, leur vitesse de descente ou de remontée est alors directement liée à leur flottabilité et donc à leur condition corporelle, comme il a déjà été montré chez des adultes (Aoki et al. 2011, Richard et al. 2014) ou d'autres prédateurs marins plongeurs (Miller et al. 2004). Les juvéniles ont alors montré une remarquable aptitude à finement ajuster leur effort de nage en fonction de leur flottabilité. **Ceci suggère qu'ils étaient rapidement capables d'optimiser leurs comportements de plongée selon leur condition corporelle**, durant les phases de descente en glissant sous l'effet de leur propre densité ou pendant la remontée en bénéficiant de la poussée hydrostatique. **A notre connaissance un tel comportement n'a pas été documenté chez d'autres juvéniles de phocidés**, bien que cette adaptation soit courante chez des juvéniles d'autres espèces présentant des changements de flottabilité importants au cours de leur voyage (e.g. Irvine et al. 2000). Ces capacités peuvent résulter d'un apprentissage rapide des postures et de l'effort de nage à fournir, mais aussi résulter de comportements instinctifs sélectionnés, par exemple en évitant des accidents de décompression durant la remontée (Hooker et al. 2012).

e) Flottabilité, dispersion et ségrégation

L'évolution des changements de condition chez les juvéniles d'éléphants de mer peut être alors résumée selon le schéma suivant (Figure 66, cf. Annexe 3) qui synthétise les trois grandes phases de changements de flottabilité observés pendant leur première année en mer. Dans notre étude, la majeure partie des individus ayant survécus en mer arrivèrent à passer en flottabilité positive, pourtant rarement atteinte durant la vie d'un éléphant de mer. De plus, ce passage en flottabilité positive, fut associé à la date de retour en direction de leur colonie d'origine. Les individus en flottabilité positive effectuèrent alors de plus longs séjours à terre (cf. Annexe 3). Tous ces points confirment probablement que le passage en flottabilité soit une contrainte forte pour les juvéniles. Cette contrainte physiologique s'exprime à la fois d'un point de vue vertical (la plongée) mais aussi horizontal (leur dispersion). En effet, les jeunes n'arrivèrent probablement plus à plonger aussi

efficacement, en plus de devenir peut être plus vulnérables pour les prédateurs dans la colonne d'eau et en surface, et peuvent alors être contraints de revenir à terre (Boyd et Hoelzel 2002).

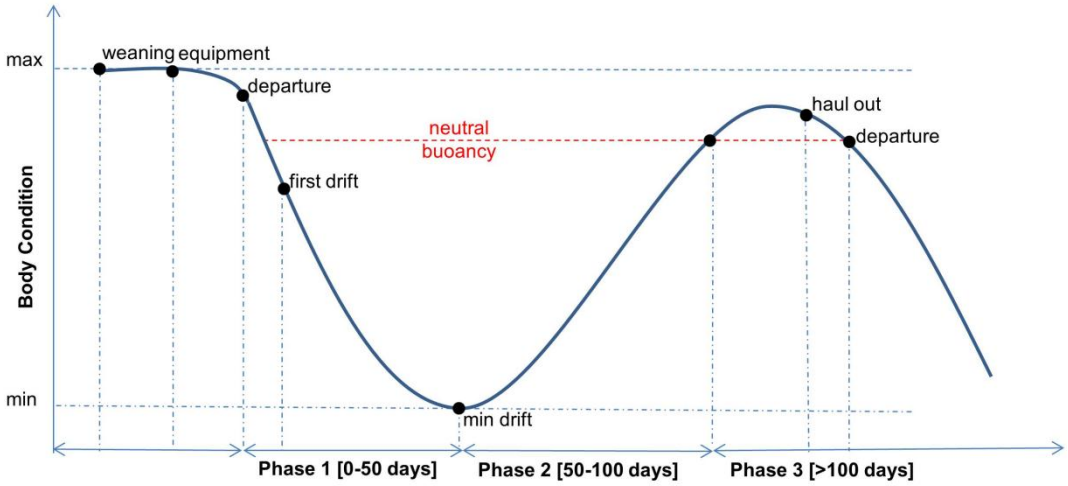


Figure 66 : Schéma théorique du changement de la condition corporelle des juvéniles d'éléphants de mer durant leur première année en mer, issus des résultats expérimentaux de la thèse.

Cette contrainte pourrait donc être à l'origine de la dispersion moins grande chez les éléphants de mer de première année comparé aux manchots ou aux autres classes d'âges d'éléphants de mer immatures (Figure 67, Field et al. 2005b). Durant leur croissance les éléphants de mer devenant alors plus gros, ils ont probablement de plus en plus de difficultés à passer en flottabilité positive (les adultes ne parviennent que très rarement à passer en positif, Biuw et al. 2007), mais cela leur permet dans le même temps d'être moins contraints en restant alors plus proches de la neutralité, et donc de voyager sur des distances plus grandes. Cette contrainte peut aussi être une explication supplémentaire aux retours à terre des juvéniles d'éléphants de mer ou des mâles adultes en plein hiver austral.

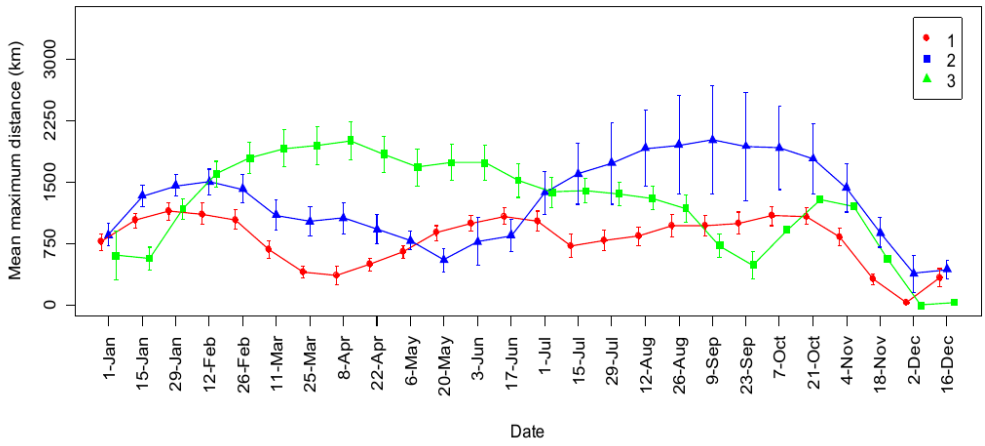


Fig. 4.4. The maximum distance ($\overline{X}$ ± SE) reached each fortnight by the different age juvenile southern elephant seals, where circles represent one-year olds, triangles two-year olds and squares three-year-old seals.

Figure 67 : Maximum de distances observées pour les trois classes d'âge durant la dispersion des juvéniles et immature d'éléphant de mer du sud. D'après Field et al. 2005.

f) Condition corporelle et performances

Il est connu que la taille des individus à une influence sur les capacités d'apnée des animaux plongeurs (Halsey et al. 2006). Ainsi il existe une relation allométrique chez les homéothermes, les espèces les plus grosses ayant alors les meilleures capacités d'apnée.

Dans notre étude**, aucun lien entre la condition corporelle et les performances n'a pu être mis en évidence chez les manchots.** Il est probable que cela corresponde à un biais d'échantillonnage, dans la mesure où les individus équipés étaient par hasard plus petit que la moyenne (Figure 59). En Terre Adélie, les équipements ont eu lieu en 2013/14 après l'épisode de banquise record entrainant un succès reproducteur très faible (300 poussins survivants). **En revanche chez les éléphants de mer, les individus en meilleure condition présentèrent des taux de progression dans la durée de plongée les plus importants** (cf. Annexe 3). Ces résultats sont en accord avec ceux d'autres études portant sur les juvéniles d'éléphants de mer ou d'autres espèces de plongeurs. La condition corporelle au départ est donc de fait un facteur important expliquant les capacités de plongées et donc de survie des juvéniles, durant leur première année en mer à la fois chez les manchots et chez les pinnipèdes (Saraux et al. 2011, McMahon et al. 2015).

2. Apprentissage et environnements

a) Maturations physiologiques

Du fait de la contrainte majeure à devoir revenir respirer en surface, la plongée peut être considérée comme une force de sélection importante chez les prédateurs marins à respiration aérienne (Halsey et al. 2006). L'évolution a ainsi conduit à des adaptations physiologiques remarquables permettant aux juvéniles d'acquérir des compétences de plongée très rapidement (bradycardie, volume sanguin, hétérothermie, vasoconstriction, voir Ponganis 2015).

Il est connu par exemple que chez les juvéniles d'éléphants de mer, le temps d'apnée durant le sommeil augmente au cours du temps, lors de leur jeûne d'après sevrage (Castellini 1996). De plus, avant leur véritable départ en mer les juvéniles des 3 espèces ont pratiqué des plongées de courtes durées assimilables à un entrainement à proximité de leur colonie (Falabella et al. 1999). Durant cette période d'entrainement, pouvant être considérablement longue chez les éléphants de mer (max 66 jours), il est probable que plusieurs paramètres physiologiques clés ont été améliorés comme la quantité de myoglobine musculaire, la concentration en hémoglobine, en plus des capacités de thermorégulation. Ces processus de maturation apparaissent donc partiellement indépendants des processus innés (Falabella et al. 1999).

De plus, **les juvéniles étudiés présentèrent une plus grande variabilité dans leurs comportements de plongée et d'acquisition de nourriture, et des capacités inférieures en comparaison à celles des adultes**. L'évolution de ces capacités doit donc être aussi en grande partie liée au développement cognitif des individus, à des processus de mémorisation et d'apprentissage par essai erreur, caractérisant de nombreuses espèces à reproduction tardive (Dukas et Ratcliffe 2009)

b) Amélioration de la recherche alimentaire

Les juvéniles d'éléphants de mer présentèrent des taux de tentatives de captures de proies environ 2 fois plus élevés au départ que les adultes (Gallon et al. 2013). Ceci suggère un comportement plus opportuniste, les individus essayant alors surement d'attraper tous types de proies. De plus, à leur départ, tous les juvéniles éléphants de mer dégradèrent leur condition corporelle suggérant des faibles taux de réussite de captures de proies et/ou des proies à mauvais rendement énergétique. **Les juvéniles de manchots effectuèrent au départ aussi beaucoup de plongées peu profondes (<50m) cela suggère qu'ils n'étaient pas**

capables d'atteindre les proies ciblées par les adultes, situées beaucoup plus profondément (myctophidés, céphalopodes, >150m, Koslov et al. 1990, 1995). Cependant, au cours du temps, leurs capacités de plongée augmentèrent et les tentatives de captures de proies des petits d'éléphants diminuèrent pour atteindre des niveaux comparables à ceux des adultes. Ceci suggère donc une maturation des mécanismes adaptatifs de la plongée, une maturation de leur capacité d'apprentissage mais aussi probablement un changement de régime alimentaire.

c) Changements saisonniers et nycthémérales

La forte augmentation des capacités de plongée s'est effectuée au moment de l'automne austral, c'est à dire durant la période de raréfaction des ressources (Knox 2006)**.** Les augmentations de ces capacités peuvent donc être aussi la conséquence de changements environnementaux, comme cela a déjà pu être montré pour les manchots royaux adultes (Charrassin et al. 2002). En automne et hiver, les jeunes manchots royaux montrent une augmentation du nombre de plongées nocturnes et le dépassement progressif des couches de mélange d'eau de faibles profondeurs (MLD), démontrant ainsi un ajustement probable aux comportements de leurs proies ayant ce même comportement de migration nocturne (Bost et al. 2002). **Ce comportement suggère aussi une meilleure connaissance de leur environnement vertical en journée**, en ciblant les proies situées à l'interface de la thermocline.

Dégager l'effet d'apprentissage de l'effet du changement de saisons s'avère complexe. Dans notre cas, l'étude simultanée du comportement des adultes montra dans le même temps des ajustements similaires aux changements environnementaux. Comme les adultes prospectaient dans les mêmes masses d'eau océaniques, nous pouvons alors attribuer la différence observée juvéniles-adultes à une part de progression et d'apprentissage des juvéniles.

Après presque un an passé en mer, les juvéniles restèrent malgré tout des plongeurs moins performants que les adultes. Ces moindres performances les poussent vraisemblablement à compenser en augmentant leur effort de plongée (ratio surface/durée) principalement au crépuscule et la nuit, et en hiver c'est à dire pendant les périodes les plus critiques, comme il a ainsi par exemple été montré chez les juvéniles de cormorans huppés (Daunt et al. 2007), les phoques de Weddell (Burns 1999).

d) Habitats verticaux

Nous avons déjà abordé que **cette moindre efficacité peut être liée aux comportements de dispersion des juvéniles, les maintenant peut-être dans des habitats vacants, potentiellement de moindre qualité tout en évitant la compétition pour la ressource.** Cependant, comme le montrent les résultats des profils de plongées des manchots empereurs, cela ne les empêchent pas de cibler des habitats verticaux similaires à ceux empruntés par les adultes (empereurs et royaux) caractérisés par des inversions des thermoclines. En revanche dans le cas des éléphants de mer, les individus retournant sur le plateau de Kerguelen et qui effectuèrent des plongées benthiques, n'arrivèrent pas à augmenter significativement leur condition corporelle. Les changements dans l'occupation des habitats à la fois horizontaux et verticaux n'apparaissent alors pas aussi profitables selon les stratégies adoptées (pélagique *vs* benthique) et pourraient être en lien avec potentielle mortalité différentielle selon les habitats, reflétant les différentes stratégies immatures et adultes (Chaigne et al. 2013).

e) Régime alimentaire

Nous ne pouvons faire que des spéculations sur le régime des juvéniles au cours des premiers mois en mer. Des études isotopiques en cours chez les *Aptenodytes* au cours de leur premier voyage devraient pouvoir répondre au moins à la question d'un changement de régime. Il est déjà établi que les jeunes royaux de deux ans revenant à leur colonie pour muer présentent des signatures isotopiques identiques à celles des adultes (poissons myctophidés, Cherel, comm. pers.). Chez les empereurs il apparait fort probable que les juvéniles se nourrissaient aussi de myctophidés lorsqu'ils se situèrent au niveau du front polaire, de la même façon que les manchots royaux. En revanche lors de leur retour au niveau de la bordure des glaces, des pentes du plateau il est probable que les juvéniles alternaient entre des proies de sub-surface effectuant des migrations nycthémérales (ex : Antarctic krill *Euphausia superba*, Flores et al. 2012) et d'autres proies plus en profondeur situées à l'interface de l'inversion des températures (zooplancton, petits poisson ou calamars, Van de Putte et al. 2010) ou même les myctophidés *Electrona antarctica* qui peuvent remonter à des profondeurs autour des 200 m la nuit (Hunt et al. 2011) en hiver. Ou sur la pente du plateau les poissons des glaces (*Pleuragramma antarcticum*), qui constituent les proies principales des adultes en hiver (Wienecke et Robertson 1997).

Dans le cas des éléphants de mer juvéniles de un an, les données des contenus stomacaux et les études isotopiques démontrèrent que les jeunes se nourrissent au

départ de proies à faible niveau trophique comme des crustacés (Slip 1995, Walters et al. 2014, Lübcker et al. 2017). Ce qui peut être mis en lien avec les plus forts taux de tentatives de captures de proies effectués les 100 premiers jours en mer. L'analyse des isotopes des moustaches révèlent un enrichissement en azote au cours du temps, démontrant le changement de niveau trophique. Ces changements de niches trophiques ont aussi été montrés chez des juvéniles d'autres espèces (e.g. Kernaléguen et al. 2016, Carravieri et al. 2017), et doivent surement être liés à l'amélioration de leur connaissance de leur environnement, de leur maturation physiologique et de leurs techniques de captures de proies.

C. L'hypothèse de sélection : causes de la mortalité des juvéniles

1. Détection de la mortalité : fiabilité des données des balises

Il est légitime de se demander si l'arrêt d'émission prématuré observé pour certaines balises puisse résulter de la mort de l'individu (Hays et al. 2007, Kooyman et al. 2015). En effet, il peut y avoir plusieurs raisons à l'arrêt de balise dans les études de *tracking* en milieu marin (Hays et al. 2007) : (1) arrêt de batteries (2) dysfonctionnement du à des dommages (causés par l'eau de mer ou impact de l'antenne dans des trous de glace par ex.) (3) détachement du logger (frottements, mue des individus) et enfin (4) mortalité des individus (inanition, prédation). Déterminer la cause de l'arrêt apparait donc complexe, cependant plusieurs indices peuvent permettre de déterminer l'arrêt lié à la mort de celui lié à un problème technique.

En comparaison, les tags ne s'étant pas arrêtés précocement ont atteint des durées de suivi record, démontrant ainsi la capacité de longue durée de vie des balises au lithium fournies par *Wildlife Computers*, ainsi que leur résistance à l'eau de mer. Dans le cas des juvéniles empereurs l'arrêt des balises s'est effectué dans la banquise, et il n'est donc pas exclu que les antennes aient eu des dommages lors de leurs sorties de l'eau. Cependant, chez les 3 espèces étudiées les comportements des individus considérés comme « morts » démontrent des changements significatifs dans leurs activités de plongées pendant plusieurs semaines avant leur arrêt. Dans le cas des juvéniles éléphants de mer, les cas de mortalité décelés sont encore plus certains puisque les individus ont été doublement équipés par des loggers envoyant des positions satellite, dans l'objectif de départager les dysfonctionnements des balises, de la mort des individus. Cette technique de *double-tagging* a aussi été utilisée

récemment chez des requins marteaux (Drymon et Wells 2017). Bien que coûteuse, cette méthode s'avère efficace pour préciser le devenir des animaux, à condition qu'ils aient une taille suffisante leur permettant de supporter les 2 balises.

Nous nous sommes appuyés sur les changements de comportements déduits des données des balises pour déceler les cas de mortalité en mer. Plusieurs études utilisèrent aussi les changements de comportements pour inférer de la mortalité survenue pendant le suivi d'animaux : par exemple chez les albatros timides *Thalassarche cauta* (Alderman et al. 2010), outardes *Chlamydotis macqueenii* (Combreau et al. 2001), ours noir *Ursus americanus* (Clark et Eastridge 2006), lions *Pantra leo* (Woodroffe et Frank 2005), rapaces (Klaassen Raymond et al. 2013), tortues luths (Hays et al. 2003). D'autres études ont utilisé des loggers implantés chez des lions de mer *Eumetopias jubatus* enregistrant pendant toute la vie de l'animal la température, la lumière et si le tag était dans un tissu, l'eau ou l'air (Horning et Mellish 2012). Après la mort, les tags étaient moins denses que l'eau de mer et s'échappaient des carcasses des animaux pour transmettre des données via satellite. Des profils de températures et de lumière montrant de brusques changements étaient alors interprétés comme étant de la prédation et pouvant être la cause d'un faible taux de survie dans la population étudiée. Dans une autre étude, portant sur le phoque commun *Phoca vitulina vitulina*, la mortalité juvénile fut estimée à partir de suivi télémétrique (Hanson et al. 2013).

2. Effet des balises

Il est reconnu que les balises ont un effet sur le comportement des prédateurs marins plongeurs, tout particulièrement chez les manchots (Bannasch et al. 1994, Wilson et al. 2004) cependant puisque **nous n'avons pas trouvé d'influence de la condition corporelle au départ sur la mortalité et que les balises des individus ayant survécu ont duré sur des périodes de temps très longs** (près de 1 an) nous pensons que l'effet des tags n'a pas affecté significativement la mortalité des individus.

3. Taux de survie des juvéniles

Les causes généralement invoquées pour expliquer la plus faible survie des juvéniles est leur plus faible compétence pour l'acquisition de nourriture, cela les rend plus vulnérables aux phénomènes de densité-dépendance, à la compétition, aux variations environnementales et aux maladies (Newton 1998). La famine et la prédation sont les deux principales hypothèses permettant d'expliquer les forts taux de mortalité observés chez les juvéniles

(Sullivan 1989, Newton 1998). Les capacités à survivre des individus pour pallier à ces deux facteurs peuvent dépendre de leur qualité individuelle (« hypothèse de la sélection ») et de la vitesse de progression de leurs aptitudes (« hypothèse des contraintes »). Dégager l'importance de ces deux facteurs devient possible par le suivi comportemental sur le long terme des individus juvéniles, tout en le comparant avec le comportement des adultes, dans les mêmes conditions.

Chez les trois espèces étudiées les méthodes d'estimation de survie *via* des suivis démographiques à long terme donnent des estimations très différentes selon les espèces. Ce sont les juvéniles de manchots royaux de Crozet qui présentent une survie la plus forte allant jusqu'à 80% (i.e. 20% de mortalité apparente, Saraux et al. 2011). Chez les éléphants de mer suivis sur l'ile de Marion, la survie est estimée à 60% (i.e. 40% de mortalité apparente, Pistorius et al. 2011) et enfin les juvéniles empereurs suivis à Dumond-Durville ont une survie estimée à 40% (i.e. 60% de mortalité apparente, Abadi et al. 2017). Malgré notre faible échantillonnage (en comparaison avec les études de démographie) il est surprenant d'obtenir des taux de mortalité comparables que nous rappelons ici au cours de la première année de la vie en mer: manchots royaux 29% (5/17), éléphants de mer 45% (9/20) et de 60% (9/20) chez les manchots empereurs.

4. Prédation

La mortalité déduite du suivi par balise a pu résulter de la prédation. Les orques *Orcinus orca*, les léopards de mers, *Hydrurga leptonyx* et les requins dormeurs *Somniosus antarcticus* sont 3 espèces présentes dans la région subantarctique et antarctique (Ainley et al. 2005, Field et al. 2007, Pistorius et al. 2012), pouvant se nourrir de manchots et/ou de juvéniles d'éléphants de mer. Le départ rapide du plateau de Kerguelen des juvéniles éléphants de mer peut d'ailleurs être une stratégie d'évitement des prédateurs tels que les orques, qui patrouillent autour des îles généralement à cette période pour se nourrir de jeunes éléphant de mer. Certains auteurs suggèrent d'ailleurs que ces stratégies d'évitement peuvent faire partie des causes des grandes distances de migration observées dans plusieurs populations animales (Fryxell et Sinclair 1988).

Très peu d'études isotopiques sur le régime des orques ont été effectué en hiver. Cette lacune est regrettable car nous ignorons si elles continuent de se nourrir de jeunes éléphants de mer plus tard dans la saison, lors des retours pour leurs séjours à terre hivernaux. Le comportement des requins dormeurs est peu connu, et quelques prises accidentelles à bord de

bateaux de pêche au niveau du plateau de Kerguelen (Cherel et Duhamel 2004), révélèrent la présence de peau dans les contenus stomacaux pouvant appartenir à des jeunes éléphant de mer ou otaries à fourrure. Le comportement des léopards de mer en hiver, pendant la période des retours des juvéniles en hiver est peu connu. Certains jeunes léopards sont observés plus au nord sur les îles subantarctiques lors de leur dispersion et peuvent se nourrir de manchots et de cormorans (Borsa 1990).

Cependant les données de plongées obtenues avant l'arrêt des balises ne nous permettent pas vraiment de retenir l'hypothèse de la prédation, sauf pour deux juvéniles d'éléphants de mer qui sont morts alors qu'ils étaient en flottabilité positive, ce qui peut être un désavantage dans les comportements de fuite rapide en profondeur.

5. La plongée : une forte pression de sélection

Comme nous l'avons vu dans la partie précédente**, le milieu aquatique impose une forte pression de sélection sur les organismes plongeurs,** qui développèrent d'importantes adaptations pour faire face à la gestion du stock d'oxygène en profondeur. **Il est d'ailleurs surprenant que dans l'échantillonnage des individus des trois espèces aucun lien n'a été trouvé entre leur mortalité et leur condition corporelle au départ.** Plusieurs semaines après leur départ, il n'était pas possible de départager ces individus à partir de leurs comportements de plongée.

C'est quelques semaines avant l'arrêt des balises, que leur comportement commença à se différencier pour la majeure partie des individus. En effet leurs capacités de plongée (durée et profondeur) au contraire des autres individus ayant survécus, diminuèrent progressivement avec le temps, alors que leur temps de récupération fut identique à celui des autres individus. Dans le cas des éléphants de mer, bien que le comportement des « morts prématurés » ait été plus variable entre les individus, leurs tentatives de captures de proies étaient moins nombreuses, leur effort de nage augmenta ainsi que leurs vitesses de déplacements horizontaux. Un argument supplémentaire est que l'arrêt de toutes les balises fut concomitant au début de l'automne, période pour laquelle les ressources de l'océan austral commencent à se raréfier, alors qu'à la même période, tous les autres juvéniles ayant survécu augmentèrent fortement leurs capacités. Ceci est aussi vérifié chez les adultes de manchots royaux (Charrassin et al. 2002), empereurs (Rodary et al. 2000), et d'éléphant de mer (Bennett et al. 2001). Ces juvéniles étant moins efficaces, dans un environnement avec moins en moins de ressources accessibles, probablement plus difficiles à trouver et à acquérir (plongées plus

profondes), furent probablement de plus en plus affaiblis au cours du temps. L'automne correspond à une période d'enfoncement marqué des myctophidés dans les profondeurs (*Electrona carlsbergi,* Koslov et al. 1991). Dans le cas des manchots royaux ces individus furent surement dans l'obligation de compenser ce manque d'efficacité, ce qui pourrait expliquer l'augmentation de leur effort de plongée durant le crépuscule. De même, ce processus a été observé chez les cormorans huppés dont le juvéniles augmentèrent leur effort en hiver et furent retrouvés mort à leur colonie (Daunt et al. 2007). Il alors probable que ces individus soient morts à cause d'une restriction calorique prolongée trop longue, les conduisant à l'inanition.

Chez au moins un juvénile éléphant de mer, aucune différence notable n'a pu être détectée dans le comportement, sauf seulement quelques jours avant l'arrêt de sa balise, où il effectua des plongées plus profondes et plus longues atteignant les 600 m, suivies de temps de surface plus longs (cf. Annexe 5). Il se peut que cet individu ai plutôt subit un accident de décompression (Hooker et al. 2012). Lors de remontées trop rapides après un long temps d'apnée (augmentation de la concentration en azote dans le sang) la décompression des gaz crée des bulles dans le sang qui en circulant peuvent causer des symptômes mortels (paralysie).

6. Thermorégulation

Chez les royaux et les éléphants de mer, nous avons pu montrer une corrélation significative entre la décroissance de leur capacités de plongées et la diminution des températures de surface. Ceci suggère que les juvéniles furent sans doute confrontés à des problèmes de thermorégulation et sont peut-être morts de froid. Une étude récente a montré que chez les juvéniles de royaux, les 6 premiers mois en mer sont en effet critiques pour la capacité de thermorégulation (Figure 68, Enstipp et al. 2017). Équipés de logger ultra-light en sous-cutané enregistrant la température interne jusqu'à des durées record de 2.5 ans, les individus ont pu être déséquipés sur l'île de Crozet, grâce à une installation de suivis individuels *via* des antennes réceptrices d'ondes RFID. Cette étude a pu montrer que les juvéniles eurent leur température périphérique considérablement réduite lors des premiers mois en mer, entrainant des pertes de chaleur considérables, par rapport aux adultes.

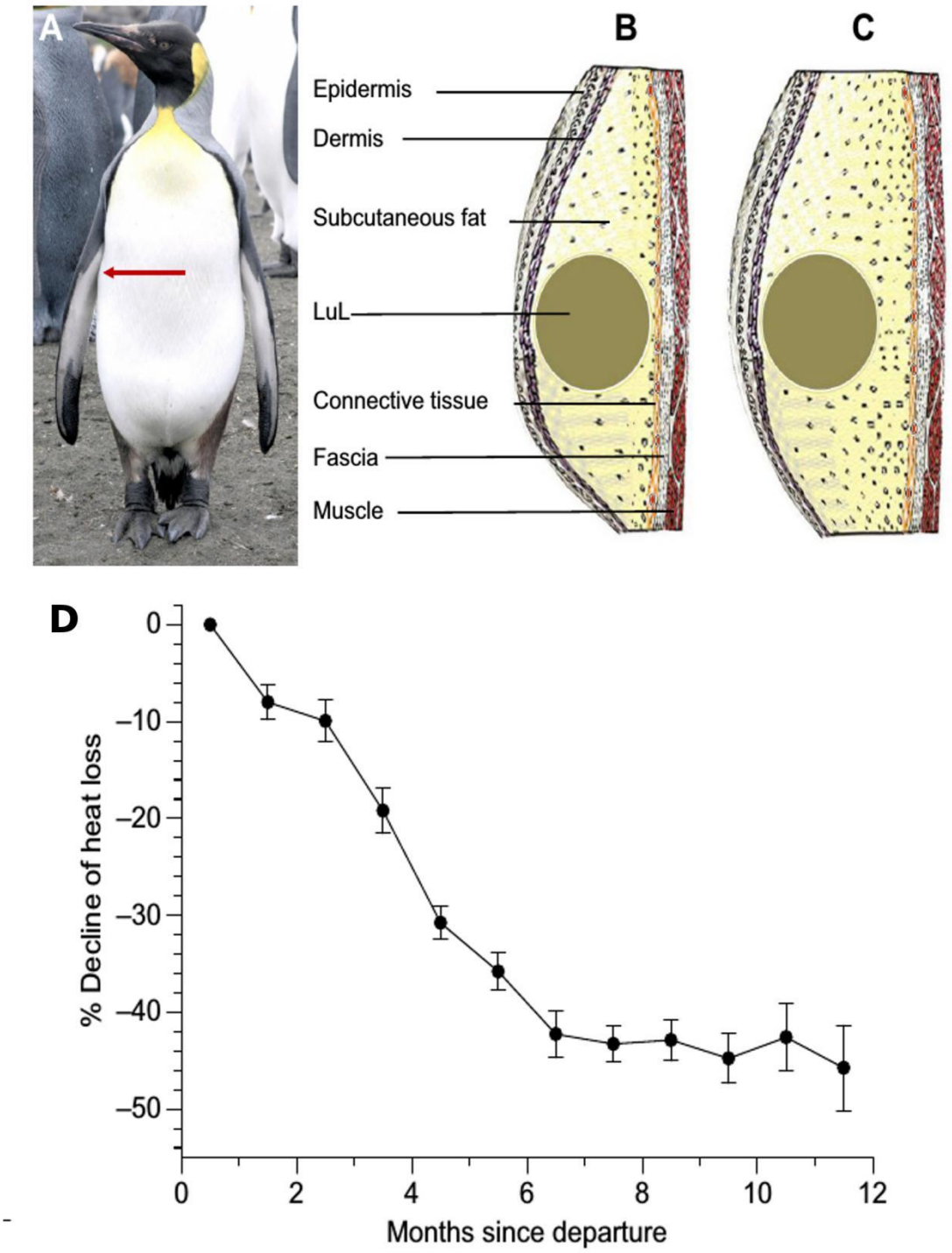


Figure 68 : A. Juvéniles de manchot royal avant le départ (noter la tache jaune de couleur citron) avec la position du logger" LuL" *(Logger Ultra Light*) implanté indiqué par la flèche rouge. B: position du logger en sous cutané, installé dans le gras périphérique au départ en mer, et C : après plusieurs mois en me. D : Changement des taux de perte de chaleur (moyenne +/- se) au cours du temps chez les juvéniles. Les pertes de chaleur diminuèrent progressivement jusqu'à 6 mois en mer ou elles se stabilisèrent. D'après Enstipp et al 2017.

Les auteurs suggèrent que les processus de vasoconstriction furent pourtant très vite mis en place dès leur départ, et que l'effort de nage ou bien des processus de maturation physiologique n'étaient probablement pas impliqués dans la thermorégulation. Au contraire, il s'agirait plutôt de la quantité de gras accumulé en périphérie, servant à la fois de stockage d'énergie mais aussi d'isolant, qui serait alors critique pour leur thermorégulation. Il est remarquable que le seuil critique identifié soit de 6 mois après le départ, soit la période qui correspond une fois encore à l'automne austral.

Cette période est critique puisque tous les juvéniles identifiés comme morts pour les trois espèces eurent leur balise arrêtée à cette période. **Cette étude vient conforter notre hypothèse d'une mortalité liée à des problèmes de thermorégulation chez la plupart des juvéniles,** la cause étant surement en lien avec une alimentation insuffisante ne permettant pas suffisamment de stockage de gras périphérique.

Chez les empereurs, quitter les eaux froides de l'Antarctique (<0°C) pour rejoindre des eaux 'réchauffées' du front polaire (+4°C) peut donc sûrement jouer un rôle dans la diminution de perte de chaleur périphérique. De plus les manchots empereurs, contrairement aux royaux qui ont quasiment atteint leur taille adulte à leur départ, continuent leur croissance et doivent donc avoir un métabolisme plus élevé.

Les éléphants de mer en revanche, ne changent pas de taille durant leur première année en mer (Bell et al. 1997), les changements de taille étant plus progressifs. En revanche les femelles juvéniles qui se développent plus vite et se reproduiront plus tôt font plus de réserves de graisse que les males éléphants de mer juvéniles durant les deux premières années (Field et al. 2005a) ce qui les rendraient aussi peut être les mâles plus vulnérables que les femelles aux faibles températures d'eau de surface, pendant la phase juvénile et immature. D'ailleurs la mortalité des juvéniles mâles a été bien plus forte que celle des femelles dans notre étude (7 sur 9 des individus morts en mer étaient des mâles).

7. Habitats

Face à la compétition inter ou intra-spécifique, les juvéniles les moins efficaces pourraient être relayés dans des habitats les moins favorables. Cependant peu de différences ont été trouvées entre les habitats utilisés par les juvéniles « morts » et ceux ayant survécus. Toutefois dans le cas des royaux, 2 individus disparus prématurément sont

allés plus au Sud, et probablement dans des eaux plus froides, donc furent potentiellement plus exposés à des nécessités de réguler leur température interne.

Dans le cas des empereurs, deux des individus qui sont « morts », sont aussi ceux qui sont allés le plus au Nord, peut être justement pour compenser des difficultés de thermorégulation, liées à un plus faible nourrissage. Cependant tous les juvéniles d'empereurs sont « morts » dans les glaces, pourtant dans la zone de pente du plateau Antarctique caractérisée par une productivité hivernale. En effet, de l'eau plus chaude en provenance du Nord se retrouve superposée à de l'eau plus froide du fait de la formation de glace et de la bathymétrie en pente, créant ainsi des zones d'inversion thermique en profondeur concentrant généralement une faune marine importante. Plus que l'habitat horizontal, il apparait donc que c'est l'habitat vertical et les aptitudes à l'exploiter qui apparait critique pour les juvéniles empereurs.

Chez les éléphants de mer, les individus morts en mer étaient présents dans des habitats à plus faible énergie cinétique et caractérisés par de plus faibles températures de surface. Il se peut que ces individus, aient eu des capacités moindre à se déplacer avec les courants et se retrouvèrent dans des habitats à fine échelle spatiale, moins favorables en terme de disponibilité de ressources et pourtant plus contraignants en terme de thermorégulation.

8. Les hypothèses non-exclusives de sélection et de contraintes

L'hypothèse de la sélection, qui soutient que les individus de plus faible qualité individuelle sont plus enclins à mourir est une des moins soutenues par nos données : les différences de comportements de plongées observées ne se trouvèrent en effet qu'à la fin des suivis comportementaux, sans lien évident avec des conditions au départ. D'autres études sont nécessaires pour préciser ces effets sur les capacités de plongée et de survie. Des études démographiques démontrent en outre, l'importance des effets parentaux et environnementaux sur les traits phénotypiques des juvéniles à leur indépendance, ainsi que sur leur survie de première année (e.g. Fay et al. 2015, 2016)**. Cependant du fait de la décroissance des capacités des individus morts en mer, on peut tout de même penser que ces différences de capacités soient liées à des différences phénotypiques. L'hypothèse de contraintes (non exclusive) est supportée par le fait que des individus progressent plus ou moins rapidement au cours du temps, du fait de leurs contraintes physiologiques, cognitives et environnementales. Ainsi, les individus progressant moins vite sont plus susceptibles de succomber.**

D'importantes différences ont été trouvées en termes de survie juvénile, entre les trois espèces, à la fois à partir des études démographiques (voir références plus haut) mais aussi à partir des suivis télémétriques. Les jeunes manchots royaux démontrèrent une plus grande marge de progression. Le manchot royal serait moins soumis à de la sélection comparativement aux autres espèces, expliquant ainsi son plus fort taux de survie. De plus au regard de leur dispersion hivernale il semble peu probable que les jeunes royaux subissent de la prédation à l'inverse des empereurs situés en bordure des glaces (léopards, orques) et des éléphants de mer revenant sur le plateau de Kerguelen (orques et requins). Les royaux se situèrent aussi dans des zones de productivité hivernale remarquables en hiver, aussi utilisées par d'autres prédateurs marins, leur succès de pêche étant alors peut être le plus élevé. Enfin contrairement aux deux autres espèces, les manchots royaux partent avec une croissance la plus avancée (ils sont âgés de 1 an, alors que les autres n'ont que quelques mois). En effet les poussins de royaux passent l'hiver en crèche, uniquement nourris épisodiquement par leurs parents, et ne repartent que l'été, après avoir passé environ 11 mois à terre. La sélection ayant déjà agi pendant l'hiver, les juvéniles à leur indépendance seraient déjà de meilleure qualité (Saraux et al. 2011).

D. Dispersion, structure des populations et phylogénie de comportements

1. Dispersion des juvéniles et structure des populations

a) Dispersion de naissance et philopatrie

Le comportement de dispersion de naissance (*natal dispersal*), qui caractérise le mouvement d'un individu juvénile de son site de naissance vers l'installation dans un site autre de reproduction est considéré comme le principal mécanisme conduisant aux flux de gènes entre populations (Clobert et al. 2012). Les distances de dispersion de reproduction parcourues sont alors d'un intérêt particulier puisqu'elles sont en lien direct avec l'écologie des espèces concernées. La dispersion de reproduction (*breeding dispersal*) qui concerne l'émigration des adultes ne sera pas discutée ici, mais fait aussi partie des mécanismes d'évolution des populations (Greenwood 1980).

Les mouvements exploratoires des juvéniles peuvent être alors considérés comme une étape dans les processus d'émigration des populations (Mabry et Stamps 2008, Matthysen 2012). Cependant il est en pratique difficile de différencier les mouvements dont la fonction

première est l'émigration, des autres mouvements de type exploratoire-migratoire et de nourrissage (Van Dyck et Baguette 2005). Dans les quelques études qui essayèrent de mettre en lien les mouvements exploratoires et l'émigration, les résultats obtenus furent contrastés. Dans une étude portant sur les écureuils volant *Pteromys volans* (Selonen et Hanski 2006), les juvéniles qui effectuèrent des mouvements exploratoires les plus importants furent contre intuitivement les plus philopatriques, c'est à dire qu'ils sont revenus se reproduire dans leur site de naissance. Des conclusions inverses ont été obtenues chez les chevreuils *Capreolus capreolus* (Debeffe et al. 2013). Aussi en contradiction, quelques études ont montré que la propension à émigrer pouvait être héritable (e.g. Doligez et al. 2009), alors que d'autres non (Laloi et al. 2009). Certaines études montrèrent que ces propensions pouvaient être liées aux personnalités des individus, les individus les plus agressifs ou curieux étant les plus enclins à émigrer (Cote et Clobert 2010).

Plusieurs causes évolutives peuvent contrôler la dispersion de naissance des juvéniles (Matthyssen 2012) : **(1) l'évitement de la compétition et de la consanguinité (2) les chances de trouver un habitat favorable dans des conditions environnementales fluctuantes (*bet hedging*) (3) l'évitement de conditions environnementales locales défavorables (ressources, prédation) (4) les coûts énergétiques et physiologiques permettant les mouvements de dispersion de naissance**.

A l'inverse les individus qui n'effectuent pas de dispersion natale, sont alors des individus philopatriques (Greenwood 1980), c'est à dire fidèle à leur site de naissance. Plusieurs avantages évolutifs à la philopatrie peuvent aussi être évoqués (1) l'apprentissage, les connaissances du site local et des conditions environnementales (ressources, refuges, sites de reproduction) (2) la cohésion sociale, la fidélité au partenaire de reproduction (3) un coût énergétique moindre dû à des mouvements de moindre importance autour du site de fidélité (4) l'échange d'informations, et imitation des individus plus expérimentés.

Chez les espèces coloniales, le taux de philopatrie est généralement très élevé avec seulement quelques individus émigrant de leur colonie. Certaines espèces montrant des exemples extrêmes de fidélité à leur colonie d'origine, avec des individus revenant se reproduire à quelques mètres près de leur emplacement de naissance (e.g. manchots, Williams 1995, alcidés, Gaston et al. 1994, cormorans, Aebischer 1995). Ces résultats sont étonnants au vu des mouvements généralement effectués sur de très grandes distances par les juvéniles confirmant ainsi des capacités très développées d'orientation et de navigation pour retrouver

leur colonie d'origine. Pendant l'établissement des colonies et les périodes de croissance de leur taille, les taux d'émigration sont supposés être plus fort et c'est le contraire dans le cas de déclin de la taille des populations (e.g. Phillips et al. 1999, Newton 2010).

b) Cas des prédateurs plongeurs

Les manchots royaux, sont aussi très philopatriques (Cristofari et al. 2015) et répartis sur des îles subantarctiques très éloignées. Pourtant **la structure génétique des populations, révélée par une étude récente** (Clucas et al. 2016)**, apparait faible et subtile, ce qui est surprenant au vu de leur distribution.** Deux hypothèses sont alors avancées par les auteurs (1) des individus émigrent entre les populations permettant alors un flux de gènes permanent empêchant une structuration génétique (2) une population commune a donnée lieu aux populations actuelles dans un temps ne permettant pas de différentiation, même si elles sont maintenant isolées.

La création de nouvelles colonies récentes à Crozet, Falkland et Macquarie, et des individus de Crozet détectés à Kerguelen, laissent plutôt suggérer des recrutements fréquents entre populations différentes malgré la philopatrie très forte de l'espèce. De plus, le taux de croissance des populations doit aussi participer à l'augmentation de l'immigration. Enfin des juvéniles équipés de bagues alaires ont été revus à des distances très grandes de leur site d'origine, ce qui est moins surprenant maintenant au vu des distances que nous les savons capables de parcourir (étude effectuée dans la thèse, et voir aussi Pütz et al. 2014**). Étonnamment, seules les colonies de Crozet et de Falkland apparaissent plus proches génétiquement malgré leur distance très éloignée, les conclusions de l'étude étant alors en faveur de l'émigration constante d'individus caractérisant des activités d'exploration.** Les auteurs émettent alors l'hypothèse que la jeune population des Falkland serait fondée à partir de migrants provenant de Crozet. **La survie en mer et le taux de retours de juvéniles durant leur 3 premières années étant pourtant très haut à Crozet (Saraux et al. 2011), l'émigration doit surement concerner très peu d'individus et pas uniquement des juvéniles.**

Les résultats de notre étude concernant les juvéniles de manchots royaux confirment cette dernière hypothèse puisque les juvéniles parcourent des distances impressionnantes en direction de l'Ouest et un individu ne se trouva en fin de suivi, plus qu'à 1000 km des Falkland.

Dans le cas des manchots empereurs, considérés aussi comme très philopatriques (Weimerskirch et al 1985), **il apparait que la population mondiale soit en fait structurée en 4 meta-populations distinctes** (Younger et al. 2017)**,** bien qu'une autre étude soutienne qu'au contraire l'ensemble de la population soit panmictique (Cristofari et al. 2016). Younger et al. (2017) soulignent en revanche que cette dernière étude n'avait pas un échantillonnage suffisant pour détecter une différentiation. Les 4 populations différentiées par Younger et al. sont : la mer de Ross, la mer de Weddell, la côte de Mawson et l'ensemble Baie Amanda / Pointe Géologie.

Cependant, **les auteurs considèrent la structure génétique des populations comme étant une structure en métapopulation caractérisée par de forts flux de gènes**. De plus, ils ajoutent qu'étant donné que les juvéniles empereurs et des individus non-reproducteurs voyagent sur de grandes distances (e.g. Thiebot et al., 2013; Wienecke et al. 2004, Goetz et al. 2018), de l'émigration doit apparaitre au sein des différentes colonies structurant ainsi les 4 meta-populations. **Cette étude va donc plutôt en faveur d'une hypothèse reposant sur de l'émigration d'individus au contraire de populations fermées.**

Notre étude portant sur les empereurs, en complément de celles de Thiebot et al. (2013) vient conforter cette hypothèse, puisque certains individus suivis par satellite se dirigèrent vers la Baie Amanda, un individu se rendant même au niveau du plateau de Kerguelen en fin de suivi. Cette dispersion vers l'Ouest, probablement en lien avec la dynamique de la glace et les courants côtiers de l'Antarctique et de la pente du plateau, doit jouer un rôle dans la connectivité des colonies au sein de cette méta-population Pointe Géologie / Baie Amanda.

Les éléphants de mer, même si les juvéniles et adultes parcourent des milliers de km surtout en hiver, sont aussi très philopatriques (Nicholls 1970). Quatre populations distinctes ont aussi été identifiées : la Géorgie du Sud, Macquarie, Kerguelen & Crozet/Marion et la péninsule Valdez (McMahon et al. 2005).

Ici aussi notre étude peut dans une certaine mesure, illustrer cette structuration génétique puisque les juvéniles, au contraire des deux espèces de manchots, semblent plus contraints de revenir rapidement à leur site d'origine et présentent des distances de dispersion plus faibles. D'un autre côté le mouvement entre ces populations sont observés (Fabiani et al. 2003, Reisinger et al. 2010), et sont fréquents au moins au sein de la province de Kerguelen (Oosthuizen et al. 2011). Plus particulièrement des juvéniles de Crozet sont souvent observés à Marion (Oosthuizen et al. 2011) et des femelles adultes équipées à

Kerguelen se dirigent de plus en plus ces dernières années en direction de l'Ouest à proximité de Marion (Guinet pers. comm.). Ceci suggère que les animaux qui dispersent de leur ile natale, peuvent devenir fidèle à des sites de nourrissage très éloignés (Bradshaw et al. 2004) et pourraient donc être associés à de l'émigration permanente. Il apparait alors que cette fidélité et l'émigration se produisent plus probablement aux stades juvéniles et immatures (Oosthuizen et al. 2011).

Dans notre étude, des fidélités aux sites de nourrissage au sein même des suivis commençaient à apparaitre, des individus plus fidèles au plateau et d'autres au milieu océanique, avec un individu notamment se nourrissant à proximité de l'île de Heard en effectuant de nombreux séjours à terre. La mise en place de l'utilisation des habitats en fonction de l'âge et des sexes a été documentée à partir d'études isotopiques (Chaigne et al. 2013) et de suivis télémétriques (Field et al. 2005b) mais l'ontogenèse des comportements de plongée en rapport avec le choix des habitats ou d'émigration reste encore à étudier.

2. Hypothèses concernant l'origine des comportements de dispersion

a) Comportements homologues

Les comportements d'exploration et de dispersion et de migration des juvéniles apparaissent comme une interaction complexe entre des individus, leurs gènes et de leur environnement. La dispersion et la migration étant alors influencées par de nombreux traits phénotypiques incluant les caractéristiques comportementales, leurs traits physiologiques et morphologiques. La dispersion juvénile (à la fois spatiale de type migration/exploration et de naissance de type émigration) apparait avoir évolué plusieurs fois de manière identique et de façon indépendante chez plusieurs taxons très éloignés (e.g. Alerstam et al. 2003). Ceci suggère que les phénomènes de dispersion ont émergé très tôt dans l'histoire évolutive des espèces. La sélection naturelle a favorisé des phénomènes de convergence évolutive à des problèmes écologiques communs auxquels ont fait face différentes populations.

Des hypothèses de relations phylogénétiques entre différents taxons basées sur des traits associés aux comportements de migration et de distribution des populations (e.g. Boyle et Conway 2007) peuvent décrire des ressemblances ou des différences entre taxons révélant ainsi l'importance des processus d'ontogenèse des comportements et des contraintes génétiques (Harvey et Pagel 1991).

De nombreuses études ont montré que des différences de comportements d'orientation et de migration sont génétiquement déterminées (e.g. Pulido 2007). Dans notre étude, les mouvements des juvéniles, au moins au départ, paraissaient aussi être prédéterminés. Le fait que les juvéniles des deux espèces de manchot *Aptenodytes* ciblent la zone du font polaire en été, suggère peut être un comportement ancestral commun aux deux espèces à utiliser cette zone, puisque ce comportement des juvéniles est aussi partagé dans d'autres populations.

Chez les éléphants de mer plusieurs études montraient aussi une direction commune entre différentes populations (Sud-Est), suggérant peut être une homologie de ces comportements d'orientation privilégiés des juvéniles. Cependant il n'est pas possible d'exclure que de tels comportements soient au moins partiellement indépendants de contraintes phylogénétiques et qu'ils soient en grande partie le résultat d'une interaction étroite avec environnement. Et même si contraints par une base génétique au moins dans l'orientation de départ privilégiée, les comportements des juvéniles sont dans ce cas probablement la résultante de normes de réaction permettant l'expression de phénotypes variables pour un génotype commun (van Noordwijk et al. 2006). Il est donc plus probable que l'environnement et la génétique impactent les comportements non pas de façon exclusive mais en interaction constante. Des études phylogénétiques de comportements de dispersion de juvéniles chez un plus grand nombre d'espèce, tenant compte de la physiologie et de leur écologie, devraient pouvoir déterminer plus précisément la façon dont les gènes et l'environnement interagissent dans l'établissement de tels comportements (e.g. Rappole et al. 2003).

b) Comportements ancestraux et dernier âge glaciaire

A la fin du dernier âge glaciaire (il y a environ 18 000 ans) une très grande partie de l'océan austral qui était occupé par les glaces se libéra permanentant ainsi la recolonisation de l'antarctique et des iles subantarctiques par les espèces marines qui devaient alors se trouver dans des refuges glaciaires (Figure 69, Fraser et al. 2012). Seules les espèces d'oiseaux et de mammifères marins capables de voyager sur de longues distances pendant de courtes périodes de temps ont alors du pouvoir effectuer de telles migrations et colonisation. En revanche les espèces déjà dépendantes de la glace ont dû être moins impactées par cette glaciation.

Des études moléculaires portant sur les manchots royaux et les éléphants de mer démontrèrent que ces recolonisation furent associées à des augmentations d'importante des tailles de populations (Bruyn et al. 2009, Trucchi et al. 2014, Younger et al. 2015). Dans le cas des empereurs, la disparition des polynies en bordure de continent antarctique pendant

l'âge glaciaire a dû conduire les colonies à se déplacer plus au nord, se retrouvant alors dans les actuelles eaux subantarctique, en bordure de glaces, et a aussi dû être associé à un changement de leur comportement de pêche (Thatje et al. 2008). On peut alors avancer l'hypothèse selon laquelle les mouvements de dispersion observés des juvéniles pourraient être liés au moins en partie à l'histoire évolutive des migrations ancestrales effectuées entre les anciennes zones de nourrissage et les anciens sites de refuges glaciaires pendant la diminution de l'extension des glaces (Kooyman et al. 2002). Cette hypothèse devient d'autant plus probable dans le cas de populations en augmentation, les juvéniles étant alors plus à même d'émigrer vers d'autres sites de reproduction (Newton 1998).

Cette hypothèse a été avancée aussi pour les migrations d'oiseaux de l'hémisphère Nord et a fait débat (e.g. Salewski et Bruderer 2007). Les principales critiques revue par (Cresswell et al. 2011) étant une grande concentration d'animaux à l'équateur doit être peu probables, l'absence de preuves fossiles, et des comportements de dispersion qui évolue plus rapidement en fonction plutôt de la fluctuation et disponibilité de la ressource.

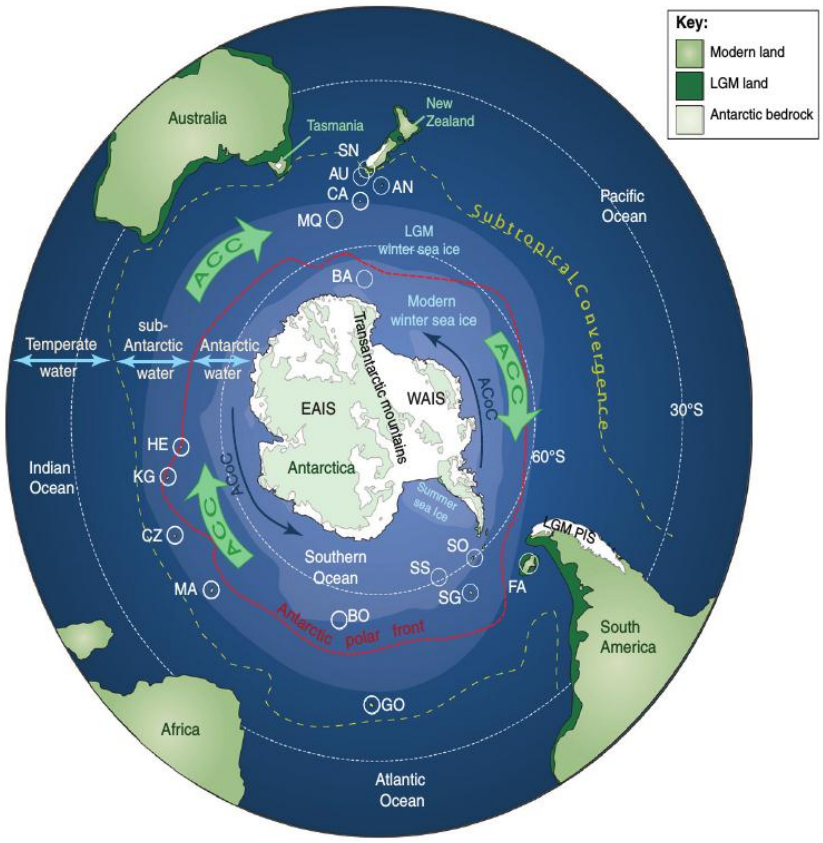


Figure 69 : L'étendue maximale de la glace durant le dernier âge glaciaire est indiquée par le dégradé de bleu ciel. Les iles subantarctiques sont entourées de cercles et les refuges glaciaires sont colorés de vert. D'après Fraser et al. 2012.

E. Conclusion générale

Ces travaux de thèse ont permis en partie d'élucider l'ontogenèse de comportements de recherche alimentaire chez 3 espèces de prédateurs marins plongeurs. Grâce à des balises enregistrant le comportement de plongées et envoyant les données par satellite, il a été possible de décrire l'ontogenèse de la plongée et des recherches alimentaires pour la première fois chez les juvéniles de manchots royaux et de compléter les rares études déjà existantes chez les juvéniles empereurs et éléphants de mer. La combinaison des données de comportements avec des localisations satellites permirent ainsi de décrire l'ontogenèse de leurs comportements en trois dimensions ce qui fut aussi très rarement effectué chez les juvéniles de prédateurs marins. Cependant du fait de l'entrelacement de l'ontogenèse des comportements avec les changements environnementaux, déterminer les causes des comportements observés est complexe. Le suivi sur des longues périodes comprenant des saisons différentes, et des comparaisons en simultanées avec des adultes issus des mêmes colonies ont permis en partie de dégager les causes des comportements observés chez les juvéniles.

Le premier chapitre a pu mettre en évidence des phénomènes de dispersion et de ségrégation entre les juvéniles et les adultes, ainsi qu'une direction privilégiée empruntées pour chaque espèce selon une composante probablement prédéterminée et résultant de l'histoire évolutive des espèces. Cependant la composante d'apprentissage fut malgré tout importante et l'environnement, notamment les courants, est en interaction étroite avec leurs trajectoires. L'ensemble a permis d'argumenter que les premiers voyages des juvéniles correspondaient à une combinaison de processus s'approchant d'une migration hivernale associée à des mouvements d'exploration, qui dépendent en grande partie de la prévisibilité de leur environnement.

Le deuxième chapitre a permis de mettre en évidence les contraintes à la fois physiologiques et environnementales que subirent les juvéniles dès leur premier départ en mer. L'augmentation progressive de leurs compétences de plongée et d'acquisition de la nourriture leur a probablement permis de changer de régime alimentaire au cours du temps et de survivre à la période hivernale pourtant caractérisée par une raréfaction des ressources. Confirmant au moins en partie l'hypothèse de la "contrainte", cette augmentation fut en partie due à une maturation de leur physiologie ainsi que d'une augmentation de leur expérience.

Ces contraintes ont aussi dû être en lien avec leurs capacités de locomotion, de flottabilité et donc de dispersion.

Le dernier chapitre, probablement le plus important au regard du potentiel lien avec la dynamique des populations, démontra une mortalité en mer chez certains juvéniles en accord avec les taux de survie connus chez les trois espèces. La cause la plus probable et la plus fréquente est sûrement une mort par inanition (manque de nourriture) et donc liée à des problèmes de thermorégulation. Cette conclusion pourrait être interpréter sous le regard de l'hypothèse de la "sélection", cependant nous n'avons pas trouvé de lien entre les conditions corporelles au départ et les évènements de mortalité. Cependant un biais est possible au vu de la taille de l'échantillon pour chaque espèces ($n<20$). De plus, les comportements de plongées semblèrent déjà très performants au départ des jeunes, suggérant que la maturation physiologiques permettant leur plongée devait déjà être très aboutie. Il n'est en revanche pas non plus possible d'écarter l'hypothèse de la contrainte selon laquelle les individus qui progresseraient moins vite dans leurs capacités de plongée, seraient les plus à mêmes de mourir. Une interaction entre les deux hypothèses, en plus des effets environnementaux, est probablement le plus plausible. D'autres études sont nécessaires pour en être convaincu.

F. Perspectives de recherches

- Un des résultats majeurs de la thèse fut de décrire l'augmentation des performances de plongées de juvéniles. Nous avons fait l'hypothèse que les juvéniles devraient alors être en mesure de changer de régime alimentaire et se rapprocher de celui des adultes, en accédant à de plus grandes profondeurs. Une façon de vérifier cette hypothèse serait de faire des études isotopiques sur le sang, les plumes ou les dents et les moustaches des juvéniles des trois espèces, afin de mieux comprendre l'écologie alimentaire de la phase juvénile et les patrons de la ségrégation trophique à l'échelle intra-spécifique, ceci *via* l'utilisation des ratios en isotopes stables de l'Azote.

- Ce travail a démontré que les zones prospectées par les juvéniles pendant leurs dispersions sont stables à l'échelle des deux années d'étude, dans le cas des royaux, soit comparable à aux résultats d'études antérieures pour les empereurs et les éléphants de mer. Cependant, l'importance des zones utilisées par les juvéniles restent à vérifier. La reconduction d'études télémétriques similaires sur ces espèces serait certainement d'un

grand intérêt, ceci en répétant l'expérience sur plusieurs années. De ce fait les *Kernels* de zones d'importance seront plus précis et des corridors des déplacements entre les différents habitats pourraient être mieux délimités.

- Afin d'illustrer l'importance des processus d'apprentissage et leur implication sur les autres classes d'âge, il serait judicieux d'équiper des individus immatures jusqu'à leur âge de reproduction, afin de vérifier si leurs comportements de dispersion sont similaires, comme cela a pu être fait dans une étude pionnière chez les éléphants de mer (Field et al. 2005b). Il sera ensuite possible de préciser si les individus sont à la fois fidèles à des habitats donnés et à des corridors de déplacement entre ces habitats une fois leur maturité atteinte.

- La physiologie des juvéniles est apparue très importante à la fois dans le comportement de plongée mais aussi dans le comportement de dispersion des juvéniles. Ces comportements n'ont pu être décrit avec précision que chez les juvéniles d'éléphants de mer grâce aux données d'accélérométrie. Pour les juvéniles de manchots, on peut cependant espérer une miniaturisation à l'avenir des accéléromètres envoyant des données par satellite permettant alors de suivre l'évolution de leur flottabilité, et permettre ainsi de comprendre plus précisément son influence sur leurs comportements.

- La principale cause de mortalité évoquée dans cette thèse fut une mortalité par inanition dû à des problèmes de thermorégulation. Cela a pu d'ailleurs être vérifié de façon indépendante dans notre étude chez des juvéniles de manchots royaux (Enstipp et al. 2017). Cette dernière étude a été permise grâce aux suivis individuels effectués à l'échelle d'une colonie entière. Il serait possible d'effectuer le même suivi en Antarctique sur les empereurs qui sont équipés tous les ans de *PIT tags (Passive Integrated Transponders)* et ou de mettre en place un protocole de suivi à Marion Island (Sud océan Indien) puisque les éléphants de mer sont aussi marqués et contrôlés chaque année. Enfin la mise en place d'un tel protocole de suivi individuel de juvéniles *via* la combinaison de balises et de *PIT-tags* est en cours chez un autre manchot consommateur « clé » des réseaux trophiques de l'Austral, le gorfou macaroni *Eudyptes chrysolophus*, à Kerguelen.

- Une autre hypothèse forte pour expliquer la mortalité fut la prédation, principalement pour les éléphants de mer. Dans ce cas, l'utilisation des tags implantés dans les études portant sur les juvéniles de lions de mer (Horning et al. 2012) pourrait être primordiale pour préciser l'importance de la prédation sur les forts taux de mortalité des juvéniles

éléphants de mer et empereurs.

- Préciser les causes ultimes et proximales de la survie en mer des juvéniles semble aussi crucial au regard des changements climatiques futurs. Il apparait important de croiser les études démographiques et les études de tracking pour mieux comprendre et préciser les causes de la mortalité de juvéniles durant leur première année en mer. Ces recherches sont d'autant plus importantes qu'il est possible que lors de leur dispersion, la direction privilégiée les juvéniles (au moins au départ) ne soit pas capable de compenser un changement trop brutal de leur environnement, les conduisant ainsi dans des pièges écologiques (Sherley et al. 2017). Du fait du réchauffement climatique, les positions latitudinales des fronts océaniques risquent très vraisemblablement de s'éloigner vers le sud (Péron et al. 2012), et les extensions de glace devenir de plus en plus variables (Jenouvrier et al. 2014). Il devient alors prioritaire de comprendre et prédire les mécanismes ultimes d'interaction de l'environnement des juvéniles et de l'ontogenèse de leur capacité de dispersion, de l'ontogenèse de leur recherche alimentaire et de leur survie.

- Enfin un des autres résultats majeurs de la thèse fut de décrire chez les 3 espèces, des directions privilégiées dans leur orientation au départ. Pour vérifier l'hypothèse d'une orientation innée "*clock and compass*", il serait nécessaire d'équiper la même année des juvéniles dans d'autres localités telles que les îles de Marion, Heard, Macquarie, et de répéter l'expérience en Géorgie du Sud et au Falkland. Des expériences de *homing* (déplacement de juvéniles en mer pour étudier leur retour, ex. : chez l'éléphant de mer du nord *Mirounga angurostris*, Oliver et al. 1998) ou de *cross-fostering* (faire partir par exemple des juvéniles de manchots royaux de Crozet à Kerguelen, comme par exemple : chez des mésanges, *Parus major* Slagsvold et Wiebe 2007), seraient d'un intérêt considérable pour vérifier l'hypothèse d'une orientation innée chez les prédateurs marins considérés.

V. Bibliographie

Abadi, F., C. Barbraud, and O. Gimenez. 2017. Integrated population modeling reveals the impact of climate on the survival of juvenile emperor penguins. Global Change Biology 23:1353–1359.

Aebischer, N. J. 1995. Philopatry and colony fidelity of Shags Phalacrocorax aristotelis on the east coast of Britain. Ibis 137:11–18.

Ainley, D. G., G. Ballard, B. J. Karl, and K. M. Dugger. 2005. Leopard seal predation rates at penguin colonies of different size. Antarctic Science 17:335–340.

Alderman, R., R. Gales, A. J. Hobday, and S. G. Candy. 2010. Post-fledging survival and dispersal of shy albatross from three breeding colonies in Tasmania. Marine Ecology Progress Series 405:271–285.

Alerstam, T., A. Hedenström, and S. Åkesson. 2003. Long-distance migration: evolution and determinants. Oikos 103:247–260.

Ancel, A., R. Cristofari, P. N. Trathan, C. Gilbert, P. T. Fretwell, and M. Beaulieu. 2017. Looking for new emperor penguin colonies? Filling the gaps. Global Ecology and Conservation 9:171–179.

Aoki, K., Y. Y. Watanabe, D. E. Crocker, P. W. Robinson, M. Biuw, D. P. Costa, N. Miyazaki, M. A. Fedak, and P. J. O. Miller. 2011. Northern elephant seals adjust gliding and stroking patterns with changes in buoyancy: validation of at-sea metrics of body density. Journal of Experimental Biology 214:2973–2987.

Ardyna Mathieu, Claustre Hervé, Sallée Jean- Baptiste, D'Ovidio Francesco, Gentili Bernard, Dijken Gert, D'Ortenzio Fabrizio, and Arrigo Kevin R. 2017. Delineating environmental control of phytoplankton biomass and phenology in the Southern Ocean. Geophysical Research Letters 44:5016–5024.

Aria, M., and C. Cuccurullo. 2018. bibliometrix: An R-Tool for Comprehensive Science Mapping Analysis.

Arnbom, T., M. A. Fedak, I. L. Boyd, and B. J. McConnell. 1993. Variation in weaning mass of pups in relation to maternal mass, postweaning fast duration, and weaned pup behaviour in southern elephant seals (Mirounga leonina) at South Georgia. Canadian Journal of Zoology 71:1772–1781.

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

Bibliographie

Bailleul, F., M. Authier, S. Ducatez, F. Roquet, J.-B. Charrassin, Y. Cherel, and C. Guinet. 2010. Looking at the unseen: combining animal bio-logging and stable isotopes to reveal a shift in the ecological niche of a deep diving predator. Ecography 33:709–719.

Baker, R. 1978. Evolutionary ecology of animal migration. Holmes & Meier Publishers.

Baker, R. R. 1993. The Function of Post-Fledging Exploration: A Pilot Study of Three Species of Passerines Ringed in Britain. Ornis Scandinavica (Scandinavian Journal of Ornithology) 24:71–79.

Bannasch, R., R. P. Wilson, and B. Culik. 1994. Hydrodynamic Aspects of Design and Attachment of a Back-Mounted Device in Penguins. Journal of Experimental Biology 194:83–96.

Barbraud, C., M. Gavrilo, Y. Mizin, and H. Weimerskirch. 2011. Comparison of emperor penguin declines between Pointe Géologie and Haswell Island over the past 50 years. Antarctic Science 23:461–468.

Barbraud, C., and H. Weimerskirch. 2001. Emperor penguins and climate change. Nature 411:183–186.

Bargy, F., and S. Beaudoin. 2005. Individus et espèces: de l'ontogenèse à la phylogenèse. Ellipses.

Bates, D., M. Maechler, B. Bolker, S. Walker, R. H. B. Christensen, H. Singmann, B. Dai, G. Grothendieck, and P. Green. 2017. lme4: Linear Mixed-Effects Models using "Eigen" and S4.

Bateson, P., and K. N. Laland. 2013. Tinbergen's four questions: an appreciation and an update. Trends in Ecology & Evolution 28:712–718.

Bell, C. M., H. R. Burton, and M. Hindell. 1997. Growth of Southern Elephant Seals, Mirounga leonina, during their First Foraging Trip. Australian Journal of Zoology - AUST J ZOOL 45.

Bennett, K. A., B. J. McConnell, and M. A. Fedak. 2001. Diurnal and seasonal variations in the duration and depth of the longest dives in southern elephant seals (Mirounga leonina): possible physiological and behavioural constraints. Journal of Experimental Biology 204:649–662.

Berlincourt, M., and J. P. Y. Arnould. 2014. At-Sea Associations in Foraging Little Penguins. PLOS ONE 9:e105065.

Berthold, P. 1988. Evolutionary aspects of migratory behavior in European warblers. Journal of Evolutionary Biology 1:195–209.

Berthold, P., A. J. Helbig, G. Mohr, and U. Querner. 1992. Rapid microevolution of migratory behaviour in a wild bird species. Nature 360:668–670.

Biuw, M., L. Boehme, C. Guinet, M. Hindell, D. Costa, J.-B. Charrassin, F. Roquet, F. Bailleul, M. Meredith, S. Thorpe, Y. Tremblay, B. McDonald, Y.-H. Park, S. R. Rintoul, N. Bindoff, M. Goebel, D. Crocker, P. Lovell, J. Nicholson, F. Monks, and M. A. Fedak. 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 Sciences 104:13705–13710.

Biuw, M., B. McConnell, C. J. A. Bradshaw, H. Burton, and M. Fedak. 2003. Blubber and buoyancy: monitoring the body condition of free-ranging seals using simple dive characteristics. Journal of Experimental Biology 206:3405–3423.

Bivand, R., N. Lewin-Koh, E. Pebesma, E. Archer, A. Baddeley, N. Bearman, H.-J. Bibiko, S. Brey, J. Callahan, G. Carrillo, S. Dray, D. Forrest, M. Friendly, P. Giraudoux, D. Golicher, V. G. Rubio, P. Hausmann, K. O. Hufthammer, T. Jagger, K. Johnson, S. Luque, D. MacQueen, A. Niccolai, E. Pebesma, O. P. Lamigueiro, T. Short, G. Snow, B. Stabler, M. Stokely, and R. Turner. 2017. maptools: Tools for Reading and Handling Spatial Objects.

Blanco, G. S., J. P. Pisoni, and F. Quintana. 2015. Characterization of the seascape used by juvenile and wintering adult Southern Giant Petrels from Patagonia Argentina. Estuarine, Coastal and Shelf Science 153:135–144.

Block, B. A., H. Dewar, C. Farwell, and E. D. Prince. 1998. A new satellite technology for tracking the movements of Atlantic bluefin tuna. Proceedings of the National Academy of Sciences 95:9384–9389.

Block, B. A., I. D. Jonsen, S. J. Jorgensen, A. J. Winship, S. A. Shaffer, S. J. Bograd, E. L. Hazen, D. G. Foley, G. A. Breed, A.-L. Harrison, J. E. Ganong, A. Swithenbank, M. Castleton, H. Dewar, B. R. Mate, G. L. Shillinger, K. M. Schaefer, S. R. Benson, M. J. Weise, R. W. Henry, and D. P. Costa. 2011. Tracking apex marine predator movements in a dynamic ocean. Nature 475:86–90.

Bojarinova, J., and O. Babushkina. 2015. Photoperiodic conditions affect the level of locomotory activity during autumn migration in the Long-tailed Tit (Aegithalos c. caudatus). The Auk 132:370–379.

Bornemann, H., M. Kreyscher, S. Ramdohr, T. Martin, A. Carlini, L. Sellmann, and J. Plötz. 2000. Southern elephant seal movements and Antarctic sea ice. Antarctic Science 12:3–15.

Borsa, P. 1990. Seasonal occurrence of the leopard seal, Hydrurga leptonyx, in the Kerguelen Islands. Canadian Journal of Zoology 68:405–408.

Bost, C. A., J. B. Charrassin, Y. Clerquin, Y. RopertCoudert, and Y. L. Maho. 2004. Exploitation of distant marginal ice zones by king penguins during winter. Marine Ecology Progress Series 283:293–297.

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

Bibliographie

Bost, C. A., C. Cotté, P. Terray, C. Barbraud, C. Bon, K. Delord, O. Gimenez, Y. Handrich, Y. Naito, C. Guinet, and H. Weimerskirch. 2015. Large-scale climatic anomalies affect marine predator foraging behaviour and demography. Nature Communications 6:8220.

Bost, C. A., T. Zorn, Y. L. Maho, and G. Duhamel. 2002. Feeding of diving predators and diel vertical migration of prey: King penguins diet versus trawl sampling at Kerguelen Islands. Marine Ecology Progress Series 227:51–61.

Bost, C.-A., K. Delord, C. Barbraud, Y. Cherel, K. Pütz, C. Cotté, C. Péron, and H. Weimerskirch. 2013. King Penguin. Penguins–Natural History and Conservation. University of Washington Press, Seattle USA:7–21.

Boström, J. E., S. Åkesson, and T. Alerstam. 2012. Where on earth can animals use a geomagnetic bi-coordinate map for navigation? Ecography 35:1039–1047.

Boyd, I. L., and A. R. Hoelzel. 2002. Energetics: consequences for fitness. Marine Mammal Biology: an evolutionary approach:247–277.

Boyle, W. A., and C. J. Conway. 2007. Why Migrate? A Test of the Evolutionary Precursor Hypothesis. The American Naturalist 169:344–359.

Bradshaw, C. J. A., M. A. Hindell, M. D. Sumner, and K. J. Michael. 2004. Loyalty pays: potential life history consequences of fidelity to marine foraging regions by southern elephant seals. Animal Behaviour 68:1349–1360.

Bray, J., M. Emery Thompson, M. N. Muller, R. W. Wrangham, and Z. P. Machanda. 2017. The development of feeding behavior in wild chimpanzees (Pan troglodytes schweinfurthii). American Journal of Physical Anthropology:n/a-n/a.

Breed, G., W. Bowen, and M. Leonard. 2011. Development of foraging strategies with age in a long-lived marine predator. Marine Ecology Progress Series 431:267–279.

Bruyn, M. de, B. L. Hall, L. F. Chauke, C. Baroni, P. L. Koch, and A. R. Hoelzel. 2009. Rapid Response of a Marine Mammal Species to Holocene Climate and Habitat Change. PLOS Genetics 5:e1000554.

Burger, J. 1980. The Transition to Independence and Postfledging Parental Care in Seabirds. Pages 367–447 Behavior of Marine Animals. Springer, Boston, MA.

Burns, J. M. 1999. The development of diving behavior in juvenile Weddell seals: pushing physiological limits in order to survive. Canadian Journal of Zoology 77:737–747.

Bibliographie

Burns, J. M., and M. A. Castellini. 1996. Physiological and behavioral determinants of the aerobic dive limit in Weddell seal (Leptonychotes weddellii) Pups. Journal of Comparative Physiology B 166:473–483.

Burns, J. M., M. A. Castellini, and J. F. Schreer. 1997. Physiological effects on dive patterns and foraging strategies in yearling Weddell seals (Leptonychotes weddellii). Canadian Journal of Zoology 75:1796–1810.

Burns, J. M., M. A. Castellini, and J. W. Testa. 1999. Movements and diving behavior of weaned Weddell seal (Leptonychotes weddellii) pups. Polar Biology 21:23–36.

Butler, P. J. 2004. Metabolic regulation in diving birds and mammals. Respiratory Physiology & Neurobiology 141:297–315.

Butler, P. J. 2006. Aerobic dive limit. What is it and is it always used appropriately? Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology 145:1–6.

Cap, H. 2015. Behavior and Evolution: Crossed Glances. Pages 471–497 Handbook of Evolutionary Thinking in the Sciences. Springer, Dordrecht.

Carravieri, A., H. Weimerskirch, P. Bustamante, and Y. Cherel. 2017. Progressive ontogenetic niche shift over the prolonged immaturity period of wandering albatrosses. Open Science 4:171039.

Castellini, M. 1996. Dreaming About Diving: Sleep Apnea in Seals. Physiology 11:208–214.

Chaigne, A., M. Authier, P. Richard, Y. Cherel, and C. Guinet. 2013. Shift in foraging grounds and diet broadening during ontogeny in southern elephant seals from Kerguelen Islands. Marine Biology 160:977–986.

Chapman, J. W., R. H. G. Klaassen, V. A. Drake, S. Fossette, G. C. Hays, J. D. Metcalfe, A. M. Reynolds, D. R. Reynolds, and T. Alerstam. 2011. Animal Orientation Strategies for Movement in Flows. Current Biology 21:R861–R870.

Charrassin, J.-B., and C.-A. Bost. 2001. Utilisation of the oceanic habitat by king penguins over the annual cycle. Marine Ecology Progress Series 221:285–298.

Charrassin, J.-B., Y. L. Maho, and C.-A. Bost. 2002. Seasonal changes in the diving parameters of king penguins (Aptenodytes patagonicus). Marine Biology 141:581–589.

Cherel, Y., and G. Duhamel. 2004. Antarctic jaws: cephalopod prey of sharks in Kerguelen waters. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers 51:17–31.

Bibliographie

Cherel, Y., C. Parenteau, P. Bustamante, and C.-A. Bost. 2018. Stable isotopes document the winter foraging ecology of king penguins and highlight connectivity between subantarctic and Antarctic ecosystems. Ecology and Evolution:n/a-n/a.

Cherel, Y., P. Quillfeldt, K. Delord, and H. Weimerskirch. 2016. Combination of At-Sea Activity, Geolocation and Feather Stable Isotopes Documents Where and When Seabirds Molt. Frontiers in Ecology and Evolution 4.

Clark, J. D., and R. Eastridge. 2006. Growth and Sustainability of Black Bears at White River National Wildlife Refuge, Arkansas. Journal of Wildlife Management 70:1094–1101.

Clarke, J., K. Kerry, C. Fowler, R. Lawless, S. Eberhard, and R. Murphy. 2003. Post-fledging and winter migration of Adélie penguins Pygoscelis adeliae in the Mawson region of East Antarctica. Marine ecology. Progress series 248:267–278.

Clobert, J., M. Baguette, T. G. Benton, and J. M. Bullock. 2012. Dispersal Ecology and Evolution. OUP Oxford.

Clucas, G. V., J. L. Younger, D. Kao, A. D. Rogers, J. Handley, G. D. Miller, P. Jouventin, P. Nolan, K. Gharbi, K. J. Miller, and T. Hart. 2016. Dispersal in the sub-Antarctic: king penguins show remarkably little population genetic differentiation across their range. BMC Evolutionary Biology 16:211.

Clutton-Brock, T. H. 1988. Reproductive success: studies of individual variation in contrasting breeding systems. University of Chicago Press.

Combreau, O., F. Launay, and M. Lawrence. 2001. An assessment of annual mortality rates in adult-sized migrant houbara bustards (Chlamydotis [undulata] macqueenii). Animal Conservation forum 4:133–141.

Constable, A. J., J. Melbourne-Thomas, S. P. Corney, K. R. Arrigo, C. Barbraud, D. K. A. Barnes, N. L. Bindoff, P. W. Boyd, A. Brandt, D. P. Costa, A. T. Davidson, H. W. Ducklow, L. Emmerson, M. Fukuchi, J. Gutt, M. A. Hindell, E. E. Hofmann, G. W. Hosie, T. Iida, S. Jacob, N. M. Johnston, S. Kawaguchi, N. Kokubun, P. Koubbi, M.-A. Lea, A. Makhado, R. A. Massom, K. Meiners, M. P. Meredith, E. J. Murphy, S. Nicol, K. Reid, K. Richerson, M. J. Riddle, S. R. Rintoul, W. O. Smith, C. Southwell, J. S. Stark, M. Sumner, K. M. Swadling, K. T. Takahashi, P. N. Trathan, D. C. Welsford, H. Weimerskirch, K. J. Westwood, B. C. Wienecke, D. Wolf-Gladrow, S. W. Wright, J. C. Xavier, and P. Ziegler. 2014. Climate change and Southern Ocean ecosystems I: how changes in physical habitats directly affect marine biota. Global Change Biology 20:3004–3025.

Bibliographie

Cook, T. R., A. Lescroël, Y. Tremblay, and C.-A. Bost. 2008. To breathe or not to breathe? Optimal breathing, aerobic dive limit and oxygen stores in deep-diving blue-eyed shags. Animal Behaviour 76:565–576.

Cote J., and Clobert J. 2010. Risky dispersal: avoiding kin competition despite uncertainty. Ecology 91:1485–1493.

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

Cox, S. L., F. Orgeret, M. Gesta, C. Rodde, I. Heizer, H. Weimerskirch, and C. Guinet. 2017. Processing of acceleration and dive data on-board satellite relay tags to investigate diving and foraging behaviour in free-ranging marine predators. Methods in Ecology and Evolution:n/a-n/a.

Cox, W. A., F. R. Thompson, A. S. Cox, and J. Faaborg. 2014. Post-fledging survival in passerine birds and the value of post-fledging studies to conservation. The Journal of Wildlife Management 78:183–193.

Cresswell, K. A., W. H. Satterthwaite, and G. A. Sword. 2011. Understanding the evolution of migration through empirical examples. Animal migration: a synthesis:1–16.

Cristofari, R., G. Bertorelle, A. Ancel, A. Benazzo, Y. Le Maho, P. J. Ponganis, N. C. Stenseth, P. N. Trathan, J. D. Whittington, E. Zanetti, D. P. Zitterbart, C. Le Bohec, and E. Trucchi. 2016. Full circumpolar migration ensures evolutionary unity in the Emperor penguin. Nature Communications 7:11842.

Cristofari, R., X. Liu, F. Bonadonna, Y. Cherel, P. Pistorius, Y. L. Maho, V. Raybaud, N. C. Stenseth, C. L. Bohec, and E. Trucchi. 2018. Climate-driven range shifts of the king penguin in a fragmented ecosystem. Nature Climate Change 8:245–251.

Cristofari, R., E. Trucchi, J. D. Whittington, S. Vigetta, H. Gachot-Neveu, N. C. Stenseth, Y. L. Maho, and C. L. Bohec. 2015. Spatial Heterogeneity as a Genetic Mixing Mechanism in Highly Philopatric Colonial Seabirds. PLOS ONE 10:e0117981.

Cristol, D. A., J. G. Akst, M. K. Curatola, E. G. Dunlavey, K. A. Fisk, and K. E. Moody. 2017. Age-Related Differences In Foraging Ability Among Clam-Dropping Herring Gulls (Larus argentatus). The Wilson Journal of Ornithology 129:301–310.

Crocker, D., B. Le Boeuf, and D. Costa. 1997. Drift diving in female northern elephant seals: Implications for food processing. Canadian Journal of Zoology 75:27–39.

Culik, B. M., K. Pütz, R. P. Wilson, D. Allers, J. Lage, C. A. Bost, and Y. Le Maho. 1996. Diving energetics in king penguins (Aptenodytes patagonicus). The Journal of experimental biology 199:973–983.

Bibliographie

Cunningham, G. B., S. Leclaire, C. Toscani, and F. Bonadonna. 2017. Responses of king penguin Aptenodytes patagonicus adults and chicks to two food-related odours. Journal of Avian Biology 48:235–242.

Curio, E. 1983. Why do young birds reproduce less well? Ibis 125:400–404.

Dalleau, M., S. Benhamou, J. Sudre, S. Ciccione, and J. Bourjea. 2014. The spatial ecology of juvenile loggerhead turtles (Caretta caretta) in the Indian Ocean sheds light on the “lost years” mystery. Marine Biology 161:1835–1849.

Danchin, É., L.-A. Giraldeau, and F. Cézilly. 2005. Écologie comportementale: cours et questions de réflexion. Dunod.

Darwin, C. 1859. On the origin of the species by natural selection.

Daunt, F., V. Afanasyev, A. Adam, J. P. Croxall, and S. Wanless. 2007. From cradle to early grave: juvenile mortality in European shags Phalacrocorax aristotelis results from inadequate development of foraging proficiency. Biology Letters 3:371–374.

Daunt, F., S. Wanless, M. P. Harris, and P. Monaghan. 1999. Experimental evidence that age-specific reproductive success is independent of environmental effects. Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences 266:1489–1493.

Daunt F., Wanless S., Harris M. P., Money L., and Monaghan P. 2007. Older and wiser: improvements in breeding success are linked to better foraging performance in European shags. Functional Ecology 21:561–567.

Dawkins, R. 1976. The selfish gene Oxford university press. New York, New York, USA.

Debeffe, L., N. Morellet, B. Cargnelutti, B. Lourtet, A. Coulon, J. M. Gaillard, R. Bon, and A. J. M. Hewison. 2013. Exploration as a key component of natal dispersal: dispersers explore more than philopatric individuals in roe deer. Animal Behaviour 86:143–151.

Delmore, K. E., D. E. Irwin, and R. Nathan. 2014. Hybrid songbirds employ intermediate routes in a migratory divide. Ecology Letters 17:1211–1218.

Descamps, S., M. Gauthier-Clerc, J.-P. Gendner, and Y. Le Maho. 2002. The annual breeding cycle of unbanded king penguins Aptenodytes patagonicus on Possession Island (Crozet). Avian Science 2:87–98.

Dessalles, J.-L., C. Gaucherel, and P.-H. Gouyon. 2016. Le fil de la vie: la face immatérielle du vivant. Odile Jacob.

Dingle, H. 2014. Migration: the biology of life on the move. Oxford University Press, USA.

Bibliographie

Doligez, B., L. Gustafsson, and T. Pärt. 2009. 'Heritability' of dispersal propensity in a patchy population. Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences:rspb.2009.0454.

Drymon, J. M., and R. J. D. Wells. 2017. Double tagging clarifies post-release fate of great hammerheads (Sphyrna mokarran). Animal Biotelemetry 5:28.

Dukas, R. 2017. Cognitive innovations and the evolutionary biology of expertise. Phil. Trans. R. Soc. B 372:20160427.

Dukas, R., and J. M. Ratcliffe. 2009. Cognitive Ecology II. University of Chicago Press, Chicago, IL.

Dukas, R., and P. K. Visscher. 1994. Lifetime learning by foraging honey bees. Animal Behaviour 48:1007–1012.

Durgadoo, J. V., I. J. Ansorge, B. A. de Cuevas, J. R. E. Lutjeharms, and A. C. Coward. 2011. Decay of eddies at the South-West Indian Ridge. South African Journal of Science 107:14–23.

Eder, E. B., M. N. Lewis, M. R. Marín, and C. Campagna. 2011. On- and off-shelf diving effort of juvenile elephant seals from Península Valdés determined by light loggers. Journal of Mammalogy 92:811–818.

Eliassen, E. 1963. Preliminary Results from New Methods of Investigating the Physiology of Birds During Flight. Ibis 105:234–237.

Enstipp, M. R., C.-A. Bost, C. L. Bohec, C. Bost, Y. L. Maho, H. Weimerskirch, and Y. Handrich. 2017. Apparent changes in body insulation of juvenile king penguins suggest an energetic challenge during their early life at sea. Journal of Experimental Biology 220:2666–2678.

Evens, R., N. Beenaerts, N. Witters, and T. Artois. 2017. Repeated migration of a juvenile European Nightjar Caprimulgus europaeus. Journal of Ornithology 158:881–886.

Fabiani, A., A. R. Hoelzel, F. Galimberti, and M. M. C. Muelbert. 2003. Long-Range Paternal Gene Flow in the Southern Elephant Seal. Science 299:676–676.

Falabella, V., M. Lewis, and C. Campagna. 1999. Development of Cardiorespiratory Patterns Associated with Terrestrial Apneas in Free-Ranging Southern Elephant Seals. Physiological and Biochemical Zoology 72:64–70.

Fay, R., C. Barbraud, K. Delord, and H. Weimerskirch. 2016. Paternal but not maternal age influences early-life performance of offspring in a long-lived seabird. Proc. R. Soc. B 283:20152318.

Fay, R., H. Weimerskirch, K. Delord, and C. Barbraud. 2015. Population density and climate shape early-life survival and recruitment in a long-lived pelagic seabird. Journal of Animal Ecology 84:1423–1433.

Bibliographie

Fayet, A. L., R. Freeman, A. Shoji, O. Padget, C. M. Perrins, and T. Guilford. 2015. Lower foraging efficiency in immatures drives spatial segregation with breeding adults in a long-lived pelagic seabird. Animal Behaviour 110:79–89.

Field, I. C., C. J. A. Bradshaw, H. R. Burton, and M. A. Hindell. 2004. Seasonal use of oceanographic and fisheries management zones by juvenile southern elephant seals (Mirounga leonina) from Macquarie Island. Polar Biology 27:432–440.

Field, I. C., C. J. A. Bradshaw, H. R. Burton, and M. A. Hindell. 2005a. Juvenile Southern Elephant Seals Exhibit Seasonal Differences in Energetic Requirements and Use of Lipids and Protein Stores. Physiological and Biochemical Zoology 78:491–504.

Field, I. C., C. J. A. Bradshaw, H. R. Burton, M. D. Sumner, and M. A. Hindell. 2005b. Resource partitioning through oceanic segregation of foraging juvenile southern elephant seals (Mirounga leonina). Oecologia 142:127–135.

Field, I. C., C. J. A. Bradshaw, J. van den Hoff, H. R. Burton, and M. A. Hindell. 2007. Age-related shifts in the diet composition of southern elephant seals expand overall foraging niche. Marine Biology 150:1441.

Flores, H., J. A. van Franeker, V. Siegel, M. Haraldsson, V. Strass, E. H. Meesters, U. Bathmann, and W. J. Wolff. 2012. The Association of Antarctic Krill Euphausia superba with the Under-Ice Habitat. PLOS ONE 7:e31775.

Forslund, P., and T. Pärt. 1995. Age and reproduction in birds — hypotheses and tests. Trends in Ecology & Evolution 10:374–378.

Fossette, S., M.-P. Heide-Jørgensen, M. V. Jensen, J. Kiszka, M. Bérubé, N. Bertrand, and M. Vély. 2014. Humpback whale (Megaptera novaeangliae) post breeding dispersal and southward migration in the western Indian Ocean. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 450:6–14.

Fowler, S. L., D. P. Costa, J. P. Y. Arnould, N. J. Gales, and C. E. Kuhn. 2006. Ontogeny of diving behaviour in the Australian sea lion: trials of adolescence in a late bloomer: Ontogeny of diving in Australian sea lions. Journal of Animal Ecology 75:358–367.

Fraser, C. I., R. Nikula, D. E. Ruzzante, and J. M. Waters. 2012. Poleward bound: biological impacts of Southern Hemisphere glaciation. Trends in Ecology & Evolution 27:462–471.

Fretwell, P. T., M. A. LaRue, P. Morin, G. L. Kooyman, B. Wienecke, N. Ratcliffe, A. J. Fox, A. H. Fleming, C. Porter, and P. N. Trathan. 2012. An Emperor Penguin Population Estimate: The First Global, Synoptic Survey of a Species from Space. PLOS ONE 7:e33751.

Bibliographie

Froget, G., P. J. Butler, A. J. Woakes, A. Fahlman, G. Kuntz, Y. L. Maho, and Y. Handrich. 2004. Heart rate and energetics of free-ranging king penguins (Aptenodytes patagonicus). Journal of Experimental Biology 207:3917–3926.

Fryxell, J. M., and A. R. E. Sinclair. 1988. Causes and consequences of migration by large herbivores. Trends in Ecology & Evolution 3:237–241.

Gaillard, J.-M., M. Festa-Bianchet, and N. G. Yoccoz. 1998. Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. Trends in Ecology & Evolution 13:58–63.

Galli, S., P. Gaspar, S. Fossette, B. Calmettes, G. C. Hays, J. R. E. Lutjeharms, and P. Luschi. 2012. Orientation of migrating leatherback turtles in relation to ocean currents. Animal Behaviour 84:1491–1500.

Gallon, S., F. Bailleul, J.-B. Charrassin, C. Guinet, C.-A. Bost, Y. Handrich, and M. Hindell. 2013. Identifying foraging events in deep diving southern elephant seals, Mirounga leonina, using acceleration data loggers. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography 88–89:14–22.

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

Gaston, A. J., L. N. de Forest, G. Donaldson, and D. G. Noble. 1994. Population Parameters of Thick-Billed Murres at Coats Island, Northwest Territories, Canada. The Condor 96:935–948.

Gearheart, G., G. L. Kooyman, K. T. Goetz, and B. I. McDonald. 2014. Migration front of post-moult emperor penguins. Polar Biology 37:435–439.

Génin, A., G. Richard, J. Jouma'a, B. Picard, N. El Ksabi, J. Vacquié Garcia, and C. Guinet. 2015. Characterization of postdive recovery using sound recordings and its relationship to dive duration, exertion, and foraging effort of southern elephant seals (Mirounga leonina). Marine Mammal Science 31:1452–1470.

Goetz, K. T., B. I. McDonald, and G. L. Kooyman. 2018. Habitat preference and dive behavior of non‐breeding emperor penguins in the eastern Ross Sea, Antarctica. Marine Ecology Progress Series 593:155–171.

Gordine, S. A., M. Fedak, and L. Boehme. 2015. Fishing for drifts: detecting buoyancy changes of a top marine predator using a step-wise filtering method. Journal of Experimental Biology 218:3816–3824.

Gould, S. J. 1977. Ontogeny and phylogeny. Harvard University Press.

Gould, S. J., and R. C. Lewontin. 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. Proc. R. Soc. Lond. B 205:581–598.

Bibliographie

Gouyon, P.-H., J.-P. Henry, and J. Arnould. 1997. Les avatars du gène. Belin, Paris.

Gouyon, P.-H., H. Leriche, A. Civard, H. Reeves, and N. Hulot. 2010. Aux origines de l'environnement. Fayard.

Greenwood, P. J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. Animal Behaviour 28:1140–1162.

de Grissac, S., F. Bartumeus, S. L. Cox, and H. Weimerskirch. 2017. Early-life foraging: Behavioral responses of newly fledged albatrosses to environmental conditions. Ecology and Evolution 7:6766–6778.

de Grissac, S., L. Börger, A. Guitteaud, and H. Weimerskirch. 2016. Contrasting movement strategies among juvenile albatrosses and petrels. Scientific Reports 6.

Guilford, T., R. Freeman, D. Boyle, B. Dean, H. Kirk, R. Phillips, and C. Perrins. 2011. A Dispersive Migration in the Atlantic Puffin and Its Implications for Migratory Navigation. PLOS ONE 6:e21336.

Gwinner, E., and W. Wiltschko. 1978. Endogenously controlled changes in migratory direction of the garden warbler,<Emphasis Type="Italic">Sylvia borin</Emphasis>. Journal of comparative physiology 125:267–273.

Haeckel, E. 1866. Generelle Morphologie der Organismen Georg Reimer. Berlin.

Halsey, L. G., P. J. Butler, and T. M. Blackburn. 2006. A Phylogenetic Analysis of the Allometry of Diving. The American Naturalist 167:276–287.

Handrich, Y., R. M. Bevan, J. B. Charrassin, P. J. Butler, K. Putz, A. J. Woakes, J. Lage, and Y. LeMaho. 1997. Hypothermia in foraging king penguins. Nature 388:64–67.

Hanson, N., D. Thompson, C. Duck, S. Moss, and M. Lonergan. 2013. Pup Mortality in a Rapidly Declining Harbour Seal (Phoca vitulina) Population. PLOS ONE 8:e80727.

Hanuise, N., C.-A. Bost, and Y. Handrich. 2013. Optimization of transit strategies while diving in foraging king penguins: Optimization of transit in diving king penguins. Journal of Zoology 290:181–191.

Harel, R., N. Horvitz, and R. Nathan. 2016. Adult vultures outperform juveniles in challenging thermal soaring conditions. Scientific Reports 6:27865.

Harvey, P. H., and M. D. Pagel. 1991. The comparative method in evolutionary biology. Oxford university press Oxford.

Hassrick, J. L., D. E. Crocker, N. M. Teutschel, B. I. McDonald, P. W. Robinson, S. E. Simmons, and D. P. Costa. 2010. Condition and mass impact oxygen stores and dive duration in adult female northern elephant seals. Journal of Experimental Biology 213:585–592.

Bibliographie

Haug, F. D., V. H. Paiva, A. C. Werner, and J. A. Ramos. 2015. Foraging by experienced and inexperienced Cory's shearwater along a 3-year period of ameliorating foraging conditions. Marine Biology 162:649–660.

Hays, G. C., C. J. A. Bradshaw, M. C. James, P. Lovell, and D. W. Sims. 2007. Why do Argos satellite tags deployed on marine animals stop transmitting? Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 349:52–60.

Hays, G. C., A. C. Broderick, B. J. Godley, P. Luschi, and W. J. Nichols. 2003. Satellite telemetry suggests high levels of fishing-induced mortality in marine turtles. Marine Ecology Progress Series 262:305–309.

Hazen, E. L., S. M. Maxwell, H. Bailey, S. J. Bograd, M. Hamann, P. Gaspar, B. J. Godley, and G. L. Shillinger. 2012. Ontogeny in marine tagging and tracking science:: technologies and data gaps. Marine Ecology Progress Series 457:221–240.

Heise, C. D., and F. R. Moore. 2003. Age-related differences in foraging efficiency, molt, and fat deposition of gray catbirds prior to autumn migration. The Condor 105:496–504.

Hindell, M. A., and G. J. Little. 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., B. J. McConnell, M. A. Fedak, D. J. Slip, H. R. Burton, P. J. Reijnders, and C. R. McMahon. 1999. Environmental and physiological determinants of successful foraging by naive southern elephant seal pups during their first trip to sea. Canadian Journal of Zoology 77:1807–1821.

Hindell, M. A., C. R. McMahon, M. N. Bester, L. Boehme, D. Costa, M. A. Fedak, C. Guinet, L. Herraiz-Borreguero, R. G. Harcourt, L. Huckstadt, K. M. Kovacs, C. Lydersen, T. McIntyre, M. Muelbert, T. Patterson, F. Roquet, G. Williams, and J.-B. Charrassin. 2016. Circumpolar habitat use in the southern elephant seal: implications for foraging success and population trajectories. Ecosphere 7:n/a-n/a.

Hindell, M. A., D. J. Slip, H. R. Burton, and M. M. Bryden. 1992. Physiological implications of continuous, prolonged, and deep dives of the southern elephant seal (Mirounga leonina). Canadian Journal of Zoology 70:370–379.

Hoelzel, A. R. 2002. Marine Mammal Biology: An Evolutionary Approach. John Wiley & Sons.

van den Hoff, J., H. R. Burton, M. A. Hindell, M. D. Sumner, and C. R. McMahon. 2002. Migrations and foraging of juvenile southern elephant seals from Macquarie Island within CCAMLR managed areas. Antarctic Science 14:134–145.

Bibliographie

Hooker, S. K., A. Fahlman, M. J. Moore, N. A. de Soto, Y. B. de Quirós, A. O. Brubakk, D. P. Costa, A. M. Costidis, S. Dennison, K. J. Falke, A. Fernandez, M. Ferrigno, J. R. Fitz-Clarke, M. M. Garner, D. S. Houser, P. D. Jepson, D. R. Ketten, P. H. Kvadsheim, P. T. Madsen, N. W. Pollock, D. S. Rotstein, T. K. Rowles, S. E. Simmons, W. V. Bonn, P. K. Weathersby, M. J. Weise, T. M. Williams, and P. L. Tyack. 2012. Deadly diving? Physiological and behavioural management of decompression stress in diving mammals. Proc. R. Soc. B 279:1041–1050.

Hooker, S. K., P. J. O. Miller, M. P. Johnson, O. P. Cox, and I. L. Boyd. 2005. Ascent exhalations of Antarctic fur seals: a behavioural adaptation for breath–hold diving? Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences 272:355–363.

Horning, M., and J.-A. E. Mellish. 2012. Predation on an Upper Trophic Marine Predator, the Steller Sea Lion: Evaluating High Juvenile Mortality in a Density Dependent Conceptual Framework. PLOS ONE 7:e30173.

Horton, T. W., N. Hauser, A. N. Zerbini, M. P. Francis, M. L. Domeier, A. Andriolo, D. P. Costa, P. W. Robinson, C. A. J. Duffy, N. Nasby-Lucas, R. N. Holdaway, and P. J. Clapham. 2017. Route Fidelity during Marine Megafauna Migration. Frontiers in Marine Science 4.

Hunt, B. P. V., E. A. Pakhomov, V. Siegel, V. Strass, B. Cisewski, and U. Bathmann. 2011. The seasonal cycle of the Lazarev Sea macrozooplankton community and a potential shift to top-down trophic control in winter. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography 58:1662–1676.

Huxley, J. 1942. Evolution the modern synthesis. George Allen and Unwin.

Irvine, L. G., M. A. Hindell, J. van den Hoff, and H. R. Burton. 2000. The influence of body size on dive duration of underyearling southern elephant seals (Mirounga leonina). Journal of Zoology 251:463–471.

Jeglinski, J., C. Werner, P. Robinson, D. Costa, and F. Trillmich. 2012. Age, body mass and environmental variation shape the foraging ontogeny of Galapagos sea lions. Marine Ecology Progress Series 453:279–296.

Jenouvrier, S., M. Holland, J. Stroeve, M. Serreze, C. Barbraud, H. Weimerskirch, and H. Caswell. 2014. Projected continent-wide declines of the emperor penguin under climate change. Nature Climate Change 4:715–718.

Jones, P. H., and E. I. S. Rees. 1985. Appearance and behaviour of immature guillemots and razorbills at sea. British Birds 78:370–377.

Bibliographie

Jonzén, N., E. Knudsen, R. D. Holt, and B. Sæther. 2011. Uncertainty and predictability: the niches of migrants and nomads. Pages 90–109 *in* E. J. Milner-Gulland, J. M. Fryxell, and A. R. E. Sinclair, editors. Animal Migration. Oxford University Press.

Jouma'a, J., Y. Le Bras, G. Richard, J. Vacquié-Garcia, B. Picard, N. El Ksabi, and C. Guinet. 2016. Adjustment of diving behaviour with prey encounters and body condition in a deep diving predator: the Southern Elephant Seal. Functional Ecology 30:636–648.

Jouventin, P., and H. Weimerskirch. 1990. Satellite tracking of Wandering albatrosses. Nature 343:746–748.

Juza, M., R. Escudier, A. Pascual, M.-I. Pujol, G. Taburet, C. Troupin, B. Mourre, and J. Tintoré. 2016. Impacts of reprocessed altimetry on the surface circulation and variability of the Western Alboran Gyre. Advances in Space Research 58:277–288.

Kernaléguen, L., J. P. Y. Arnould, C. Guinet, B. Cazelles, P. Richard, and Y. Cherel. 2016. Early-life sexual segregation: ontogeny of isotopic niche differentiation in the Antarctic fur seal. Scientific Reports 6:33211.

Kirkwood, R., and G. Robertson. 1997. Seasonal change in the foraging ecology of emperor penguins on the Mawson Coast, Antarctica. Marine Ecology Progress Series 156:205–223.

Klaassen Raymond H. G., Hake Mikael, Strandberg Roine, Koks Ben J., Trierweiler Christiane, Exo Klaus-Michael, Bairlein Franz, Alerstam Thomas, and Hays Graeme. 2013. When and where does mortality occur in migratory birds? Direct evidence from long-term satellite tracking of raptors. Journal of Animal Ecology 83:176–184.

Knox, G. A. 2006. Biology of the Southern Ocean, Second Edition. CRC Press.

Kolz, A. L., J. W. Lentfer, and H. G. Fallek. 1978. Polar bear trackingvia satellite. Biomedical sciences instrumentation 14:137–144.

Kooyman, G. 2002. Evolutionary and ecological aspects of some Antarctic and sub-Antarctic penguin distributions. Oecologia 130:485–495.

Kooyman, G. L. 1965. Techniques used in measuring diving capacities of Weddell Seals. Polar Record 12:391–394.

Kooyman, G. L., R. L. Gentry, and D. L. Urguhart. 1976. Northern fur seal diving behavior: a new approach to its study. Science 193:411–412.

Kooyman, G. L., and T. G. Kooyman. 1995. Diving behavior of emperor penguins nurturing chicks at Coulman Island, Antarctica. Condor:536–549.

Bibliographie

Kooyman, G. L., T. G. Kooyman, M. Horning, and C. A. Kooyman. 1996. Penguin dispersal after fledging. Nature 383:397–397.

Kooyman, G. L., B. I. McDonald, and K. T. Goetz. 2015. Why do satellite transmitters on emperor penguins stop transmitting? Animal Biotelemetry 3.

Kooyman, G. L., and P. J. Ponganis. 2007. The initial journey of juvenile emperor penguins. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems 17:S37–S43.

Kooyman, G. L., D. B. Siniff, I. Stirling, and J. L. Bengtson. 2004. Moult habitat, pre- and post-moult diet and post-moult travel of Ross Sea emperor penguins. Marine Ecology Progress Series 267:281–290.

Kooyman, G. L., E. A. Wahrenbrock, M. A. Castellini, R. W. Davis, and E. E. Sinnett. 1980. Aerobic and anaerobic metabolism during voluntary diving in Weddell seals: Evidence of preferred pathways from blood chemsitry and behavior. Journal of comparative physiology 138:335–346.

Koslov, A. N., K. V. Shust, and A. V. Zemsky. 1990. Seasonal and interannual variability in the distribution of Electrona carlsbergi in the Southern Polar Front area. Selected Scientific Paper from the Committee for the Conservation of Antarctic Living Resources (CCAMLR), Hobart SC-CAMLR-SSP/7:337–367.

Koslov, A. N., K. V. Shust, and A. V. Zemsky. 1991. Seasonal and interannual variability in the distribution of Electrona carlsbergi in the southern Polar Front area. Selected Scientific Paper from the Committee for the Conservation of Antarctic Living Resources (CCAMLR), Hobart:320–337.

Kozlov, A. 1995. A review of the trophic role of mesopelagic fish of the family Myctophidae in the Southern Ocean ecosystem. CCAMLR Science 2:71–77.

Kuhn, C. E., B. I. McDonald, S. A. Shaffer, J. Barnes, D. E. Crocker, J. Burns, and D. P. Costa. 2006. Diving physiology and winter foraging behavior of a juvenile leopard seal (<Emphasis Type="Italic">Hydrurga leptonyx</Emphasis>). Polar Biology 29:303–307.

Kupiec, J.-J. 2008. L'origine des individus. Fayard.

Lack, D. L. 1954. The natural regulation of animal numbers. Oxford University Press, London, UK.

Laloi, D., M. Richard, P. Fédérici, J. Clobert, P. Teillac-Deschamps, and M. Massot. 2009. Relationship between female mating strategy, litter success and offspring dispersal. Ecology Letters 12:823–829.

Le Bohec, C., J. M. Durant, M. Gauthier-Clerc, N. C. Stenseth, Y.-H. Park, R. Pradel, D. Gremillet, J.-P. Gendner, and Y. Le Maho. 2008. King penguin population threatened by Southern Ocean warming. Proceedings of the National Academy of Sciences 105:2493–2497.

Bibliographie

Le Vaillant, M., C. Le Bohec, O. Prud'Homme, B. Wienecke, Y. Le Maho, A. Kato, and Y. Ropert-Coudert. 2013. How age and sex drive the foraging behaviour in the king penguin. Marine Biology 160:1147–1156.

Le Vaillant, M., R. P. Wilson, A. Kato, C. Saraux, N. Hanuise, O. Prud'Homme, Y. Le Maho, C. Le Bohec, and Y. Ropert-Coudert. 2012. King penguins adjust their diving behaviour with age. Journal of Experimental Biology 215:3685–3692.

Lewden, A., M. R. Enstipp, B. Bonnet, C. Bost, J.-Y. Georges, and Y. Handrich. 2017. Thermal strategies of king penguins during prolonged fasting in water. Journal of Experimental Biology:jeb.168807.

Lewontin, R. C. 2001. The triple helix: Gene, organism, and environment. Harvard University Press.

Lu, Q., K. Wang, F. Lei, D. Yu, and H. Zhao. 2016. Penguins reduced olfactory receptor genes common to other waterbirds. Scientific Reports 6:31671.

Lübcker, N., R. R. Reisinger, W. C. Oosthuizen, P. J. N. de Bruyn, A. van Tonder, P. A. Pistorius, and M. N. Bester. 2017. Low trophic level diet of juvenile southern elephant seals Mirounga leonina from Marion Island: a stable isotope investigation using vibrissal regrowths. Marine Ecology Progress Series 577:237–250.

Lund, U., C. Agostinelli, H. Arai, A. Gagliardi, E. G. Portugues, D. Giunchi, J.-O. Irisson, M. Pocernich, and F. Rotolo. 2017. circular: Circular Statistics.

Lunn, N. J., I. L. Boyd, and J. P. Croxall. 1994. Reproductive Performance of Female Antarctic Fur Seals: The Influence of Age, Breeding Experience, Environmental Variation and Individual Quality. Journal of Animal Ecology 63:827–840.

Mabry, K. E., and J. A. Stamps. 2008. Searching for a New Home: Decision Making by Dispersing Brush Mice. The American Naturalist 172:625–634.

MacArthur, R. H., and E. O. Wilson. 1967. The theory of island biography. Princeton, New jersey.

Marchetti, K., and T. Price. 1989. Differences in the Foraging of Juvenile and Adult Birds: The Importance of Developmental Constraints. Biological Reviews 64:51–70.

Martin, K. 1995. Patterns and Mechanisms for Age-dependent Reproduction and Survival in Birds. American Zoologist 35:340–348.

Matthysen, E. 2012. Multicausality of dispersal: a review. Pages 3–18 Dispersal ecology and evolution.

McConnell, B., M. Fedak, H. R. Burton, G. H. Engelhard, and P. J. H. Reijnders. 2002. Movements and foraging areas of naïve, recently weaned southern elephant seal pups. Journal of Animal Ecology 71:65–78.

Bibliographie

McIntyre, T., P. J. N. de Bruyn, I. J. Ansorge, M. N. Bester, H. Bornemann, J. Plötz, and C. A. Tosh. 2010. A lifetime at depth: vertical distribution of southern elephant seals in the water column. Polar Biology 33:1037–1048.

McMahon, C. R., M. N. Bester, H. R. Burton, M. A. Hindell, and C. J. A. Bradshaw. 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.

McMahon, C. R., L. F. New, E. J. Fairley, M. A. Hindell, and H. R. Burton. 2015. The effects of body size and climate on post-weaning survival of elephant seals at Heard Island. Journal of Zoology 297:301–308.

Mendez, L., A. Prudor, and H. Weimerskirch. 2017. Ontogeny of foraging behaviour in juvenile red-footed boobies (Sula sula). Scientific Reports 7:13886.

Mery, F. 2013. Natural variation in learning and memory. Current Opinion in Neurobiology 23:52–56.

Mery, F., and T. J. Kawecki. 2002. Experimental evolution of learning ability in fruit flies. Proceedings of the National Academy of Sciences 99:14274–14279.

Miller, P. J. O., M. P. Johnson, P. L. Tyack, and E. A. Terray. 2004. Swimming gaits, passive drag and buoyancy of diving sperm whales Physeter macrocephalus. Journal of Experimental Biology 207:1953–1967.

Mitani, Y., R. D. Andrews, K. Sato, A. Kato, Y. Naito, and D. P. Costa. 2009. Three-dimensional resting behaviour of northern elephant seals: drifting like a falling leaf. Biology Letters:rsbl20090719.

Mouritsen, H., and O. N. Larsen. 2001. Migrating songbirds tested in computer-controlled Emlen funnels use stellar cues for a time-independent compass. Journal of Experimental Biology 204:3855–3865.

Navarro, J., D. Oro, A. Bertolero, M. Genovart, A. Delgado, and M. G. Forero. 2010. Age and sexual differences in the exploitation of two anthropogenic food resources for an opportunistic seabird. Marine Biology 157:2453–2459.

Nel, D., J. Lutjeharms, E. Pakhomov, I. Ansorge, P. Ryan, and N. Klages. 2001. Exploitation of mesoscale oceanographic features by grey-headed albatross Thalassarche chrysostoma in the southern Indian Ocean. Marine Ecology Progress Series 217:15–26.

Newton, I. 1998. Population limitation in birds. Academic press.

Newton, I. 2010. The migration ecology of birds. Academic press.

Nicholls, D. G. 1970. Dispersal and dispersion in relation to the birthsite of the southern elephant seal, Mirounga leonina (L.), of Macquarie Island. Mammalia 34:598–616.

Bibliographie

Oliver, G. W., P. A. Morris, P. H. Thorson, and B. J. le Boeuf. 1998. Homing Behavior of Juvenile Northern Elephant Seals. Marine Mammal Science 14:245–256.

Oosthuizen, W. C., M. N. Bester, C. A. Tosh, C. Guinet, D. Besson, and P. J. N. de Bruyn. 2011. Dispersal and dispersion of southern elephant seals in the Kerguelen province, Southern Ocean. Antarctic Science 23:567–577.

Page, B., J. McKenzie, M. Sumner, M. Coyne, and S. Goldsworthy. 2006. Spatial separation of foraging habitats among New Zealand fur seals. Marine Ecology Progress Series 323:263–279.

Pante, E., B. Simon-Bouhet, and and J.-O. Irisson. 2017. marmap: Import, Plot and Analyze Bathymetric and Topographic Data.

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

Peig, J., and A. J. Green. 2009. New perspectives for estimating body condition from mass/length data: the scaled mass index as an alternative method. Oikos 118:1883–1891.

Penna, A. D., P. Koubbi, C. Cotte', C. Bon, C.-A. Bost, and F. dOvidio. 2016. Lagrangian analysis of multi-satellite data in support of open ocean Marine Protected Area design. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography.

Perdeck, A. C. 1958. Two Types of Orientation in Migrating Starlings, Sturnus yulgaris L., and Chaffinches, Fringilla coelebs L., as Revealed by Displacement Experiments. Ardea 46:1–2.

Péron, C., and D. Grémillet. 2013. Tracking through Life Stages: Adult, Immature and Juvenile Autumn Migration in a Long-Lived Seabird. PLoS ONE 8:e72713.

Péron, C., H. Weimerskirch, and C.-A. Bost. 2012. Projected poleward shift of king penguins' (Aptenodytes patagonicus) foraging range at the Crozet Islands, southern Indian Ocean. Proc. R. Soc. B 279:2515–2523.

Perrin, W. F., B. Würsig, and J. G. M. Thewissen. 2009. Encyclopedia of marine mammals. Academic Press.

Pewsey, A., M. Neuhäuser, and G. D. Ruxton. 2013. Circular statistics in R. Oxford University Press.

Phillips, R. A., S. Bearhop, K. C. Hamer, and D. R. Thompson. 1999. Rapid population growth of Great Skuas Catharacta skua at St Kilda: implications for management and conservation. Bird Study 46:174–183.

Phillips, R., S. Lewis, J. González-Solís, and F. Daunt. 2017. Constraint, compromise and carry-over: causes and consequences of individual variability and specialization in foraging and migration patterns of seabirds. Marine Ecology Progress Series 578.

Pinet, P., A. Jaeger, E. Cordier, G. Potin, and M. L. Corre. 2011. Celestial Moderation of Tropical Seabird Behavior. PLOS ONE 6:e27663.

Pinheiro, J., Douglas Bates (up to, Saikat DebRoy, Deepayan, Eispack, Siem Heisterkamp (Author fixed, and Bert Van Willigen (Programmer fixed. 2017. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models.

Pistorius, P. A., M. N. Bester, and S. P. Kirkman. 1999. Dynamic age-distributions in a declining population of southern elephant seals. Antarctic Science 11:445–450.

Pistorius, P. A., P. de Bruyn, and M. N. Bester. 2011. Population dynamics of southern elephant seals: a synthesis of three decades of demographic research at Marion Island. African Journal of Marine Science 33:523–534.

Pistorius, P. A., M. A. Meÿer, R. R. Reisinger, and S. P. Kirkman. 2012. Killer whale predation on subantarctic fur seals at Prince Edward Island, Southern Indian Ocean. Polar Biology 35:1767–1772.

Pistorius, P., M. Hindell, R. Crawford, A. Makhado, B. Dyer, and R. Reisinger. 2017. At-sea distribution and habitat use in king penguins at sub-Antarctic Marion Island. Ecology and Evolution:n/a-n/a.

Ponganis, P. J. 2015. Diving physiology of marine mammals and seabirds. Cambridge University Press.

Ponganis, P. J., R. P. V. Dam, G. Marshall, T. Knower, and D. H. Levenson. 2000. Sub-ice foraging behavior of emperor penguins. Journal of Experimental Biology 203:3275–3278.

Ponganis, P. J., L. N. Starke, M. Horning, and G. L. Kooyman. 1999. Development of diving capacity in emperor penguins. Journal of Experimental Biology 202:781–786.

Pravosudov, V. V., and N. S. Clayton. 2002. A test of the adaptive specialization hypothesis: population differences in caching, memory, and the hippocampus in black-capped chickadees (Poecile atricapilla). Behavioral Neuroscience 116:515–522.

Prévost, J. 1961. Écologie du manchot empereur Aptenodytes forsteri Gray. Hermann.

Pulido, F. 2007. The Genetics and Evolution of Avian Migration. BioScience 57:165–174.

Pütz, K., and Y. Cherel. 2005. The diving behaviour of brooding king penguins (Aptenodytes patagonicus) from the Falkland Islands: variation in dive profiles and synchronous underwater swimming provide new insights into their foraging strategies. Marine Biology 147:281–290.

Bibliographie

Pütz, K., P. N. Trathan, J. Pedrana, M. A. Collins, S. Poncet, and B. Lüthi. 2014. Post-Fledging Dispersal of King Penguins (Aptenodytes patagonicus) from Two Breeding Sites in the South Atlantic. PLoS ONE 9:e97164.

Rappole, J. H., B. Helm, and M. A. Ramos. 2003. An Integrative Framework for Understanding the Origin and Evolution of Avian Migration. Journal of Avian Biology 34:124–128.

Reisinger, R. R., P. J. N. de Bruyn, P. A. Pistorius, and M. N. Bester. 2010. Antarctic fur seal predation on cephalopods at Marion Island. Polar Biology 33:571–574.

Dawkins, R. 1982. The Extended Phenotype. Oxford Oxford University Press.

Richard, G., J. Vacquie-Garcia, J. Jouma'a, B. Picard, A. Genin, J. P. Y. Arnould, F. Bailleul, and C. Guinet. 2014. Variation in body condition during the post-moult foraging trip of southern elephant seals and its consequences on diving behaviour. Journal of Experimental Biology 217:2609–2619.

Ricqlès, A. de, and J. Gayon. 2015. Function. Pages 95–112 Handbook of Evolutionary Thinking in the Sciences. Springer, Dordrecht.

Rintoul, S. R., and A. C. N. Garabato. 2013. Ocean Circulation and Climate: Chapter 18. Dynamics of the Southern Ocean Circulation. Elsevier Inc. Chapters.

Riotte-Lambert, L., and H. Weimerskirch. 2013. Do naive juvenile seabirds forage differently from adults? Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 280:20131434–20131434.

Rodary, D., W. Bonneau, Y. L. Maho, and C. A. Bost. 2000. Benthic diving in male emperor penguins Aptenodytes forsteri foraging in winter. Marine Ecology Progress Series 207:171–181.

Rohr, T., M. C. Long, M. T. Kavanaugh, K. Lindsay, and S. C. Doney. 2017. Variability in the mechanisms controlling Southern Ocean phytoplankton bloom phenology in an ocean model and satellite observations. Global Biogeochemical Cycles 31:2016GB005615.

Ropert-Coudert Yan, and Wilson Rory P. 2005. Trends and perspectives in animal-attached remote sensing. Frontiers in Ecology and the Environment 3:437–444.

Rosenbaum, H. C., S. M. Maxwell, F. Kershaw, and B. Mate. 2014. Long-Range Movement of Humpback Whales and Their Overlap with Anthropogenic Activity in the South Atlantic Ocean. Conservation Biology 28:604–615.

Rotics, S., M. Kaatz, Y. S. Resheff, S. F. Turjeman, D. Zurell, N. Sapir, U. Eggers, A. Flack, W. Fiedler, F. Jeltsch, M. Wikelski, and R. Nathan. 2016. The challenges of the first migration: movement and

behaviour of juvenile vs. adult white storks with insights regarding juvenile mortality. Journal of Animal Ecology 85:938–947.

Sæther, B.-E., T. Coulson, V. Grøtan, S. Engen, R. Altwegg, K. B. Armitage, C. Barbraud, P. H. Becker, D. T. Blumstein, F. S. Dobson, M. Festa-Bianchet, J.-M. Gaillard, A. Jenkins, C. Jones, M. A. C. Nicoll, K. Norris, M. K. Oli, A. Ozgul, H. Weimerskirch, A. E. U. Berger, and E. T. Day. 2013. How Life History Influences Population Dynamics in Fluctuating Environments. The American Naturalist 182:743–759.

Salewski, V., and B. Bruderer. 2007. The evolution of bird migration—a synthesis. Naturwissenschaften 94:268–279.

Saraux, C., V. A. Viblanc, N. Hanuise, Y. Le Maho, and C. Le Bohec. 2011. Effects of Individual Pre-Fledging Traits and Environmental Conditions on Return Patterns in Juvenile King Penguins. PLoS ONE 6:e20407.

Sato, K., Y. Mitani, M. F. Cameron, D. B. Siniff, and Y. Naito. 2003. Factors affecting stroking patterns and body angle in diving Weddell seals under natural conditions. Journal of Experimental Biology 206:1461–1470.

Sato, K., Y. Naito, A. Kato, Y. Niizuma, Y. Watanuki, J. B. Charrassin, C.-A. Bost, Y. Handrich, and Y. L. Maho. 2002. Buoyancy and maximal diving depth in penguins: do they control inhaling air volume? Journal of Experimental Biology 205:1189–1197.

Seilacher, A. 1970. Arbeitskonzept Zur Konstruktions-Morphologie. Lethaia 3:393–396.

Selonen, V., and I. K. Hanski. 2006. Habitat exploration and use in dispersing juvenile flying squirrels. Journal of Animal Ecology 75:1440–1449.

Sergio, F., A. Tanferna, R. De Stephanis, L. L. Jiménez, J. Blas, G. Tavecchia, D. Preatoni, and F. Hiraldo. 2014. Individual improvements and selective mortality shape lifelong migratory performance. Nature 515:410–413.

Sherley, R. B., K. Ludynia, B. M. Dyer, T. Lamont, A. B. Makhado, J.-P. Roux, K. L. Scales, L. G. Underhill, and S. C. Votier. 2017. Metapopulation Tracking Juvenile Penguins Reveals an Ecosystem-wide Ecological Trap. Current Biology 27:563–568.

Sherley, R., K. Ludynia, T. Lamont, J. Roux, R. Crawford, and L. Underhill. 2013. The initial journey of an Endangered penguin: implications for seabird conservation. Endangered Species Research 21:89–95.

Bibliographie

Shero, M. R., R. D. Andrews, K. C. Lestyk, and J. M. Burns. 2012. Development of the aerobic dive limit and muscular efficiency in northern fur seals (Callorhinus ursinus). Journal of Comparative Physiology B 182:425–436.

Shiomi, K., K. Sato, Y. Handrich, and C. A. Bost. 2016. Diel shift of king penguin swim speeds in relation to light intensity changes. Marine Ecology Progress Series 561:233–243.

Sjöberg, M., M. A. Fedak, and B. J. McConnell. 1995. Movements and diurnal behaviour patterns in a Baltic grey seal (<Emphasis Type="Italic">Halichoerus grypus</Emphasis>). Polar Biology 15:593–595.

Slagsvold, T., and K. L. Wiebe. 2007. Learning the ecological niche. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 274:19–23.

Slip, D. J. 1995. The diet of southern elephant seals (Mirounga leonina) from Heard Island. Canadian Journal of Zoology 73:1519–1528.

Sol, D., D. M. Santos, J. Garcia, and M. Cuadrado. 1998. Competition for Food in Urban Pigeons: The Cost of Being Juvenile. The Condor 100:298–304.

Stammerjohn, S. E., and R. C. Smith. 1997. Opposing Southern Ocean Climate Patterns as Revealed by Trends in Regional Sea Ice Coverage. Climatic Change 37:617–639.

Stamps, J. A., and R. R. Swaisgood. 2007. Someplace like home: Experience, habitat selection and conservation biology. Applied Animal Behaviour Science 102:392–409.

Sullivan, K. A. 1988. Ontogeny of Time Budgets in Yellow-eyed Juncos: Adaptation to Ecological Constaints. Ecology 69:118.

Sullivan, K. A. 1989. Predation and Starvation: Age-Specific Mortality in Juvenile Juncos (Junco phaenotus). Journal of Animal Ecology 58:275–286.

Talley, L. D. 2011. Descriptive physical oceanography: an introduction. Academic press.

Thatje Sven, Hillenbrand Claus-Dieter, Mackensen Andreas, and Larter Rob. 2008. Life hung by a thread: endurance of antarctic fauna in glacial periods. Ecology 89:682–692.

Thiebot, J.-B., A. Lescroël, C. Barbraud, and C.-A. Bost. 2013. Three-dimensional use of marine habitats by juvenile emperor penguins Aptenodytes forsteri during post-natal dispersal. Antarctic Science 25:536–544.

Thiebot, J.-B., A. Lescroël, D. Pinaud, P. N. Trathan, and C.-A. Bost. 2011. Larger foraging range but similar habitat selection in non-breeding versus breeding sub-Antarctic penguins. Antarctic Science 23:117–126.

Bibliographie

Thorup, K., T. Alerstam, M. Hake, and N. Kjellén. 2003. Bird orientation: compensation for wind drift in migrating raptors is age dependent. Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences 270:S8–S11.

Thorup, K., I.-A. Bisson, M. S. Bowlin, R. A. Holland, J. C. Wingfield, M. Ramenofsky, and M. Wikelski. 2007. Evidence for a navigational map stretching across the continental U.S. in a migratory songbird. Proceedings of the National Academy of Sciences 104:18115–18119.

Timko, R. E., and A. L. Kolz. 1982. Satellite sea turtle tracking. Mar Fish Rev 44:19–24.

Tinbergen, N. 1963. On aims and methods of Ethology. Zeitschrift für Tierpsychologie 20:410–433.

Tosh, C. A., P. J. N. de Bruyn, J. Steyn, H. Bornemann, J. van den Hoff, B. S. Stewart, J. Plötz, and M. N. Bester. 2015. The importance of seasonal sea surface height anomalies for foraging juvenile southern elephant seals. Marine Biology 162:2131–2140.

Tosh, C. A., J. Steyn, H. Bornemann, J. van den Hoff, B. S. Stewart, J. Plötz, and M. N. Bester. 2012. Marine habitats of juvenile southern elephant seals from Marion Island. Aquatic Biology 17:71–79.

Trathan, P. N., J. Forcada, and E. J. Murphy. 2007. Environmental forcing and Southern Ocean marine predator populations: effects of climate change and variability. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences 362:2351–2365.

Tremblay, Y., and Y. Cherel. 1999. Synchronous Underwater Foraging Behavior in Penguins. The Condor 101:179–185.

Trucchi, E., P. Gratton, J. D. Whittington, R. Cristofari, Y. L. Maho, N. C. Stenseth, and C. L. Bohec. 2014. King penguin demography since the last glaciation inferred from genome-wide data. Proc. R. Soc. B 281:20140528.

Van de Putte, A. P., G. D. Jackson, E. Pakhomov, H. Flores, and F. A. M. Volckaert. 2010. Distribution of squid and fish in the pelagic zone of the Cosmonaut Sea and Prydz Bay region during the BROKE-West campaign. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography 57:956–967.

Van Dyck, H., and M. Baguette. 2005. Dispersal behaviour in fragmented landscapes: Routine or special movements? Basic and Applied Ecology 6:535–545.

Van Valen, L. 1973. A new evolutionary law. Evol Theory 1:1–30.

Vanderhoff, E. N., and P. K. Eason. 2007. Disparity between Adult and Juvenile American Robins Turdus migratorius Foraging for Ground Invertebrates and Cherry Fruits. Ethology 113:1212–1218.

Bibliographie

Vega, M. L., M. Willemoes, R. L. Thomson, J. Tolvanen, J. Rutila, P. Samaš, R. Strandberg, T. Grim, F. Fossøy, B. G. Stokke, and K. Thorup. 2016. First-Time Migration in Juvenile Common Cuckoos Documented by Satellite Tracking. PLOS ONE 11:e0168940.

Venables, H., M. P. Meredith, A. Atkinson, and P. Ward. 2012. Fronts and habitat zones in the Scotia Sea. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography 59–60:14–24.

Votier, S. C., A. L. Fayet, S. Bearhop, T. W. Bodey, B. L. Clark, J. Grecian, T. Guilford, K. C. Hamer, J. W. E. Jeglinski, G. Morgan, E. Wakefield, and S. C. Patrick. 2017. Effects of age and reproductive status on individual foraging site fidelity in a long-lived marine predator. Proc. R. Soc. B 284:20171068.

Walters, A., M.-A. Lea, J. van den Hoff, I. C. Field, P. Virtue, S. Sokolov, M. H. Pinkerton, and M. A. Hindell. 2014. Spatially Explicit Estimates of Prey Consumption Reveal a New Krill Predator in the Southern Ocean. PLOS ONE 9:e86452.

Ward, P., and A. Zahavi. 1973. The Importance of Certain Assemblages of Birds as "Information-Centres" for Food-Finding. Ibis 115:517–534.

Weimerskirch, H. 2007. Are seabirds foraging for unpredictable resources? Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography 54:211–223.

Weimerskirch, H., S. Åkesson, and D. Pinaud. 2006. Postnatal dispersal of wandering albatrosses Diomedea exulans: implications for the conservation of the species. Journal of Avian Biology 37:23–28.

Weimerskirch, H., S. Bertrand, J. Silva, J. C. Marques, and E. Goya. 2010. Use of Social Information in Seabirds: Compass Rafts Indicate the Heading of Food Patches. PLOS ONE 5:e9928.

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

Weindler, P., R. Wiltschko, and W. Wiltschko. 1996. Magnetic information affects the stellar orientation of young bird migrants. Nature 383:158–160.

Weise, M. J., and D. P. Costa. 2007. Total body oxygen stores and physiological diving capacity of California sea lions as a function of sex and age. Journal of Experimental Biology 210:278–289.

Whitehead, T. O., A. Kato, Y. Ropert-Coudert, and P. G. Ryan. 2016. Habitat use and diving behaviour of macaroni Eudyptes chrysolophus and eastern rockhopper E. chrysocomefilholi penguins during the critical pre-moult period. Marine Biology 163:19.

Wienecke, B. C., and G. Robertson. 1997. Foraging space of emperor penguins Aptenodytes forsteri in Antarctic shelf waters in winter. Marine Ecology Progress Series 159:249–263.

Bibliographie

Wienecke, B., R. Kirkwood, and G. Robertson. 2004. Pre-moult foraging trips and moult locations of Emperor penguins at the Mawson Coast. Polar Biology 27:83–91.

Wienecke, B., G. Kooyman, and Y. Le Maho. 2013. Emperor Penguin. Penguins–Natural History and Conservation. University of Washington Press, Seattle USA:23–34.

Wienecke, B., B. Raymond, and G. Robertson. 2010. Maiden journey of fledgling emperor penguins from the Mawson Coast, East Antarctica. Marine Ecology Progress Series 410:269–282.

Williams, T. D. 1995. The penguins: Spheniscidae. Oxford University Press, USA.

Williams, T. M., R. W. Davis, L. A. Fuiman, J. Francis, B. J. Le, Boeuf, M. Horning, J. Calambokidis, and D. A. Croll. 2000. Sink or Swim: Strategies for Cost-Efficient Diving by Marine Mammals. Science 288:133–136.

Wilmers Christopher C., Nickel Barry, Bryce Caleb M., Smith Justine A., Wheat Rachel E., and Yovovich Veronica. 2015. The golden age of bio-logging: how animal-borne sensors are advancing the frontiers of ecology. Ecology 96:1741–1753.

Wilson, R. P. 2004. Antennae on transmitters on penguins: balancing energy budgets on the high wire. Journal of Experimental Biology 207:2649–2662.

Wilson, R. P., and C. A. R. Bain. 1984. An Inexpensive Depth Gauge for Penguins. The Journal of Wildlife Management 48:1077–1084.

Wilson, R. P., A. E. Burger, B. L. H. Wilson, M.-P. T. Wilson, and C. Nöldeke. 1989. An inexpensive depth gauge for marine animals. Marine Biology 103:275–283.

Wilson, R. P., K. Pütz, G. Peters, B. Culik, J. A. Scolaro, J.-B. Charrassin, and Y. Ropert-Coudert. 1997. Long-Term Attachment of Transmitting and Recording Devices to Penguins and Other Seabirds. Wildlife Society Bulletin (1973-2006) 25:101–106.

Wilson, R. P., and S. P. Vandenabeele. 2012. Technological innovation in archival tags used in seabird research. Marine Ecology Progress Series 451:245–262.

Wiltschko, W., and R. Wiltschko. 2012. Global navigation in migratory birds: tracks, strategies, and interactions between mechanisms. Current Opinion in Neurobiology 22:328–335.

Wood, S. 2006. Generalized additive models: an introduction with R. CRC press.

Woodroffe, R., and L. G. Frank. 2005. Lethal control of African lions (Panthera leo): local and regional population impacts. Animal Conservation forum 8:91–98.

Bibliographie

Wooller, R. D., J. S. Bradley, I. J. Skira, and D. L. Serventy. 1990. Reproductive Success of Short-Tailed Shearwaters Puffinus tenuirostris in Relation to Their Age and Breeding Experience. Journal of Animal Ecology 59:161–170.

Wright, K. L. B., L. Pichegru, and P. G. Ryan. 2011. Penguins are attracted to dimethyl sulphide at sea. Journal of Experimental Biology 214:2509–2511.

Wunderle, J. M. 1991. Age-specific foraging proficiency in birds. Pages 273–324 Current ornithology. Plenum Press. Plenum Press, New York, NY.

Wynne-Edwards, V. C. 1962. Animal dispersion: in relation to social behaviour.

Yoda, K., H. Kohno, and Y. Naito. 2004. Development of flight performance in the brown booby. Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences 271:S240–S242.

Yoda, K., Y. Naito, K. Sato, A. Takahashi, J. Nishikawa, Y. Ropert-Coudert, M. Kurita, and Y. L. Maho. 2001. A new technique for monitoring the behaviour of free-ranging Adelie penguins. Journal of Experimental Biology 204:685–690.

Younger, J. L., G. V. Clucas, D. Kao, A. D. Rogers, K. Gharbi, T. Hart, and K. J. Miller. 2017. The challenges of detecting subtle population structure and its importance for the conservation of emperor penguins. Molecular Ecology 26:3883–3897.

Younger, J. L., G. V. Clucas, G. Kooyman, B. Wienecke, A. D. Rogers, P. N. Trathan, T. Hart, and K. J. Miller. 2015. Too much of a good thing: sea ice extent may have forced emperor penguins into refugia during the last glacial maximum. Global Change Biology 21:2215–2226.

Zimmer, I., R. P. Wilson, C. Gilbert, M. Beaulieu, A. Ancel, and J. Plötz. 2008. Foraging movements of emperor penguins at Pointe Géologie, Antarctica. Polar Biology 31:229–243.

Zuur, A. F., E. N. Ieno, N. Walker, A. A. Saveliev, and G. M. Smith. 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R. Springer New York, New York, NY.

Bibliographie

VI.Annexes

A. Annexe 1 (Biology Letters)

Early diving behaviour in juvenile penguins: improvement or selection processes

Florian Orgeret[1], Henri Weimerskirch[1], Charles-André Bost[1]

The early life stage of long-lived species is critical to the viability of population, but is poorly understood. Longitudinal studies are needed to test whether juveniles are less efficient forager than adults as has been hypothesized. We measured changes in the diving behaviour of 17 one-year old king penguins *Aptenodytes patagonicus* at Crozet Islands (subantartic archipelago) during their first months at sea, using miniaturized tags that transmitted diving activity in real-time. We also equipped 5 non-breeder adults with the same tags for comparison. The data on foraging performance revealed two groups of juveniles. The first group made shallower and shorter dives that may be indicative of early mortality while the second group progressively increased their diving depths and durations, and survived the first months at sea. This surviving group of juveniles required the same recovery durations as adults, but typically performed shallower and shorter dives. There is thereby a relationship between improved diving behavior and survival in young penguin. This long period of improving diving performance in the juvenile life stage is potentially a critical period for the survival of deep avian divers and may have implications for their ability to adapt to environmental change.

Keywords: juveniles, ontogeny, diving behaviour, penguins, bio-logging, tracking

Annexes

1. Introduction

Foraging efficiency is thought to be a major cause of juvenile mortality [1–3], and is likely influenced by learning and foraging experience [3,4]. Early life mortality may be also explained by physiological capacities, whereby poor quality individuals die early and higher quality individuals survive to recruitment [2,3]. Unfortunately, early life stages of long-lived species are poorly understood despite their importance for recruitment to the reproductive life stage and thus the maintenance of healthy population levels [5]. Understanding the factors that affect the development of foraging skills is thus particularly important especially in longed-lived marine species where little research has been done due to the logistical challenges of tracking juveniles [6].

Seabird juveniles are particularly difficult to monitor due to their large-scale dispersion over months. This is especially true for fledged penguins that disperse at sea for several months or years before returning to their natal colony [7,8]. Penguins are the most specialised of all seabirds for marine life, and are one of the most abundant marine top predators in the southern hemisphere. They are considered sentinels of ocean health [9] and are deep divers [10]. Their propensity to capture prey during deep dives combined with an extended period of development provides an opportunity to determine the relationship between diving performance, physiological capacity and survival. However, few studies have addressed the dispersion of juvenile penguins [e.g. 7,11] and only two studies with small sample size and short durations have analyzed diving data [11,12].

In this study, we examined the diving performances of juvenile and non-breeder adult king penguins during the breeding season that were not constrained by the need to come back to the colony for breeding duties. We tested the hypothesis that improvement in foraging performances during early life was related to survivorship. We expected juveniles to be less efficient foragers than adults and would incrementally progress towards reaching adult levels

of foraging capability (improvement in accordance with the "constraint hypothesis" [2]). We also predicted an inter-individual variability in the progression of diving abilities ("selection hypothesis" [2]), with some individuals quickly progressing to adult skill levels, while others would underperform and die early. Thus, the foraging efficiency of some individuals (as measured by diving depth, durations and recovery times) was expected to decrease with time, such that individuals would not be able to reach the profitable prey depths [10].

2. Material and methods

Seventeen randomly selected king penguin juveniles and five non-breeders adults from the "Baie du Marin" colony (Possession Island, Crozet islands, South Indian ocean) were equipped with SPLASH tags (Wildlife Computers, Redmond WA, USA) in two different years. Table 1 summarizes the data on equipment date and monitoring duration of diving behaviour. The birds were equipped following standardized methods described in supplementary material. These tags are able to transmit diving data and locations via satellites. Tags were programmed to transmit data every three days relative to the last given day.

Three activity parameters were measured as follows: maximum dive depth, dive duration, and post-dive duration. Overall, the total transmission durations of the juveniles clearly showed two distinct groups named, respectively, the "Early Death Group" (less than 4 months durations) and the "Surviving Group" (more than 4 months durations); non-breeder adults were considered as an additional distinct group (table 1). Statistics were computed in the R3.2.1 statistical environment using linear mixed models (LMMs, nlme package) with the diving parameters as response variables with "weeks" and "years" as fixed effects. For all models a random slope/intercept model with weeks and individuals ID was the most parsimonious random effect structure (see table S1). We used backward-stepwise analysis of

variance for model selection (see supplementary material S1 and S3) and analyzed a total of 11 840 dives for 22 individuals.

3. Results

The rate of change by groups of birds differed significantly for all the three diving parameters (figure 1 and table S1). Juveniles from the "Surviving Group" differed significantly from the adults for dive depth and duration parameters until 30 weeks but they did not differ for the post-dive duration (figure 1 and table 2). Including the factor "year" in the fixed parts improved significantly the fit of the models (see table S1) but did not change the rates of improvement of the diving parameters according to each group (see figure S1).

Mean depth and dive duration parameters (±s.e.) of the best models for the "Early Death Group" (figure 1) showed after 10 weeks at sea, a decrease from 95±6 m to 46±11 m and from 205±8 s to 172±10 s. After 35th weeks, the surviving group and non-breeder adults, reached on average 186±5 m with 337±4 s to finally decrease in spring until 129±13 m and 285±15 s.

Juveniles of the "Early Death Group" did not differ from other juveniles in terms of their body mass or body condition at departure (Wilcoxon Tests: W = 31, p = 0.960 for both tests).

4. Discussion

Only a few studies have described the ontogeny of foraging behaviour in juvenile marine predators during their first year of independence [6]. We identified two groups of juveniles with variable diving capacities – one that survived and one that died. Our results showed that only the surviving group improved they diving skill while the others juveniles were not able

to increase their performances. Juveniles who improved their diving skills during their first year at sea never totally reached the same performance levels as adults.

There could be several reasons behind this lower efficiency of juveniles penguins. We did not find any evidence for an association between juveniles' body condition at departure and life span or diving performance. However at the time of their departure to sea, juveniles are smaller than adults. This smaller body size might indicate lower physiological maturity including lower myoglobin (muscle development) and hemoglobin concentration (a factor limiting 0_2 storage) and thus lower aerobic endurance [12], which could explain why juveniles have lower diving capacities.

Adult king penguins are extremely deep divers, and are able to routinely dive up to 300 m in depth and for 400 s in duration [10]. The predominant adult prey (myctophid fish [10,13]) are distributed at depths between 150 and 350 m [13]. These prey are captured mainly at the bottom of the penguins' dives. Thus, the ability of juveniles to reach deep waters is critical for accessing prey.

Differences in prey accessibility and prey quality just after fledging could also have an influence on the change in the body condition of the birds and thus on their physiological ability to dive deeper. However the three groups used the same water masses in the Southern Ocean and there is an overlap in time and space in their foraging zones (see figure S2). Moreover adults and juveniles are thought to forage for similar prey (C.A.B. unpublished isotopic data and prey availability in theses water masses). Genetic differences in physiological capacity or incomplete maturation of cognitive capacities should also have an influence on the future capacity of the juveniles [3]. Juvenile foraging efficiency might thus be constrained by the time to learn where to find prey and how to capture it in the darkness of the deep ocean. Indeed, 5-year-old king penguins are still less efficient foragers than older birds [14]. Differences between adults and juveniles could also be due to our unbalanced

sample size of adults by year. However the diving behavior of adults non-breeders was consistent between years (see figure S1) and with others studies [10].

By 25 weeks at sea, the "surviving" juveniles had improved their diving abilities in line with the "constraint hypothesis" [2], but they did not yet reach the adults' diving capacities. This improvement enabled juveniles to exploit environmental features at a given time and depth, which is especially important as the juveniles' food intake depends on ocean resources that are unevenly distributed. Thus, a progressive increase in dive depths might suggest that juveniles continually increase their ability to attain depths where profitable prey occurs.

Later in the winter season, the continuous improvement in the diving capabilities of juveniles was associated with an increase in foraging effort, as a consequence of lower food availability [10]. Thus, juveniles were able to respond to the food scarcity and the winter migration of prey [13] by increasing their diving depth. This behaviour was also observed in adult non-breeders (figure 1), as well as in breeding king penguins [10].

In the spring, there was a subsequent decrease in the juveniles' diving parameters, confirming that juveniles adapted their behaviour to the seasonal change in prey abundance. Although the durations and depths of dives were comparable to those of the adults through the winter season, these juveniles' diving parameters were still lower, whereas they still needed the same post-dive recovery time as adults, suggesting they might be less efficient divers compared to adults, even after 9 months at sea.

In contrast to surviving birds, the "Early Death Group" was characterized by poorer diving abilities. Instead of showing a progressive increase in their diving performance in the winter season, the individuals in this group showed lower diving abilities with a progressive decrease in dive depths and durations with no change for the recovery time. These lower diving abilities strongly suggest a mortality of individuals in this group. Birds from the "Early

Death Group" seem to be unable to increase diving capacities when conditions begin to become difficult. This early mortality is likely to finally be the result of starvation and death by hypothermia, which can also be associated with predation.

To conclude, our study demonstrates that improvement in diving performances influenced survivorship during the early life of king penguins. This phenomenon may also influence not only juveniles' mortality rates in agreement with the "selection hypothesis" [2], but also their dispersal and recruitment, and thus the future viability of new populations. In our rapidly changing world, juvenile king penguins could have greater difficulty in improving their diving performances and thus to survive**.**

Annexes

Ethics. The French Polar Institute approved the field procedure (IPEV, project no. 394: resp. C.-A. Bost, and 109: resp. H.Weimerskirch).

Data accessibility. Raw data deposited at: http://dx.doi.org/10.5061/dryad.6cc27

Author's contributions. Study conception and design: C-A.B, analysis and interpretation: all authors, manuscript draft and revision: all authors. All authors agree to be held accountable for the content therein and approve the final version of the manuscript.

Conflict of interests. We declare we have no competing interests.

Funding. This study is a contribution to the Program EARLYLIFE funded by European Research Council Advanced Grant under European Community's Seven Framework (Grant Agreement FP7/2007–2013/ERC-2012-ADG_20120314 to H. Weimerskirch).

Acknowledgments. We are grateful to Caroline Bost, Yves Handrich, Agnes Lewden, Lewis Halsey, Anna Zuckerman, Andrew Trites, Sophie De-Grissac and anonymous referees for their useful help.

Annexes

References

1. Lack, D. L. 1954 *The natural regulation of animal numbers*. London, UK: Oxford University Press.
2. Curio, E. 1983 Why do young birds reproduce less well? *Ibis* **125**, 400–404. (doi:10.1111/j.1474-919X.1983.tb03130.x)
3. Marchetti, K. & Price, T. 1989 Differences in the Foraging of Juvenile and Adult Birds: The Importance of Developmental Constraints. *Biol. Rev.* **64**, 51–70. (doi:10.1111/j.1469-185X.1989.tb00638.x)
4. Daunt, F., Afanasyev, V., Adam, A., Croxall, J. P. & Wanless, S. 2007 From cradle to early grave: juvenile mortality in European shags *Phalacrocorax aristotelis* results from inadequate development of foraging proficiency. *Biol. Lett.* **3**, 371–374. (doi:10.1098/rsbl.2007.0157)
5. Sæther, B.-E. et al. 2013 How Life History Influences Population Dynamics in Fluctuating Environments. *Am. Nat.* **182**, 743–759. (doi:10.1086/673497)
6. Hazen, E., Maxwell, S., Bailey, H., Bograd, S., Hamann, M., Gaspar, P., Godley, B. & Shillinger, G. 2012 Ontogeny in marine tagging and tracking science: technologies and data gaps. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **457**, 221–240. (doi:10.3354/meps09857)
7. Pütz, K., Trathan, P. N., Pedrana, J., Collins, M. A., Poncet, S. & Lüthi, B. 2014 Post-Fledging Dispersal of King Penguins (*Aptenodytes patagonicus*) from Two Breeding Sites in the South Atlantic. *PLoS ONE* **9**, e97164. (doi:10.1371/journal.pone.0097164)
8. Saraux, C., Viblanc, V. A., Hanuise, N., Le Maho, Y. & Le Bohec, C. 2011 Effects of Individual Pre-Fledging Traits and Environmental Conditions on Return Patterns in Juvenile King Penguins. *PLoS ONE* **6**, e20407. (doi:10.1371/journal.pone.0020407)
9. Boersma, P. D. 2008 Penguins as Marine Sentinels. *BioScience* **58**, 597–607. (doi:10.1641/B580707)

10. Charrassin, J.-B., Maho, Y. L. & Bost, C.-A. 2002 Seasonal changes in the diving parameters of king penguins (*Aptenodytes patagonicus*). *Mar. Biol.* **141**, 581–589. (doi:10.1007/s00227-002-0843-4)

11. Thiebot, J.-B., Lescroël, A., Barbraud, C. & Bost, C.-A. 2013 Three-dimensional use of marine habitats by juvenile emperor penguins *Aptenodytes forsteri* during post-natal dispersal. *Antarct. Sci.* **25**, 536–544. (doi:10.1017/S0954102012001198)

12. Ponganis, P. J., Starke, L. N., Horning, M. & Kooyman, G. L. 1999 Development of diving capacity in emperor penguins. *J. Exp. Biol.* **202**, 781–786.

13. Koslov, A. N., Shust, K. V. & Zemsky, A. V. 1991 Seasonal and interannual variability in the distribution of *Electrona carlsbergi* in the Southern Polar Front area. *Sel. Sci. Pap. Comm. Conserv. Antarct. Living Resour. CCAMLR Hobart* , 320–337.

14. Le Vaillant, M., Wilson, R. P., Kato, A., Saraux, C., Hanuise, N., Prud'Homme, O., Le Maho, Y., Le Bohec, C. & Ropert-Coudert, Y. 2012 King penguins adjust their diving behaviour with age. *J. Exp. Biol.* **215**, 3685–3692. (doi:10.1242/jeb.071175)

15. Orgeret, F., Weimerskirch, H., Bost, C.-A. 2016 Data from: Early diving behaviour in juvenile penguins: improvement or selection processes. Dryad Digital Repository. (doi:10.5061/dryad.6cc27)

Annexes

Table 1. Bird groups summary (mean ± SD). Body condition index (juveniles only) at departure was defined as the residuals of a regression of body mass on the first axis of a principal component analysis between length of the beak and the flipper.

bird group	**sample size**	**equipment date (±days)**	**monitoring duration (days)**	**weight at departure (kg)**	**body condition index**
adults non-breeder	5	(1) 2014/03/13 (4) 2015/02/23 ± 3	232 ± 9 (96 ± 20)*	10.3 ± 1.8	x
juveniles "Surviving"	12	(7) 2013/12/14 ± 14 (5) 2014/12/06	252 ± 34 (127 ± 28)*	8.8 ± 0.5	-0.02 ± 0.50
juveniles "Early Dead"	5	(4) 2013/12/20 ± 5 (1) 2014/12/06	89 ± 17 (48 ± 6)*	9.0 ± 1.2	0.04 ± 1.11

* number of cumulate transmission days

Table 2. Estimates from the best models. Only two-way interaction parameters are shown (entire tables are available in supplementary material: tables S3, S4 and S5). **dead:** juveniles "dead" group; **nb:** adults "non-breeder". The reference group corresponds to the "surviving" juveniles. Non-significant values are shown in italic and underline.

	Dive Depth			***Dive Duration***			***Post-Dive Duration***		
Parameters	Estimates	SE	p	Estimates	SE	p	Estimates	SE	p
week^1:group_nb	1183.00	459.80	0.010	1211.00	505.20	0.017	39.02	258.20	*0.880*
week^1:group_dead	898.30	176.00	0.000	1111.00	222.30	0.000	807.00	134.10	0.000
week^2:group_nb	-72.85	29.99	0.015	-65.87	32.83	0.045	-2.04	16.71	*0.903*
week^2:group_dead	-179.10	43.59	0.000	-213.30	52.62	0.000	-188.90	31.20	0.000
week^3:group_nb	2.01	0.82	0.014	1.60	0.89	*0.073*	0.11	0.45	*0.807*
week^3:group_dead	14.20	4.12	0.001	16.93	4.84	0.000	16.89	2.83	0.000
week^4:group_nb	-0.02	0.01	0.008	-0.02	0.01	*0.079*	-0.00	0.00	*0.578*
week^4:group_dead	-0.40	0.13	0.002	-0.50	0.15	0.001	-0.50	0.09	0.000
group_nb:year	4.53	1.75	0.020	5.53	1.93	0.011	0.14	0.10	*0.892*
group_dead:year	0.76	0.24	0.007	1.27	0.30	0.001	0.60	0.20	0.010

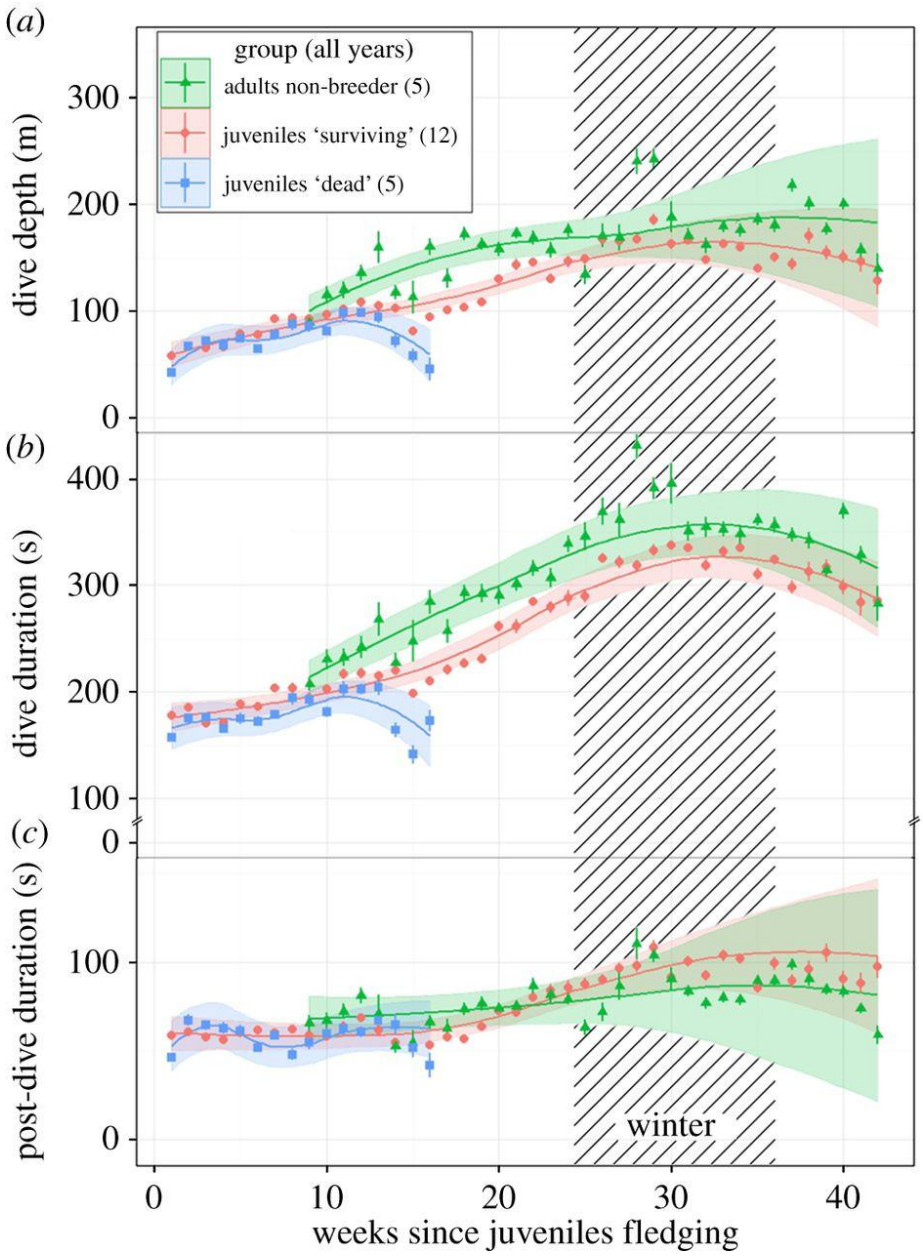


Figure 1.

Weekly means (±s.e.) of dive depth (a), dive duration (b) and post-dive duration (c), with fitted value lines ±2s.e. (colour ribbon) of the best mixed models for each group (for both years). Fitted values of mixed models present a quartic effect of time for each group.

Annexes

Early diving behaviour in juvenile penguins: improvement or selection processes

Florian Orgeret, Henri Weimerskirch and Charles-André Bost

Electronic Supplementary Material

S1: Statistical Protocol

All statistics were computed with the R3.2.1 [1] statistical environment using linear mixed models (LMMs) in the nlme package (v. 3.1-122). To avoid analyzing the travelling dives thus focusing on the foraging ones, all dives less than 10 m (~37%) were removed from the analysis. Due to failed transmissions, data for some dives were missing, resulting in recorded dive durations greater than 10 min (~0.4%), which were then removed from the analysis. Furthermore, the post dive durations greater than 4 min (~3%) were excluded from the analyses in order to analyze only consecutives dives. Finally, the night dives (~17%) were also excluded from the analysis in order to focus on the foraging dives [2] and to avoid violation of the normality of the residuals due to a bimodal distribution of the depth and dives duration. Indeed juveniles and adults did not dives deeper than 70 m at night. To limit the temporal autocorrelation structure of the data, only one dive out of five were kept in the analysis. Autocorrelation of the residuals of the best models were then checked with an autocorrelation function available in R (acf()). A specific variance structure were added because of heteroscedasticity of the models' residuals [3]. We used backward-stepwise analysis of variance for model selection with restricted maximum likelihood (REML) or maximum likelihood (ML) for random structure and fixed effects selection, respectively. For each model, one of the three diving parameters was the response variable (see equations below), the weeks were specified as a fixed linear covariate and individuals as a random effect. The overall growth curves analysis [4] of the diving parameters were modeled with

fourth-order polynomials on all time term (weeks) and fixed effects of the categorical factor "groups" ("dead", "surviving" and "non-breeders") and year ("2014" and "2015) of individuals were added individually on all "weeks" terms. The model fits were evaluated using model comparisons based the Likelihood Ratio Test (LRT) when models were nested and on Akaike's Information Criterion (AIC, with selection of a model when ΔAIC>2) for selection of the best variance structure. For all models a random slope/intercept model was the most parsimonious random effect structure (see table S1). The selected model was then refitted with REML prior to extraction of the model parameter estimates. We calculated an R^2 approximation to estimate the quality of fit of the models [5,6] using the rsquaredGLMM() function in the MuMIn package (v. 1.15.6). Graphics were plotted using the ggplot2 package (v 2.0.0) [7]. We follow the method described in [8] to calculate the body condition index of juveniles.

S2: Equipment of Birds on the Field

Juveniles birds were randomly selected and equipped just before their departure (November to December). Juveniles were easily recognized with their auricular patches less bright and the rest of the brow woolly plumage (especially on the head). They will moult into adult plumage at the beginning of the third year.

Non breeders birds have just finished their moult and have a new plumage some rest of few moult old feathers on the body, particularly on the head. In King penguin, the breeding patterns are more complicated than for other species of penguin because chick rearing can take up to 14 months and breeding frequency depends on breeding success in previous season; most birds probably attempt to breed annually but are only successful at maximum in 2 out of every 3 years [9].

Non Breeders were equipped from February to March and thus if they moult at this time of the year they must have succeeded their previous breeding. The precedent life history and age of this birds are not known but color of their plumage and the timing of their moult confirmed that there are adults (>5 years old). We are confident that there are as efficient as the adults breeders [10].

See [11] for the complete description of the tags and the standardized equipment method.

S3. Models Selection.

Table S1. Model Selection. m: model number**; df:** degrees of freedom; **LR:** Likelihood Ratio; **wk**: polynomials on week; **group**: correspond to "dead", "surviving" juveniles and "adults"; **pooljuvs**: dataset with "dead" and "surviving" groups' juveniles pooled together in one group; **poolbn**: data with "surviving" group juveniles and adults pooled together in one group; **weights**: only the best variance structure is shown here: **varPower1** = (wk|ids) ; **varPower2** = (wk|group) and **varExp** = (wk|ids).

m	Model	random	weights	method	AIC	df	LR	pvalue	test
	Dive Duration								
1	(wk+wk^2+wk^3+wk^4)*group*yr	slope | int.		REML	132353.1	46			
2	(wk+wk^2+wk^3+wk^4)*group*yr	intercept		REML	132490.8	32	165.6744	<.0001	1 vs 2
3	(wk+wk^2+wk^3+wk^4)*group*yr	slope | int.	varPower1	ML	131636.5	46			
4	(wk+wk^2+wk^3+wk^4)*group*yr	slope | int.		ML	132101.9	68	509.4222	<.0001	3 vs 4
5	(wk+wk^2+wk^3+wk^4)*group+group:yr+yr	slope | int.	varPower1	ML	131732.6	56	120.1302	<.0001	3 vs 5
6	m3 - group:yr	slope | int.	varPower1	ML	131656.6	66	24.09014	<.0001	3 vs 6
7	m3 - yr	slope | int.	varPower1	ML	131647.1	67	12.63787	4e-04	3 vs 7
8	(wk+wk^2+wk^3+wk^4)*yr	slope | int.	varPower1	ML	131824.4	48	227.9188	<.0001	3 vs 8
9	(wk+wk^2+wk^3+wk^4)*group	slope | int.	varPower1	ML	131748.1	53	141.5722	<.0001	3 vs 9
10	(wk+wk^2+wk^3+wk^4)	slope | int.	varPower1	ML	131830.2	43	243.7117	<.0001	3 vs 10
	Dive Depth								
1	(wk+wk^2+wk^3+wk^4)*group*yr	slope | int.		REML	127903.6	46			
2	(wk+wk^2+wk^3+wk^4)*group*yr	intercept		REML	128121.8	32	246.1374	<.0001	1 vs 2
3	(wk+wk^2+wk^3+wk^4)*group*yr	slope | int.	varPower2	ML	127065.6	49			
4	(wk+wk^2+wk^3+wk^4)*group*yr	slope | int.		ML	127644.4	46	584.8056	<.0001	3 vs 4
5	(wk+wk^2+wk^3+wk^4)*group+group:yr+yr	slope | int.	varPower2	ML	127121.2	37	79.59371	<.0001	3 vs 5
6	m3 - group:yr	slope | int.	varPower2	ML	127079.0	47	17.34728	<.0001	3 vs 6
7	m3 - yr	slope | int.	varPower2	ML	127069.0	48	5.361602	0.0206	3 vs 7
8	(wk+wk^2+wk^3+wk^4)*yr	slope | int.	varPower2	ML	127250.8	29	225.1167	<.0001	3 vs 8
9	(wk+wk^2+wk^3+wk^4)*group	slope | int.	varPower2	ML	127119.4	34	83.79032	<.0001	3 vs 9

10	(wk+wk^2+wk^3+wk^4)	slope | int.	varPower2	ML	127219.9	24	204.256	<.0001	3 vs 10
	Post Dive Duration								
1	(wk+wk^2+wk^3+wk^4)*group*yr	slope | int.		REML	117388.7	46			
2	(wk+wk^2+wk^3+wk^4)*group*yr	intercept		REML	117895.5	32	534.7701	<.0001	1 vs 2
3	(wk+wk^2+wk^3+wk^4)*group*yr	slope | int.	varExp	ML	116944.8	68			
4	(wk+wk^2+wk^3+wk^4)*group*yr	slope | int.		ML	117249.7	46	348.9583	<.0001	3 vs 4
5	(wk+wk^2+wk^3+wk^4)*group+group:yr+yr	slope | int.	varExp	ML	117000.8	56	79.99013	<.0001	3 vs 5
6	m3 - group:yr	slope | int.	varExp	ML	116950.5	66	9.691527	0.0079	3 vs 6
7	m3 - yr	slope | int.	varExp	ML	116953.2	67	10.44815	0.0012	3 vs 7
8	(wk+wk^2+wk^3+wk^4)*yr	slope | int.	varExp	ML	117034.9	48	130.0879	<.0001	3 vs 8
9	(wk+wk^2+wk^3+wk^4)*group	slope | int.	varExp	ML	116996.8	53	81.97655	<.0001	3 vs 9
10	(wk+wk^2+wk^3+wk^4)	slope | int.	varExp	ML	117072.4	43	177.6108	<.0001	3 vs 10
11	(wk+wk^2+wk^3+wk^4)*poolnb*yr	slope | int.	varExp	ML	116970.0	58	45.22244	<.0001	3 vs 11
12	(wk+wk^2+wk^3+wk^4)*pooljuvs*yr	slope | int.	varExp	ML	117012.5	58	87.73417	<.0001	3 vs 12

Table S2. Depth Model Estimates. $\mathbf{R^2m}$ = 0.53 & $\mathbf{R^2c}$ = 0.67; **wk1:** week^1; **wk2:** week^2; **wk3:** week^3, **wk4:** week^4; **surv:** juveniles "surviving" group; **dead:** juveniles "dead" group; **nb:** adults "non-breeder". *The reference group correspond to the "surviving" juveniles.*

	Value	Std.Error	DF	t-value	p-value
(Intercept)	321.8	129.5	11794	2.486	0.01295
wk1	-124.3	28.51	11794	-4.36	1.31e-05
wk2	14.63	3.398	11794	4.303	1.695e-05
wk3	-0.6178	0.1509	11794	-4.095	4.254e-05
wk4	0.008628	0.002229	11794	3.871	0.0001088
groupnb	-6631	2453	16	-2.703	0.01568
groupdead	-1046	326.6	16	-3.202	0.005551
yr	-0.2042	0.0956	16	-2.136	0.04848
wk1:groupnb	1183	459.8	11794	2.573	0.01009
wk1:groupdead	898.3	176	11794	5.103	3.388e-07
wk2:groupnb	-72.85	29.99	11794	-2.429	0.01516
wk2:groupdead	-179.1	43.59	11794	-4.109	3.993e-05
wk3:groupnb	2.013	0.8169	11794	2.465	0.01373
wk3:groupdead	14.2	4.116	11794	3.449	0.0005642
wk4:groupnb	-0.02112	0.008006	11794	-2.638	0.008363
wk4:groupdead	-0.4031	0.1295	11794	-3.113	0.001859
wk1:yr	0.09934	0.0213	11794	4.665	3.126e-06
wk2:yr	-0.01145	0.002554	11794	-4.483	7.429e-06
wk3:yr	0.0004849	0.0001138	11794	4.261	2.052e-05
wk4:yr	-6.78e-06	1.685e-06	11794	-4.023	5.777e-05
groupnb:yr	4.532	1.75	16	2.59	0.01972
groupdead:yr	0.7578	0.2442	16	3.103	0.006834
wk1:groupnb:yr	-0.8102	0.3283	11794	-2.468	0.01359
wk1:groupdead:yr	-0.6494	0.1315	11794	-4.94	7.926e-07
wk2:groupnb:yr	0.05044	0.02143	11794	2.353	0.01862
wk2:groupdead:yr	0.1274	0.03245	11794	3.927	8.666e-05
wk3:groupnb:yr	-0.001418	0.0005846	11794	-2.426	0.0153
wk3:groupdead:yr	-0.009922	0.003053	11794	-3.25	0.001156
wk4:groupnb:yr	1.514e-05	5.744e-06	11794	2.636	0.008411
wk4:groupdead:yr	0.0002775	9.572e-05	11794	2.899	0.00375

Table S3. Dive Duration Models Estimates. R^2m = 0.61 & **R^2c** =0.65; **wk1:** week^1; **wk2:** week^2; **wk3:** week^3, **wk4:** week^4; **surv:** juveniles "surviving" group; **dead:** juveniles "dead" group; **nb:** adults "non-breeder". *The reference group correspond to the "surviving" juveniles.*

	Value	Std.Error	DF	t-value	p-value
(Intercept)	755.1	155.2	11794	4.864	1.165e-06
wk1	-150.6	37.94	11794	-3.971	7.204e-05
wk2	17.46	4.269	11794	4.089	4.36e-05
wk3	-0.6992	0.1849	11794	-3.782	0.0001563
wk4	0.009247	0.002661	11794	3.474	0.0005138
groupnb	-7733	2704	16	-2.86	0.01134
groupdead	-1714	405	16	-4.232	0.0006351
yr	-0.4361	0.1147	16	-3.803	0.001564
wk1:groupnb	1211	505.2	11794	2.397	0.01653
wk1:groupdead	1111	222.3	11794	4.996	5.942e-07
wk2:groupnb	-65.87	32.83	11794	-2.007	0.0448
wk2:groupdead	-213.3	52.62	11794	-4.054	5.076e-05
wk3:groupnb	1.597	0.8923	11794	1.79	0.07348
wk3:groupdead	16.93	4.841	11794	3.498	0.00047
wk4:groupnb	-0.01532	0.008733	11794	-1.755	0.07933
wk4:groupdead	-0.498	0.1495	11794	-3.331	0.0008696
wk1:yr	0.1164	0.02833	11794	4.109	3.997e-05
wk2:yr	-0.01342	0.003208	11794	-4.182	2.913e-05
wk3:yr	0.0005469	0.0001394	11794	3.922	8.826e-05
wk4:yr	-7.315e-06	2.013e-06	11794	-3.635	0.0002797
groupnb:yr	5.534	1.933	16	2.863	0.01127
groupdead:yr	1.266	0.3028	16	4.181	0.0007067
wk1:groupnb:yr	-0.8699	0.3617	11794	-2.405	0.01619
wk1:groupdead:yr	-0.8185	0.1658	11794	-4.937	8.029e-07
wk2:groupnb:yr	0.04802	0.02353	11794	2.041	0.04126
wk2:groupdead:yr	0.155	0.03909	11794	3.966	7.338e-05
wk3:groupnb:yr	-0.001187	0.0006406	11794	-1.852	0.06399
wk3:groupdead:yr	-0.01211	0.003581	11794	-3.381	0.0007237
wk4:groupnb:yr	1.159e-05	6.287e-06	11794	1.843	0.06539
wk4:groupdead:yr	0.0003512	0.0001102	11794	3.186	0.001447

Table S4. Post-Dive Duration Models estimates. R^2m = 0.19 & **R^2c** = 0.37 ; **wk1:** week^1; **wk2:** week^2, **wk3:** week^3, **wk4:** week^4; **surv:** juveniles "surviving" group; **dead:** juveniles "dead" group; **nb:** adults "non-breeder". *The reference group correspond to the "surviving" juveniles.*

	Value	Std.Error	DF	t-value	p-value
(Intercept)	386.5	107.1	11794	3.609	0.0003091
wk1	-128.1	21.49	11794	-5.962	2.558e-09
wk2	11.45	2.368	11794	4.834	1.356e-06
wk3	-0.4133	0.1004	11794	-4.116	3.876e-05
wk4	0.005522	0.001432	11794	3.856	0.0001157
groupnb	-218	1399	16	-0.1559	0.8781
groupdead	-829.4	270.8	16	-3.063	0.00743
yr	-0.2451	0.07909	16	-3.099	0.006896
wk1:groupnb	39.02	258.2	11794	0.1511	0.8799
wk1:groupdead	807	134.1	11794	6.019	1.813e-09
wk2:groupnb	-2.036	16.71	11794	-0.1218	0.903
wk2:groupdead	-188.9	31.2	11794	-6.054	1.456e-09
wk3:groupnb	0.1108	0.4533	11794	0.2445	0.8068
wk3:groupdead	16.89	2.829	11794	5.969	2.462e-09
wk4:groupnb	-0.002473	0.004441	11794	-0.5567	0.5777
wk4:groupdead	-0.5037	0.08642	11794	-5.829	5.72e-09
wk1:yr	0.09673	0.01605	11794	6.025	1.737e-09
wk2:yr	-0.008771	0.001779	11794	-4.931	8.282e-07
wk3:yr	0.0003224	7.571e-05	11794	4.258	2.083e-05
wk4:yr	-4.334e-06	1.082e-06	11794	-4.004	6.259e-05
groupnb:yr	0.1372	0.9979	16	0.1375	0.8923
groupdead:yr	0.5954	0.2023	16	2.944	0.00953
wk1:groupnb:yr	-0.02583	0.1844	11794	-0.1401	0.8886
wk1:groupdead:yr	-0.58	0.09976	11794	-5.814	6.252e-09
wk2:groupnb:yr	0.001564	0.01195	11794	0.1309	0.8959
wk2:groupdead:yr	0.1349	0.0231	11794	5.839	5.393e-09
wk3:groupnb:yr	-9.239e-05	0.0003247	11794	-0.2846	0.776
wk3:groupdead:yr	-0.012	0.002085	11794	-5.753	8.963e-09
wk4:groupnb:yr	2.018e-06	3.192e-06	11794	0.6324	0.5271
wk4:groupdead:yr	0.0003566	6.344e-05	11794	5.621	1.947e-08

Table S5. Biometry and Body condition index. Body condition index (juveniles only) at departure was defined as the residuals of a regression of body mass on the first axis of a principal component analysis between length of beak and flipper. **group: dead**: juveniles "dead" group; **surv**: juveniles "surviving" group; **nb**: adults non-breeder.

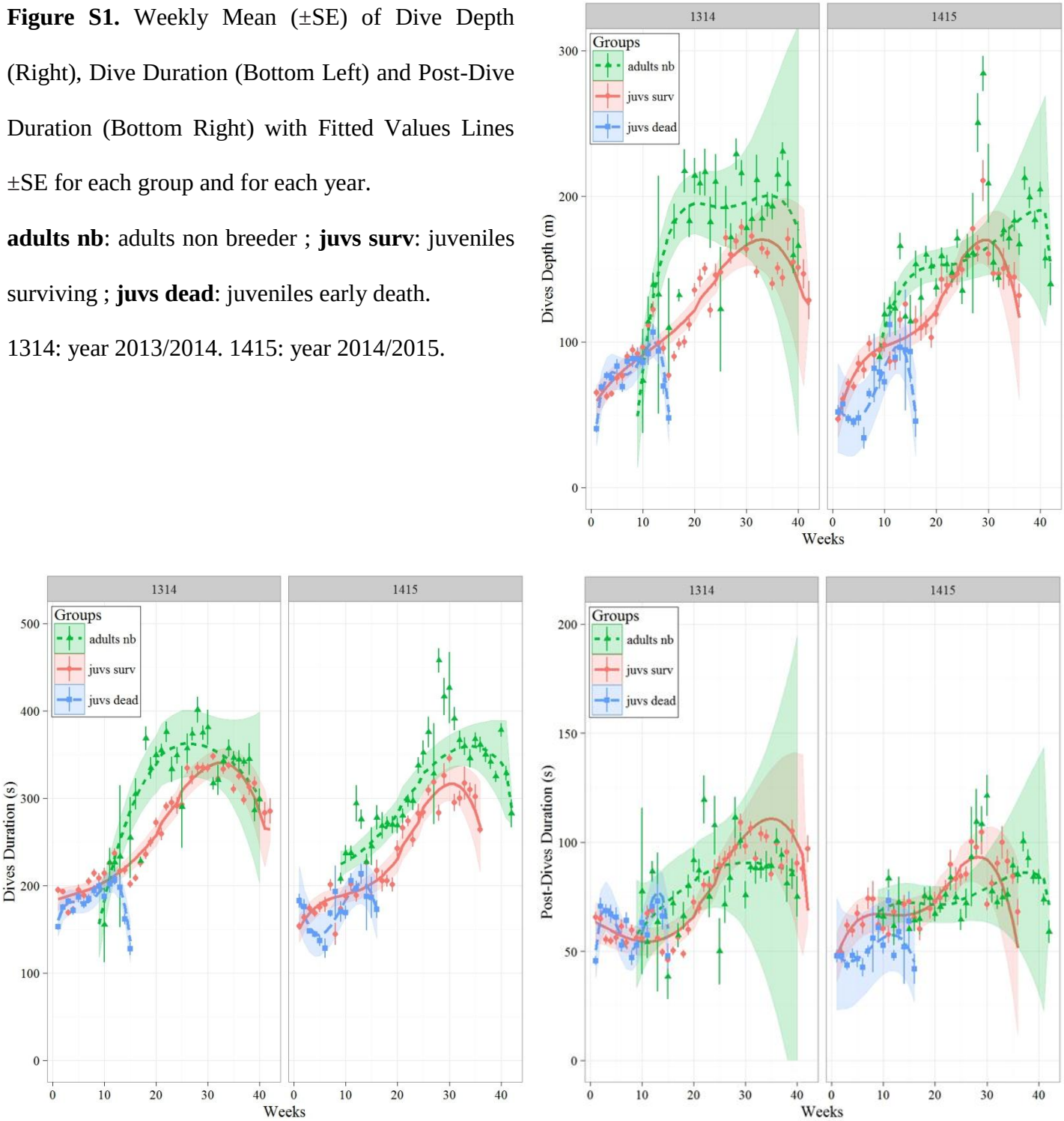
	ids	mass (kg)	beak (mm)	flipper (mm)	body condition index	group
1	133688	10.9	82.6	331	1.69	dead
2	133692	8.1	76.1	300	-0.55	dead
3	133695	8	89	321	-1.28	dead
4	133700	9.2	74.4	317	0.37	dead
5	141650	9	76	325	-0.02	dead
6	133689	8.1	73.7	324	-0.79	surv
7	133690	9.1	80.7	331	-0.05	surv
8	133691	8.4	78.5	301	-0.37	surv
9	133693	8.2	71.2	305	-0.39	surv
10	133694	8.6	73	336	-0.39	surv
11	133701	8.8	81	325	-0.3	surv
12	133702	9.5	76.6	334	0.4	surv
13	141651	8.5	72	310	-0.23	surv
14	141652	9.3	76	300	0.64	surv
15	141653	9.7	72	315	0.96	surv
16	141654	8.6	69	310	0.01	surv
17	141657	9.1	75	315	0.29	surv
18	133697	12.6	96.4	325	x	nb
19	141649	8.7	88.9	310	x	nb
20	141655	10.5	92.7	336	x	nb
21	141658	9.8	93.9	339	x	nb
22	141656	8.1	93.7	319	x	nb

Annexes

Figure S1. Weekly Mean (±SE) of Dive Depth (Right), Dive Duration (Bottom Left) and Post-Dive Duration (Bottom Right) with Fitted Values Lines ±SE for each group and for each year.

adults nb: adults non breeder ; **juvs surv**: juveniles surviving ; **juvs dead**: juveniles early death.

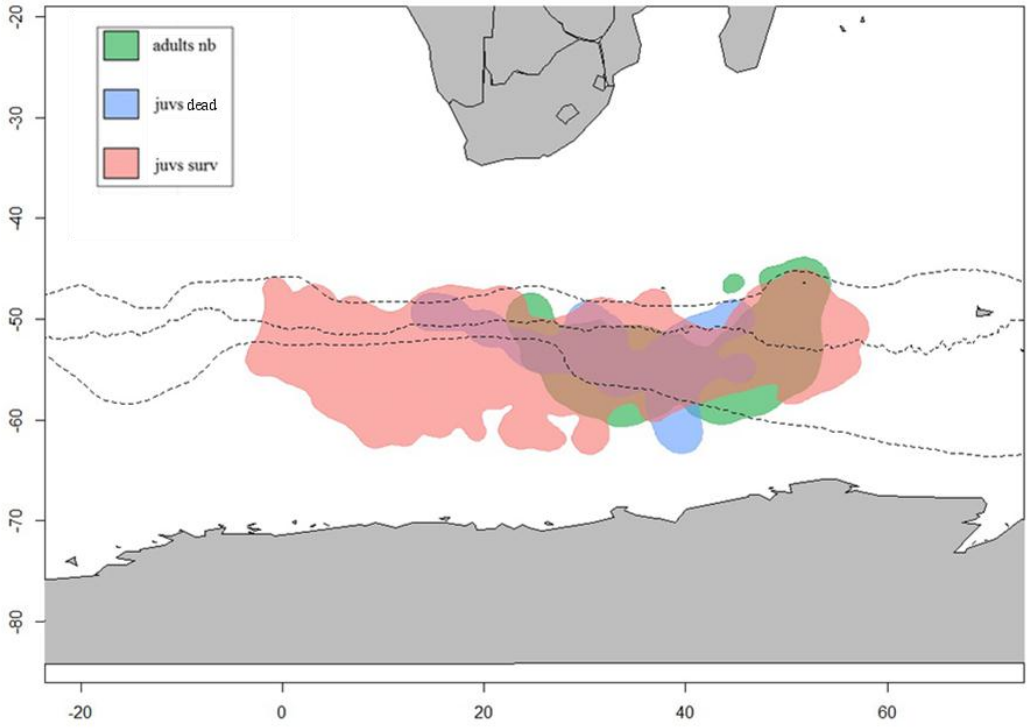
1314: year 2013/2014. 1415: year 2014/2015.



S3. Kernel Maps

Kernel analysis and map were conducted with R3.2.1 [1] statistical environment using the packages adehabitatHR (v. 0.4.14) and maps (v. 3.0.1) with the function kernelUD() which provided the Utilization Distribution of the animals and the getverticeshr() function allowing the extraction of the Home Range contours with 95% level for estimations.

The figure S2 show the Home Range of each groups in autumn, the period of time overlap between groups and also a period when food began to be scarce. Figure S2 show a great dispersion in longitude of juveniles from the “surviving” group but also a similar use of the water masses defined by the latitude and the sea surface temperature between the three groups.



Figur ps of birds for both year, in the autumn period. The dot lines correspond to the main frontal limits in the penguins’ distribution range as indicated by the sea surface temperature [12] . **adults nb**: adults non breeder ; **juvs surv**: juveniles surviving ; **juvs dead**: juveniles early death.

Annexes

References:

1. R Core Team 2015 R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing (http://www.R-project.org).
2. Bost, C. A., Zorn, T., Maho, Y. L. & Duhamel, G. 2002 Feeding of diving predators and diel vertical migration of prey: King penguins diet versus trawl sampling at Kerguelen Islands. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **227**, 51–61. (doi:10.3354/meps227051)
3. Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N., Saveliev, A. A. & Smith, G. M. 2009 *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. New York, NY: Springer New York.
4. Mirman, D. 2014 *Growth Curve Analysis and Visualization Using R*. CRC Press.
5. Nakagawa, S. & Schielzeth, H. 2013 A general and simple method for obtaining R2 from generalized linear mixed-effects models. *Methods Ecol. Evol.* **4**, 133–142. (doi:10.1111/j.2041-210x.2012.00261.x)
6. Johnson, P. C. D. 2014 Extension of Nakagawa & Schielzeth's R2GLMM to random slopes models. *Methods Ecol. Evol.* **5**, 944–946. (doi:10.1111/2041-210X.12225)
7. Hadley, W. 2009 *ggplot2: Elegant graphics for data analysis*. New York: Springer.
8. Saraux, C., Viblanc, V. A., Hanuise, N., Le Maho, Y. & Le Bohec, C. 2011 Effects of Individual Pre-Fledging Traits and Environmental Conditions on Return Patterns in Juvenile King Penguins. *PLoS ONE* **6**, e20407. (doi:10.1371/journal.pone.0020407)
9. Williams, T. D. 1995 *Bird families of the world. The penguins*. Oxford University Press, New York.
10. Le Vaillant, M., Wilson, R. P., Kato, A., Saraux, C., Hanuise, N., Prud'Homme, O., Le Maho, Y., Le Bohec, C. & Ropert-Coudert, Y. 2012 King penguins adjust their diving behaviour with age. *J. Exp. Biol.* **215**, 3685–3692. (doi:10.1242/jeb.071175)

11. Thiebot, J.-B., Lescroël, A., Barbraud, C. & Bost, C.-A. 2013 Three-dimensional use of marine habitats by juvenile emperor penguins *Aptenodytes forsteri* during post-natal dispersal. *Antarct. Sci.* **25**, 536–544. (doi:10.1017/S0954102012001198)

12. Bost, C. A., Cotté, C., Bailleul, F., Cherel, Y., Charrassin, J. B., Guinet, C., Ainley, D. G. & Weimerskirch, H. 2009 The importance of oceanographic fronts to marine birds and mammals of the southern oceans. *J. Mar. Syst.* **78**, 363–376. (doi:10.1016/j.jmarsys.2008.11.022)

B. Annexe 2 (in prep.)

Exploratory behaviour during early life: orientation, navigation and diving behaviour of juvenile king penguins

Orgeret, F., Peron, C., Delord K., Weimerskirch, H. & Bost C.A

Abstract

The early life of marine apex predators is poorly known, which is especially true for deep divers. Juveniles are believed to dispersive further than adults and have a lower foraging efficiency, which might challenge their survival at sea, especially during the first year. To test these hypotheses and to investigate the main drivers of their dispersal at sea, we monitored 17 juvenile king penguins (*Aptenodytes patagonicus*;~1 year old) with archival, satellite relayed tags at Crozet Island (South Indian Ocean). To disentangle any effects of season from ontogenic changes in foraging behaviour, we tagged 17 adult king penguins in parallel (11 non-breeders and 6 breeders). The long monitoring duration achieved in our study (up to 303 days) provides essential knowledge concerning the orientation, navigation and diving behaviour of the different life history stages. As expected, juveniles dispersed over a very large area. Adult non-breeders followed a similar dispersion pattern, albeit on a smaller scale and later in the season. Surprisingly, all juveniles and adult non-breeders moved to the West, i.e. they moved against the direction of the Antarctic Circumpolar Current. Fine scale analysis revealed that all birds used both an upstream and downstream orientation strategy, depending on current strength. The travel speed of adults and juveniles was similar but the ability of juveniles to make use of environmental features was less pronounced than in adults. Diving skills of juveniles were initially less developed than in adults but improved rapidly. Like adult

birds, juveniles showed a clear difference in diving activity between day and night. Based on the recording of penguin travel speed and diving behaviour, we were able to define important foraging areas for both juveniles and adult non-breeders during autumn and winter. Finally, we discuss the relevance of the observed dispersion behaviour and the ability of juvenile and adult birds to reach important foraging areas for the anticipated population development of king penguins in the context of climate change.

Annexes

Introduction

In vertebrates, the independence period of juveniles, which follows emancipation from their parents, is a critical time (Lack 1954). During the year that follows emancipation, juveniles have, in general, a lower survival rate than adults (Levitis 2011). This higher mortality in juveniles might be largely explained by a lack of proficiency concerning various aspects of behaviour, such as predator avoidance, social interaction (especially with competitors) and foraging skills (Wunderle 1991).

Many studies have shown that in long-lived species the foraging skills of juveniles are less proficient than those of adults (Wunderle 1991). Such differences are mostly related to (1) physiological and developmental constraints (Marchetti and Price 1989), and (2) the time needed to acquire sufficient knowledge about diet and the environment to improve foraging skills (Dukas and Ratcliffe 2009). The improvement of skills is also strongly dependent on the particular environment at multiple temporal and/or spatial scales (Martin 1995).

Seasonal resource variation in the environment often forces juvenile and adult animals to move between favourable summer and wintering areas (Dingle and Drake 2007). The first dispersion of juvenile animals is facilitated through a combination of innate processes and acquired skills, with juveniles either following adults, or dispersing independently (Scott et al. 2014). However, for many species the processes that shape both the ontogenic changes in movement behaviour and the chosen foraging destinations remain unknown and are still key questions in behavioural ecology (Phillips et al. 2017).

Locomotion skills and the capacity to benefit from environmental cues are less developed in juveniles, when compared with adult organisms (Blanchet et al. 2016). Accordingly, juveniles presumably spend less time in profitable food patches than adults (Stamps and Swaisgood 2007). Juveniles are also presumably naïve concerning both their capacity for orientation (recognizing and maintaining direction) and for navigation

(identifying the direction of a given point in space; *sensu* Baker 1978), implying that a greater part of their movement will be associated with prospecting and exploratory behaviour (Stevick et al. 2002). The exploratory behaviour of young animals has been documented in several taxa (Galli et al. 2012, Debeffe et al. 2013, de Grissac et al. 2016).

For example, juvenile marine seabirds disperse over large oceanic areas, sometimes over considerable distances (>1000 km, e.g. in procellariforms, de Grissac et al. 2016) and for extended periods (several years), which makes them extremely difficult to study. This is particularly true for juvenile penguins, since, unlike in flying seabirds, the swimming and diving habits of these flightless birds, prevent accurate visual identification and quantification at sea (Williams 1995). Tracking juvenile penguins at sea, by attaching electronic tags to their back, is complicated by the fact that these fast-swimming and streamlined birds are extremely sensitive to changes in hydrodynamic drag caused by the attached tags (Wilson 2004). In addition, tags are often unsuitable for juvenile penguins and costs are often prohibitive. Furthermore, tag recovery from juvenile penguins might be difficult or even impossible (Hazen et al. 2012), especially since they may disperse over vast oceanic sectors for multiple years before returning to their colony (Thiebot et al. 2013, Pütz et al. 2014, Sherley et al. 2017). Penguins are climate change sentinels and represent the largest seabird biomass in the Southern Ocean (Brooke 2004). To investigate the potential effects of anthropogenic pressure and environmental change on penguin population development, it is of critical importance to determine the at-sea distribution of juvenile penguins, including their movements at sea and associated foraging behaviour.

With the rapid development of bio-logging, the at-sea movements of breeding penguins have been studied extensively for many species and colonies during the last 25 years (Bost et al. 2015). By contrast, the movement patterns of juvenile and non-breeding penguins have received little attention. Few studies have investigated the diving behaviour of juvenile

penguins during this critical period (Ponganis et al. 1999, Thiebot et al. 2013, Orgeret et al. 2016) and only one study also addressed the spatial distribution of birds (Thiebot et al. 2013).

Here, we investigated the at-sea distribution and the foraging behaviour of juvenile king penguins (*Aptenodytes patagonicus*) during their first year at sea. In this species, juveniles leave the colony separately from adult birds, which simplifies the study of developmental processes concerning movement and foraging skills. The survival rate of juvenile king penguins during their first 3 years at sea is relatively high (~80%, Saraux et al. 2011). During summer, adult breeding king penguins from the Crozet Islands (Southern Indian Ocean) predominately forage at oceanic fronts (Bost et al. 2015). These birds are known to adjust their diving behaviour in accordance with day length (Shiomi et al. 2016) and seasonal variation (Charrassin et al. 2002). Birds can also forage in relation to geostrophic currents when traveling toward these fronts or when foraging (Cotté et al. 2007). However, the foraging behaviour and at sea distribution of adult king penguins during the winter is still poorly understood (e.g. Pistorius et al. 2017).

The aim of our study was to (1) investigate the exploratory behaviour of juvenile king penguins throughout their first year at sea (especially in comparison with adult birds), (2) investigate the importance of oceanic variables, such as currents, on penguin foraging distribution and preferences for swimming orientation (which potentially drive juvenile movement patterns), and (3) investigate penguin dive performance in relation to the seasonal changes of hydrological features. Based on previous studies, we predicted that (1) juveniles should be more vagrant and travel over larger areas than adults; (2) juveniles, just like adults, should adjust their foraging behaviour in accordance with environmental conditions, such as currents; (3) dive capacity of juveniles should progressively increase and, over time, juveniles will be able to reach and forage in more profitable areas.

Annexes

Material and Method

Means are given +/- standard deviation.

Study sites and species

The Crozet Archipelago (-46.43°S, 51.86°E) hosts one of the largest king penguin populations of the world (Bost et al. 2013). These birds live for a long time (average lifespan: ~20 years) and become sexually mature when they are between 3 and 4 years old. Females lay a single egg between November and February, and juveniles will fledge the following November-December (Bost et al. 2013). Upon fledging, when juveniles have acquired their first water-proof plumage, they leave their natal colony for the first time in their life and will spend the following year at sea, before returning to land for the annual moult. The breeding cycle of the king penguins is unusual in that it lasts longer than one year (~14 months). Consequently, birds that successfully fledge a chick in one reproductive season ('early breeders'), will most likely fail in their next breeding attempt, because they cannot start that breeding attempt early enough ('late breeders'). Some birds (~10%, Descamps et al. 2002), skip one reproductive season altogether and are, hence, considered as 'non-breeders'.

Logger deployments and settings

Field work was conducted at the colony of "La Grande Manchotiere" on Possession Island, Crozet Archipelago, Southern Indian Ocean, in 2013/2014 and 2014/2015. Tracking data were collected on juveniles (n=17), adult breeders (n=11) and adult non-breeders (n=6). All individuals were equipped with SPLASH tags (Wildlife Computers, Redmond, WA, USA) just before their departure to sea. Almost all juveniles and adult breeders left the colony between the end of November and the end of December. Adult non-breeders left the colony later, during summer (mid-February to mid-March), after they finished their annual moult.

Tags were fixed to the feathers of the middle lower back using Loctite glue and cable ties. SPLASH tags deployed were streamlined as much as possible and weighed 62 g in air

(~0.3% of a bird's body mass). The antenna was 8 cm long, 1.6 mm thick and faced backwards at an angle of 45°. SPLASH tags are composed of a logger module that collects dive data and a transmitter module that uploads dive data and Argos locations to satellites. Tags were programmed to record three dive parameters continuously (dive depth, dive and surface interval duration (55.0±13.1 dives per day) in addition to Argos locations (14.5±1.6 locations per day) and transmit both locations and dive behaviour information via satellite every 3 days with 2 days off in order to save battery.

Data formatting

Data were formatted and analysed using the R software, R3.2.2 (R Development Core Team 2016). Erroneous locations were filtered out using a speed filter from the R package *argosfilter* (Freitas et al. 2008). The maximum travel speed was fixed to 14 $km.h^{-1}$ (Cotté et al. 2007). The speed filter process removed 16% of the locations for a total of 27,727 Argos locations.

Environmental variables

The location of oceanic fronts (Figure 1) was estimated using Sea Surface Height (SSH) signatures following (Venables et al. 2012). Southern Ocean Biogeographic zones (Orsi et al. 1995) between fronts were identified (Figure 1). Absolute dynamic velocity components (meridional u and zonal v, in $m.s^{-1}$) allowed the calculation of Total Kinetic Energy (TKE) as TKE (cm^2/s^2) = $100*(u^2+v^2)/2$, which represents the energy of the total surface geostrophic flow (mean and fluctuations). These two variables (SSH and TKE) were downloaded from Aviso (http://www.aviso.altimetry.fr). All other physical environmental variables: Sea Surface Temperature (SST), Mixed Layer Depth (MLD), Sea Ice Concentration (SIC) and Chlorophyll a concentration (CHLA) were downloaded from U.E. Copernicus Marine Service Information (http://marine.copernicus.eu/). See supplementary material for details on extraction method and the resolution of datasets.

Annexes

Spatial distribution

We used Kernel Utilization Distribution analysis (KUD, (Calenge 2006) to compare the Home Range distribution (see supplementary material) of juvenile and adult king penguins during summer (December to March), autumn (April to June) and winter (July to October).

Statistical analyses

Distances, travel speeds and directions

Distances and travel speeds between locations during ON-mode periods of the tags were calculated with the *distance* function following the great circle route available in *argosfilter* package (Freitas et al. 2008). Absolute bearings between Argos locations were calculated in degree with the *argosfilter* package. Circular statistics were conducted with the *circular* package (Pewsey et al. 2013). To test dispersion and mean direction of bearings, we applied the two Rao Test (RT) and calculated the Mean Resultant Length (ML) (see supplementary material for the details of the statistical tests performed).

Effects of oceanic currents on penguin travel trajectories

We analysed the effects of current speed on penguin travel speed, as well as the effect of current direction on penguin travel trajectories. The heading of a swimming animal is potentially influenced by current strength and direction; the observed tracks are therefore a result of the current-corrected heading. We calculated two different angles: 1) the angle between the observed track and the current direction (hereafter termed: "observed bearing"); 2) the angle between the current-corrected track (i.e. the track direction that would have been observed without the current) and the current (hereafter termed "animal heading", see Gaspar et al. 2006).

The comparison between current direction and the observed penguin bearings and headings will indicate if individuals can sense the direction of a current (changes in heading)

and how they adjust their trajectory (downstream or upstream strategy, see (Chapman et al. 2011). See supplementary material for details of the method and circular statistics performed.

Habitat use

We used travel speed as a proxy of habitat utilization, since penguins are known to decrease their travel speed when they dive to forage (e.g. Whitehead et al. 2016). We modelled daily mean speed as a function of the daily mean of environmental variables (explanatory covariates) using generalized additive mixed-effects models (GAMMs). GAMMs, using the *mgcv* package (Wood 2017), were conducted because of the non-linearity between response variables and environmental covariates, which is common in studies concerning habitat use of species. See supplementary material for the details of the model selection method applied.

Dive behaviour

We calculated mean maximum dive depth, mean dive duration and post-dive duration both for juveniles and non-breeders. Breeders were not included in the dive behaviour analysis because tag deployment was too short (tags were retrieved after 28+/-22 days), contrasting with the much longer deployment durations for juveniles and adult non-breeders.

Nycthemeral and foraging behaviour

For each dive location we obtained the associated solar azimuth and circadian period (daylight, twilight or night) using the *maptools package*, (Bivand et al. 2017). We tested whether the nycthemeral behaviour of penguins differed according to life history stage and season (Wilson et al. 1993). For this we compared the depth (defined as depth>10 m, excluding shallow travelling dives) to which birds dived during the day, during the twilight periods and during the night, across seasons (summer, autumn, winter) and years (2013/2014 and 2014/2015). For this comparison, we used linear mixed models (LME, *nlme* package, (Pinheiro et al. 2017) with a Gaussian error distribution and individuals as random effects. We

built a model for each life history stage (juveniles and non-breeders) and conducted post-hoc pairwise comparisons (see supplementary material).

Cluster analyses and foraging behaviour

To determine the main areas where foraging activity occurred and to test for differences between life history stages and seasons, we used a cluster analysis, based on both Argos and daily dive data. Cluster analysis is an unsupervised technique, which permits to infer behavioural modes. Following Jorgensen et al. (2012), we computed a daily mean for the position of an individual and the associated environmental variables, as well as speed and dive parameters (dive duration, depth, and surface interval duration; see supplementary material for details). Focusing on the most important foraging zones, we ran the clustering algorithm on locations within the Home Range of the group (juveniles or adults), using the 50% KUD contour (see Spatial distribution paragraph). LME models were then used to determine environmental differences for each cluster across seasons and life history stage. We considered individuals as random effects and also conducted post-hoc pairwise comparisons (see supplementary material for details).

Results

Comparing movements of juveniles and adults

Tracking duration and distance

Juveniles and adult non-breeders were tracked over the summer, autumn and winter for a mean total duration of 206±61 days and 220±73 days, respectively. Maximum transmission duration for a tag was 303 days. During that period, juveniles travelled a total cumulative distance that ranged between 3317 and 13259 km. Maximal distance from the natal colony ranged between 1004 and 4655 km (up to 14.3°W and 62.0°S) for juveniles tracked for 76 and 272 days, respectively.

Seasonal distribution within biogeographic regions

Annexes

Juveniles and adult non-breeders divided their foraging time equally between the Polar Frontal Zone (PFZ) and the Antarctic Zone (AZ) (Table 1, Table S1). By contrast, adult breeders foraged almost exclusively within the PFZ. The latitudinal distribution (North-South) of juveniles and adults was similar, for all seasons (Figure 1). Importantly, juveniles and adults reached the same latitudinal limits (Sub-Antarctic Front, SAF and the Pack Ice Extent, PIE) especially during winter. However, juvenile birds moved much further to the West than did adult birds (by more than 2000 km) and, consequently, their overall home ranges were about twice the size of adult home ranges, independent of season (Figure 1). There was little overlap (7%) between adult and juvenile home ranges in winter (Table S1). The overlap between the two groups was high for the two studied years (Figure S1, Table S1). Some juvenile penguins moved far south. Three of them almost reached the ice edge (< 150 km from the ice edge), while one juvenile actually reached the ice edge (up to 27% of Sea Ice Concentration, SIC). Adults did not travel that far south and their minimum distance to the ice edge was ~250 km.

Movements at sea and travel directions

In summer, upon departure, the main travelling direction of adult and juvenile birds did not differ as both swam southward (juveniles: 191°, range=[180;201]; adult breeders: 196°, range=[167;225]; Direction Rao Test, RT=0, p=0.99). However, juvenile tracks were less sinuous than adult tracks (Mean Resultant Length, ML=0.1 vs ML=0.05, Rao Dispersion, RD=10.1, $p<0.01$).

In autumn, all juveniles moved westward (248°, range=[240,256]), like the adult non-breeders did (255° range=[223;290]). Main travel direction did not differ between groups (RT=0.03, p=0.872) but turning angles did (ML=0.16 vs ML=0.06, RD=35.5, p=0).

In winter (Figure 1), juvenile penguins changed their main travel direction to the north-east (67°, range=[41,91], ML=0.07), while non-breeders moved mainly eastward (92°,

range=[22,186], ML=0.03). The differences between these 2 groups was not significant (RT=0.6, p=0.43). Turning angles were similarly increased in both juveniles and adult non-breeders (RD=3.46, p=0.06).

Influence of oceanic currents on bird travel trajectories

The average speed of the Antarctic Circumpolar Current (ACC) was low (0.11±0.11 $m \cdot s^{-1}$) in comparison with the travel speed of both adult and juvenile birds (~1.1+/-0.2 m.s-1). While the ACC generally flows eastwards, king penguins mainly moved towards the west, (Figure 2). However, despite its general eastward flow direction, at a finer scale, the ACC shows a complex circulation pattern, consisting of meanders and eddies (Figure 2). Penguins adjusted their travel trajectories according to the direction and the speed of local currents (Figure 3, Table S2). Current speed at the location where penguins travelled, was on average 1.47 times higher than at any other point within a radius of 60 km around that location (for both juveniles and non-breeders, regardless of current direction, LME: slope=1.47+/-0.05, t=28.7, p<0.01, Figure 2).

Our fine scale analysis of penguin orientation relative to current direction showed that birds equally swam with (downstream) or against (up-stream or cross current) the current, and this was true for both juveniles and adult non-breeders and did not differ between seasons (Table 2, Figure 3). Similarly, most penguins (throughout all seasons) adjusted their headings continuously in relation to current speed and direction (Table S2, Figure S2). Hence, this strongly suggests that both adults and juveniles targeted currents and were able to make use of strong currents for their movements.

Travel speed in relation to oceanic variables

The effect of environmental variables on travel speed and, hence, foraging probability varied between life history stages and season (GAMMs analysis; Figure 4).

In summer, the SST, TKE and CHLA best explained the observed changes in travel speed for breeding adults. Adults breeders slowed down, when SST reached 5°C, when water masses were less productive (CHLA concentration, <0.11 mg.m-3) but dynamic (TKE>0.015 m^2/s^2; Figure S3; Table 3). By contrast, the travel speed of juveniles during summer was only marginally affected by SST (Table 3). However, juveniles also tended to slow their travel speed in 5°C waters.

In autumn, adult non-breeders slowed down in warmer water (>5 °C), while juveniles did not change their travel speed in relation to SST. However, both juveniles and adult non-breeders slowed their travel speed with increasing CHLA concentrations (Table 3).

Finally, in winter, non-breeders reduced their travel speed somewhat at deeper MLD, while there was no effect on juvenile travel speed. Adult non-breeders slowed travel speed in productive waters (Table 3), while juvenile speed was not affected by CHLA or MLD (Table 3).

Dive behaviour

Foraging and nycthemeral behaviour

In both juveniles and adult non-breeders most deep dives (> 50 m) occurred during daylight and twilight hours, while dives during the night were, in general, shallow (Figure 5). Dive depth of juveniles progressively increased over time (Table S3). However, throughout the recording period, juveniles never dived as deep as adult penguins (Figure 5). Adult non-breeders, during summer, systematically avoided the medium depth layer [20; 100 m], as soon as they left the colony (Figure 5). By contrast, juveniles frequented the medium depth layer in summer but switched to a bimodal depth distribution (i.e. also avoided the medium depth layer) at the beginning of the autumn.

Foraging areas

Clustering analysis revealed 5 behavioural modes for both juveniles and adult non-breeders (Table 4, Figure 6). The first cluster was interpreted as travelling because it was associated with shallow dive depth and fast travel speed. The second cluster was associated with a fast travel speed and deeper dives and, thus, was considered to represent prospecting. Average travel speed did not differ between juveniles and adults (3.8+/-0.6 km.h-1) (LME: $p>0.05$, Table S4). The three other clusters were characterized by a slow travel speed and significant diving activity and were, consequently, classified as foraging (separated by depth categories: shallow, medium, deep foraging; Table 4).

Dive depth and duration was consistently deeper and longer, respectively, in adult birds, when compared with juveniles (LME, $p<0.01$, Table S3 and S5). However, surface duration between dives did not differ between juveniles and adults (LME, $p>0.05$, Table S4). The main behavioural mode that juveniles engaged in was 'shallow foraging', while the equivalent for adult non-breeders was 'medium foraging' (Table 4). The 'shallow foraging' behaviour of juveniles mainly occurred in the vicinity of the Crozet archipelago, between the time of their departure to the end of the summer (Figure 6). Both juveniles and adult non-breeders used the 'deep foraging' mode as they moved further away from the colony at the beginning of the autumn (Figure 6). The 'deep foraging' mode was associated with lower SST and deeper MLD, when compared with the other modes (Table S6). Our clustering analysis revealed three main foraging zones for king penguins: the Antarctic Polar Front (APF) during the summer, the Southwest Indian Ridge (SWIR) during autumn, and the Northeast of Bouvet Island (NEBI) during the winter (Figure 6).

Discussion

To our knowledge this is the first study that (1) investigated both movement and diving behaviour of juvenile penguins during their first year at sea, and (2) simultaneously tracked adult birds for direct comparison. A tracking duration of up to ~300 days allowed to

study the ontogeny of juvenile foraging behaviour in great detail. In summary, our investigation showed the following: (1) Upon leaving their natal colony for the first time, juvenile king penguins dispersed over a very large area that included distinct oceanic regions, such as the PFZ, the AZ and the SACCZ. Juveniles eventually reached productive areas of the South Atlantic Ocean, situated to the West of the Crozet Archipelago (Figures 1 and 6). (2) During exploration, both juveniles and adults moved into the ACC but headed against the strong surface current (Figures 2, and 3). Turning angles were less pronounced in juveniles than adult birds. (3) Foraging areas, indicated by changes in travel speed, differed between juvenile and adult penguins. Importantly, juveniles' travel speed was slightly related to SST in summer, whereas adults slowed down in productive and dynamic waters (Figure 5). (4) Juveniles had a nocturnal diving activity since departure unlike the adults, diving in the MLD during daylight but dived at deeper depth after the end of the summer (Figure 5). (5) The association of foraging modes with productive areas (Antarctic Polar Front APF, South West Indian Ridge SWIR and North-East Bouvet Island NEBI, Figure 6) targeted by juveniles and also by non-breeders later in the season was pointed out by three foraging clusters.

1. **Dive depth, habitat segregation and foraging areas**

Dive depth

Juveniles had lower diving capacities especially in summer after their departure. Although they improved their diving skills with time they never reached totally the diving abilities of adults even after almost one year at sea (Orgeret et al. 2016). Thus juveniles can be considered as less efficient foragers (Le Vaillant et al. 2012).

Juveniles performed shallower dives at twilight and night, compared to deeper dives during the day. This suggests that juveniles tried to follow the nycthemeral behaviour of their prey (Wilson et al. 1993). They also adapted their diving depth to the thickness of the MLD

which increased with the seasons (Figures 5) as adults (Charrassin et al. 2002). Furthermore, they were also able to dive deeper at night (maximum observed of 106 m deep, Figure 5) than adults that remain close to the surface at night (Shiomi et al. 2016). Overall, this strongly suggests that juveniles improved their diving and foraging skills with time. They probably had to compensate foraging at lower depth during the day by increasing their foraging activity at night. The feeding success associated to deep dives after their departure could thus be critical to their survival before the onset of the autumn season (Orgeret et al. 2016) which corresponds to the decrease of myctophid availability (Koslov et al. 1991).

Habitat segregation

The habitat used by juvenile king penguins during the summer was in the direct vicinity of the APF (Figure 1 and 6), which is the main foraging zone for a large number of marine predators (Bost et al. 2009), including breeding king penguins (Bost et al. 2015, and this study). Juvenile birds prospected over a large surface area in the vicinity of the APF during summer, where resource availability is high (Bost et al. 2009). During this period, juveniles might have followed adult breeders, departing from the colony, to reach this profitable foraging zone. At the end of the summer, juveniles moved westward (Figure 1b), presumably because of a decline in food resources at the PFZ. Such resource decline might be explained by intraspecific competition and/or a vertical migration of prey to greater depth, reducing prey availability. The movement of juvenile king penguins at the end of the summer might have also been motivated by the urge to occupy vacant foraging habitat, leading, in turn, to a niche segregation between juveniles and breeding adults, which can be observed in many species (Gandon and Michalakis 2001). Interestingly, during autumn, adult non-breeders also moved towards the west and foraged in the same general area compared as the juveniles (South West Indian Ridge, SWIR) (Figure 1 and 6). Like juveniles, adult non-breeders are not constrained by the requirement to return frequently to the colony to provide food for the chick. Hence,

non-breeders are also free to roam over a greater area and reach more profitable foraging areas, thereby avoiding potential competition with breeding adults that have to remain within the vicinity of the colony.

Foraging areas

The productivity of the SWIR is likely associated with the interactions between local bathymetry and currents in that area (Ansorge and Lutjeharms 2003). A number of studies have reported the importance of this area, located between [25;30 °E] and [55;50 °S], for the foraging of marine top predators, such as penguins and pinnipeds that breed on Marion Island (Tosh et al. 2015, Pistorius et al. 2017) and also for whales (Fossette et al. 2014).

During winter, juvenile penguins continued their westward movement and reached another important foraging area to the north-east of Bouvet Island (NEBI, Figure 6). The NEBI area has also been shown to be of importance for the foraging of marine predators, such as penguins, fur seals (Blanchet et al. 2013), whales (Rosenbaum et al. 2014) and petrels (Cherel et al. 2016). By contrast, even though adult non-breeders also foraged mainly at the PFZ and AZ (Table 1), they did not move as far west as the SWIR. Furthermore, two adults went as far north as the SAF, where they dived to greater depth (Figure 7). Previously, both breeders and failed breeders have also been reported to forage within the AZ during winter (Bost et al. 2004, Cherel et al. 2018).

In our study, adult non-breeders show more turning angles at finer scales and slowed down more frequently than juveniles when they were in areas of high productivity. This could indicate that juveniles are not able yet to fully take advantage of environmental cues. The lower at-sea skills of juveniles may be the result of a lower foraging efficiency, and may partially explain the tendency to continue their exploratory behaviour further west. Certainly, time constraints might also differ between adult non-breeders and juveniles, and explain the

greater spread of juveniles. While non-breeders will have to return to their colony, if they are to breed the following season, juveniles can roam the oceans for years, before reaching sexual maturity. Nonetheless, juveniles will also have to return to land for their annual moult.

2. Exploration, orientation and navigation strategies

Use of currents

Our fine scale analysis concerning penguin orientation and navigation revealed that the trajectories of both juvenile and non-breeding adults were correlated with the underlying geostrophic currents. That animals make use of these currents has already been demonstrated for breeding king penguins (Cotté et al. 2007) and for a number of marine species, such as sea turtles, sharks and fish (Chapman et al. 2011). Penguins seem to take advantage of these currents, despite the fact that current speed is small in comparison with the self-propelled speed of penguins. Hence, penguins should easily be able to swim against such currents. In fact, both juvenile and adult penguins made use of both upstream (swimming against) and downstream strategies (swimming with) that depended on the speed and the direction of the underlying current. For example, penguins headed systematically against strong currents (i.e. facing the ACC, Figure 3 and S2). This suggests that individuals are able to detect current orientation and move within the current. The use of an upstream strategy has also been suggested for foraging king penguins that breed on Marion Island (Pistorius et al. 2017), juvenile king penguins that leave South Georgia (Pütz et al. 2014), and for juvenile, dispersing sea turtles (Galli et al. 2012), as well as juvenile southern elephant seals (Tosh et al. 2015). Potentially, penguins might be able to make use of currents as a compass, allowing them to orient themselves. A similar function has been attributed to the wind in case of flying seabirds, such as streaked shearwaters *Calonectris leucomelas* (Goto et al. 2017). However it is unknown how marine animals sense currents without a referential view point (Chapman et al. 2011). A recent study showed that penguins can detect dimethyl sulphide (DMS) on land,

suggesting that they might also be able to use DMS as a foraging cue at sea, as has been shown for procellariiform seabirds (Amo et al. 2013). Hence, while the olfactory capabilities of penguins are still debated (Lu et al. 2016), it might be possible that currents relay olfactory information from areas of high productivity (Pütz et al. 2014).

Seasonal change in orientation patterns

After a general southward movement from Crozet, juvenile penguins moved westward in a synchronous way in March, i.e. at the beginning of autumn. The potential signal inducing such change in movement direction might be a change in day length, suggesting that birds can sense the photoperiod (Bonadonna et al. 2003). For orientation, penguins may also be able to use the sun, and the constellation of stars as a compass (Bonadonna et al. 2003). The Earth magnetic field may also serve as a compass and enable navigation, especially during longitudinal migration in the Southern Ocean, where isodynamic lines are quasi-parallel (Chernetsov 2016). However, the existence of such an innate navigational map has never been demonstrated. More likely, juveniles are able to find their specific autumn and winter foraging grounds by using an innate spatio-temporal compass ("clock and compass" concept, Gwinner and Wiltschko 1978). Migration or dispersion directions have been shown to be partially pre-determined in a number of species, for example in juvenile flying seabirds (de Grissac et al. 2016), sea turtles (Scott et al. 2014) and insects (Mouritsen et al. 2013). Overall, the various hypotheses (using currents, the sun, magnetic and innate compasses, and spatial learning) are not mutually exclusive and a combination of these potential mechanisms might be the most plausible explanation for the orientation and navigation capabilities of juvenile king penguins.

3. **Movement patterns and its implications for penguin evolution**

Survival at sea

During their early life at sea, juvenile king penguins face a multitude of challenges concerning the development of sufficient behavioural and physiological capacities. It has been suggested that this initial period of their oceanic existence is energetically challenging (Enstipp et al. 2017) and might lead to an increased mortality, especially during the beginning of autumn (Orgeret et al. 2016). This suggests that reaching the profitable autumn and winter foraging areas (SWIR and NBEI) is critical for juvenile survival. Finding these important areas might explain the relatively high survival rate of juvenile king penguins at sea (~80%; Saraux et al. 2011). In comparison, the survival rate of juvenile emperor penguins *Atpenodytes forsteri*, is considerably less (~40%; Abadi et al. 2017). Interestingly, juvenile emperor penguins also target the AZ and PFZ during their first months of migration (e.g. Thiebot et al. 2013), underlining the importance of these areas for the two *Aptenodytes* species during summer.

Exploratory and innate orientation behaviour

During winter, profitable foraging areas were also used, in part by adult non-breeders, though they arrived their later in the season. This suggests that juvenile penguins did not follow the adults to reach these areas. Our results also showed that changes in habitat use were consistent over time (over 2 years), for both adults and juveniles. Travel trajectories of juveniles were direct and synchronised, similar to the situation reported for juvenile king penguins from South Georgia and the Falkland Islands (Pütz et al. 2014) and for juvenile elephant seals (Tosh et al. 2015). Overall, this suggests that the first dispersion in king penguins is, at least partially, based on innate behaviour and independent of a learning process. This dispersive strategy may be the result of natural selection, with currents, the sun, and magnetic fields providing cues that allow birds to adjust their trajectories.

However, juveniles displayed vagrant behaviour during their dispersion to a much greater extent than adults did. Hence, juveniles did not adjust their speed in accordance with oceanic

features and their overall dispersion range was considerably larger than that of adult birds, with less turning angles. Overall, the movement patterns of king penguins during their first year at sea fall somewhere between the two following extremes: (1) a strictly exploratory or nomadic behaviour on the one hand and (2) a truly migratory behaviour, characterized by straight movements along a corridor, with animals reaching well defined wintering areas (Jonzén et al. 2011). The exploratory behaviour of juvenile king penguins might be important for individual and, ultimately, population survival, since it might enable birds to learn the spatial position of important foraging zones far away from their breeding sites. Adult non-breeders also reached these zones, and might have learned navigation to these zones during their first year of life at sea (Guilford et al. 2011). In this context, it would be extremely interesting to monitor juveniles during their second or third year at sea, to determine the importance of a learning process for the establishment of movement and migration patterns (Scott et al. 2014). Ideally, homing and cross fostering experiments with birds from other Sub-Antarctic islands (Kerguelen, Heard, Macquarie, Marion and Prince Edwards islands, Falkland and South Georgia) will permit to test the "clock and compass" hypothesis.

Evolutionary implications

The exploratory behaviour we observed in our juvenile king penguins from the Crozet Archipelago might be typical for juveniles of this species in general. Clucas and colleagues found that genetic differentiation among king penguin colonies in the sub-Antarctic is small, despite the great distances between them, suggesting that dispersal between islands is frequent (Clucas et al. 2016). The exploratory behaviour of our juveniles might be rooted in the past and reflect inherited ancestral behaviour. During the last glaciation period, which ended ~18,000 years ago, presumably few refuges existed for king penguins (e.g. Gough Island, the Falkland Islands and New Zealand), which require land free of ice to breed. Hence, the far

roaming exploratory behaviour observed in our juveniles, might be associated with ancestral movement patterns. At the end of this last glaciation period, when the climate warmed, king penguin population size increased drastically, as the retreating sea ice opened up new breeding sites and migration corridors for new feeding areas (Trucchi et al. 2014).

Conclusions

The dispersal and survival of juveniles is of key importance for the future development of a population. To anticipate the consequences of rapid climate change on king penguin population development, a clear understanding of juvenile dispersal and their use of winter foraging grounds is critical. Position of the Antarctic Polar Front, a foraging area of great importance for king penguins during the summer, is predicted to shift south during the coming decades, due to ocean warming (Péron et al. 2012). Understanding how juvenile foraging habitats will change over the next century is crucial. Further studies should evaluate, if penguins are able to adjust their winter foraging movements, when facing such rapid change, as predetermined, rigid movement patterns might lead populations into an ecological trap (Sherley et al. 2017).

Bibliography

Abadi, F., C. Barbraud, and O. Gimenez. 2017. Integrated population modeling reveals the impact of climate on the survival of juvenile emperor penguins. Global Change Biology 23:1353–1359.

Amo, L., M. Á. Rodríguez-Gironés, and A. Barbosa. 2013. Olfactory detection of dimethyl sulphide in a krill-eating Antarctic penguin. Marine Ecology Progress Series 474:277–285.

Ansorge, I. J., and J. R. E. Lutjeharms. 2003. Eddies originating at the South-West Indian Ridge. Journal of Marine Systems 39:1–18.

Annexes

Baker, R. 1978. Evolutionary ecology of animal migration. Holmes & Meier Publishers.

Bivand, R., N. Lewin-Koh, E. Pebesma, E. Archer, A. Baddeley, N. Bearman, H.-J. Bibiko, S. Brey, J. Callahan, G. Carrillo, S. Dray, D. Forrest, M. Friendly, P. Giraudoux, D. Golicher, V. G. Rubio, P. Hausmann, K. O. Hufthammer, T. Jagger, K. Johnson, S. Luque, D. MacQueen, A. Niccolai, E. Pebesma, O. P. Lamigueiro, T. Short, G. Snow, B. Stabler, M. Stokely, and R. Turner. 2017. maptools: Tools for Reading and Handling Spatial Objects.

Blanchet, M.-A., M. Biuw, G. G. Hofmeyr, P. N. de Bruyn, C. Lydersen, and K. M. Kovacs. 2013. At-sea behaviour of three krill predators breeding at Bouvetøya—Antarctic fur seals, macaroni penguins and chinstrap penguins. Marine Ecology Progress Series 477:285–302.

Blanchet, M.-A., C. Lydersen, R. A. Ims, and K. M. Kovacs. 2016. Making it through the first year: Ontogeny of movement and diving behavior in harbor seals from Svalbard, Norway. Marine Mammal Science.

Bonadonna, F., S. Benhamou, and P. Jouventin. 2003. Orientation in "Featureless" Environments: The Extreme Case of Pelagic Birds. Pages 367–377 Avian Migration. Springer, Berlin, Heidelberg.

Bost, C. A., J. B. Charrassin, Y. Clerquin, Y. RopertCoudert, and Y. L. Maho. 2004. Exploitation of distant marginal ice zones by king penguins during winter. Marine Ecology Progress Series 283:293–297.

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

Bost, C. A., C. Cotté, P. Terray, C. Barbraud, C. Bon, K. Delord, O. Gimenez, Y. Handrich, Y. Naito, C. Guinet, and H. Weimerskirch. 2015. Large-scale climatic anomalies

affect marine predator foraging behaviour and demography. Nature Communications 6:8220.

Bost, C.-A., K. Delord, C. Barbraud, Y. Cherel, K. Pütz, C. Cotté, C. Péron, and H. Weimerskirch. 2013. King Penguin. Penguins–Natural History and Conservation. University of Washington Press, Seattle USA:7–21.

Brooke, M. de L. 2004. The food consumption of the world's seabirds. Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences 271:S246–S248.

Calenge, C. 2006. The package "adehabitat" for the R software: A tool for the analysis of space and habitat use by animals. Ecological Modelling 197:516–519.

Chapman, J. W., R. H. G. Klaassen, V. A. Drake, S. Fossette, G. C. Hays, J. D. Metcalfe, A. M. Reynolds, D. R. Reynolds, and T. Alerstam. 2011. Animal Orientation Strategies for Movement in Flows. Current Biology 21:R861–R870.

Charrassin, J.-B., Y. L. Maho, and C.-A. Bost. 2002. Seasonal changes in the diving parameters of king penguins (Aptenodytes patagonicus). Marine Biology 141:581–589.

Cherel, Y., C. Parenteau, P. Bustamante, and C.-A. Bost. 2018. Stable isotopes document the winter foraging ecology of king penguins and highlight connectivity between subantarctic and Antarctic ecosystems. Ecology and Evolution:n/a-n/a.

Cherel, Y., P. Quillfeldt, K. Delord, and H. Weimerskirch. 2016. Combination of At-Sea Activity, Geolocation and Feather Stable Isotopes Documents Where and When Seabirds Molt. Frontiers in Ecology and Evolution 4.

Chernetsov, N. S. 2016. Orientation and navigation of migrating birds. Biology Bulletin 43:788–803.

Clucas, G. V., J. L. Younger, D. Kao, A. D. Rogers, J. Handley, G. D. Miller, P. Jouventin, P. Nolan, K. Gharbi, K. J. Miller, and T. Hart. 2016. Dispersal in the sub-Antarctic: king

penguins show remarkably little population genetic differentiation across their range. BMC Evolutionary Biology 16:211.

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

Debeffe, L., N. Morellet, B. Cargnelutti, B. Lourtet, A. Coulon, J. M. Gaillard, R. Bon, and A. J. M. Hewison. 2013. Exploration as a key component of natal dispersal: dispersers explore more than philopatric individuals in roe deer. Animal Behaviour 86:143–151.

Descamps, S., M. Gauthier-Clerc, J.-P. Gendner, and Y. Le Maho. 2002. The annual breeding cycle of unbanded king penguins Aptenodytes patagonicus on Possession Island (Crozet). Avian Science 2:87–98.

Dingle, H., and V. A. Drake. 2007. What Is Migration? BioScience 57:113–121.

Dukas, R., and J. M. Ratcliffe. 2009. Cognitive Ecology II. University of Chicago Press, Chicago, IL.

Enstipp, M. R., C.-A. Bost, C. L. Bohec, C. Bost, Y. L. Maho, H. Weimerskirch, and Y. Handrich. 2017. Apparent changes in body insulation of juvenile king penguins suggest an energetic challenge during their early life at sea. Journal of Experimental Biology 220:2666–2678.

Fossette, S., M.-P. Heide-Jørgensen, M. V. Jensen, J. Kiszka, M. Bérubé, N. Bertrand, and M. Vély. 2014. Humpback whale (Megaptera novaeangliae) post breeding dispersal and southward migration in the western Indian Ocean. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 450:6–14.

Freitas, C., C. Lydersen, M. A. Fedak, and K. M. Kovacs. 2008. A simple new algorithm to filter marine mammal Argos locations. Marine Mammal Science 24:315–325.

Galli, S., P. Gaspar, S. Fossette, B. Calmettes, G. C. Hays, J. R. E. Lutjeharms, and P. Luschi. 2012. Orientation of migrating leatherback turtles in relation to ocean currents. Animal Behaviour 84:1491–1500.

Gandon, S., and Y. Michalakis. 2001. Multiple causes of the evolution of dispersal. Dispersal. Oxford University Press, Oxford:155–167.

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

Goto, Y., K. Yoda, and K. Sato. 2017. Asymmetry hidden in birds' tracks reveals wind, heading, and orientation ability over the ocean. Science Advances 3:e1700097.

de Grissac, S., L. Börger, A. Guitteaud, and H. Weimerskirch. 2016. Contrasting movement strategies among juvenile albatrosses and petrels. Scientific Reports 6.

Guilford, T., R. Freeman, D. Boyle, B. Dean, H. Kirk, R. Phillips, and C. Perrins. 2011. A Dispersive Migration in the Atlantic Puffin and Its Implications for Migratory Navigation. PLOS ONE 6:e21336.

Gwinner, E., and W. Wiltschko. 1978. Endogenously controlled changes in migratory direction of the garden warbler,<Emphasis Type="Italic">Sylvia borin</Emphasis>. Journal of comparative physiology 125:267–273.

Hazen, E., S. Maxwell, H. Bailey, S. Bograd, M. Hamann, P. Gaspar, B. Godley, and G. Shillinger. 2012. Ontogeny in marine tagging and tracking science: technologies and data gaps. Marine Ecology Progress Series 457:221–240.

Jonzén, N., E. Knudsen, R. D. Holt, and B. Sæther. 2011. Uncertainty and predictability: the niches of migrants and nomads. Pages 90–109 *in* E. J. Milner-Gulland, J. M. Fryxell, and A. R. E. Sinclair, editors. Animal Migration. Oxford University Press.

Jorgensen, S. J., N. S. Arnoldi, E. E. Estess, T. K. Chapple, M. Rückert, S. D. Anderson, and B. A. Block. 2012. Eating or Meeting? Cluster Analysis Reveals Intricacies of White Shark (Carcharodon carcharias) Migration and Offshore Behavior. PLOS ONE 7:e47819.

Koslov, A. N., K. V. Shust, and A. V. Zemsky. 1991. Seasonal and interannual variability in the distribution of Electrona carlsbergi in the southern Polar Front area. Selected Scientific Paper from the Committee for the Conservation of Antarctic Living Resources (CCAMLR), Hobart:320–337.

Lack, D. L. 1954. The natural regulation of animal numbers. Oxford University Press, London, UK.

Le Vaillant, M., R. P. Wilson, A. Kato, C. Saraux, N. Hanuise, O. Prud'Homme, Y. Le Maho, C. Le Bohec, and Y. Ropert-Coudert. 2012. King penguins adjust their diving behaviour with age. Journal of Experimental Biology 215:3685–3692.

Levitis, D. A. 2011. Before senescence: the evolutionary demography of ontogenesis. Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences 278:801–809.

Lu, Q., K. Wang, F. Lei, D. Yu, and H. Zhao. 2016. Penguins reduced olfactory receptor genes common to other waterbirds. Scientific Reports 6:31671.

Marchetti, K., and T. Price. 1989. Differences in the Foraging of Juvenile and Adult Birds: The Importance of Developmental Constraints. Biological Reviews 64:51–70.

Martin, K. 1995. Patterns and Mechanisms for Age-dependent Reproduction and Survival in Birds. American Zoologist 35:340–348.

Mouritsen, H., R. Derbyshire, J. Stalleicken, O. Ø. Mouritsen, B. J. Frost, and D. R. Norris. 2013. An experimental displacement and over 50 years of tag-recoveries show that monarch butterflies are not true navigators. Proceedings of the National Academy of Sciences 110:7348–7353.

Orgeret, F., H. Weimerskirch, and C.-A. Bost. 2016. Early diving behaviour in juvenile penguins: improvement or selection processes. Biology Letters 12:20160490.

Orsi, A. H., T. Whitworth, and W. D. Nowlin. 1995. On the meridional extent and fronts of the Antarctic Circumpolar Current. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers 42:641–673.

Péron, C., H. Weimerskirch, and C.-A. Bost. 2012. Projected poleward shift of king penguins' (Aptenodytes patagonicus) foraging range at the Crozet Islands, southern Indian Ocean. Proc. R. Soc. B 279:2515–2523.

Pewsey, A., M. Neuhäuser, and G. D. Ruxton. 2013. Circular statistics in R. Oxford University Press.

Phillips, R., S. Lewis, J. González-Solís, and F. Daunt. 2017. Constraint, compromise and carry-over: causes and consequences of individual variability and specialization in foraging and migration patterns of seabirds. Marine Ecology Progress Series 578.

Pinheiro, J., Douglas Bates (up to, Saikat DebRoy, Deepayan, Eispack, Siem Heisterkamp (Author fixed, and Bert Van Willigen (Programmer fixed. 2017. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models.

Pistorius, P., M. Hindell, R. Crawford, A. Makhado, B. Dyer, and R. Reisinger. 2017. At-sea distribution and habitat use in king penguins at sub-Antarctic Marion Island. Ecology and Evolution:n/a-n/a.

Ponganis, P. J., L. N. Starke, M. Horning, and G. L. Kooyman. 1999. Development of diving capacity in emperor penguins. Journal of Experimental Biology 202:781–786.

Pütz, K., P. N. Trathan, J. Pedrana, M. A. Collins, S. Poncet, and B. Lüthi. 2014. Post-Fledging Dispersal of King Penguins (Aptenodytes patagonicus) from Two Breeding Sites in the South Atlantic. PLoS ONE 9:e97164.

Rosenbaum, H. C., S. M. Maxwell, F. Kershaw, and B. Mate. 2014. Long-Range Movement of Humpback Whales and Their Overlap with Anthropogenic Activity in the South Atlantic Ocean. Conservation Biology 28:604–615.

Saraux, C., V. A. Viblanc, N. Hanuise, Y. Le Maho, and C. Le Bohec. 2011. Effects of Individual Pre-Fledging Traits and Environmental Conditions on Return Patterns in Juvenile King Penguins. PLoS ONE 6:e20407.

Scott, R., R. Marsh, and G. C. Hays. 2014. Ontogeny of long distance migration. Ecology 95:2840–2850.

Sherley, R. B., K. Ludynia, B. M. Dyer, T. Lamont, A. B. Makhado, J.-P. Roux, K. L. Scales, L. G. Underhill, and S. C. Votier. 2017. Metapopulation Tracking Juvenile Penguins Reveals an Ecosystem-wide Ecological Trap. Current Biology 27:563–568.

Shiomi, K., K. Sato, Y. Handrich, and C. A. Bost. 2016. Diel shift of king penguin swim speeds in relation to light intensity changes. Marine Ecology Progress Series 561:233–243.

Stamps, J. A., and R. R. Swaisgood. 2007. Someplace like home: Experience, habitat selection and conservation biology. Applied Animal Behaviour Science 102:392–409.

Stevick, P. T., B. J. McConnell, and P. S. Hammond. 2002. Patterns of movement. Marine mammal biology: An evolutionary approach:185–216.

Thiebot, J.-B., A. Lescroël, C. Barbraud, and C.-A. Bost. 2013. Three-dimensional use of marine habitats by juvenile emperor penguins Aptenodytes forsteri during post-natal dispersal. Antarctic Science 25:536–544.

Tosh, C. A., P. J. N. de Bruyn, J. Steyn, H. Bornemann, J. van den Hoff, B. S. Stewart, J. Plötz, and M. N. Bester. 2015. The importance of seasonal sea surface height anomalies for foraging juvenile southern elephant seals. Marine Biology 162:2131–2140.

Trucchi, E., P. Gratton, J. D. Whittington, R. Cristofari, Y. L. Maho, N. C. Stenseth, and C. L. Bohec. 2014. King penguin demography since the last glaciation inferred from genome-wide data. Proc. R. Soc. B 281:20140528.

Venables, H., M. P. Meredith, A. Atkinson, and P. Ward. 2012. Fronts and habitat zones in the Scotia Sea. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography 59–60:14–24.

Whitehead, T. O., A. Kato, Y. Ropert-Coudert, and P. G. Ryan. 2016. Habitat use and diving behaviour of macaroni Eudyptes chrysolophus and eastern rockhopper E. chrysocomefilholi penguins during the critical pre-moult period. Marine Biology 163:19.

Williams, T. D. 1995. The penguins: Spheniscidae. Oxford University Press, USA.

Wilson, R. P. 2004. Antennae on transmitters on penguins: balancing energy budgets on the high wire. Journal of Experimental Biology 207:2649–2662.

Wilson, R., K. Puetz, C. Bost, B. Culik, R. Bannasch, T. Reins, and D. Adelung. 1993. Diel Dive Depth in Penguins in Relation to Diel Vertical Migration of Prey - Whose Dinner by Candlelight. Marine Ecology Progress Series 94:101–104.

Wunderle, J. M. 1991. Age-specific foraging proficiency in birds. Pages 273–324 Current ornithology. Plenum Press. Plenum Press, New York, NY.

Annexes

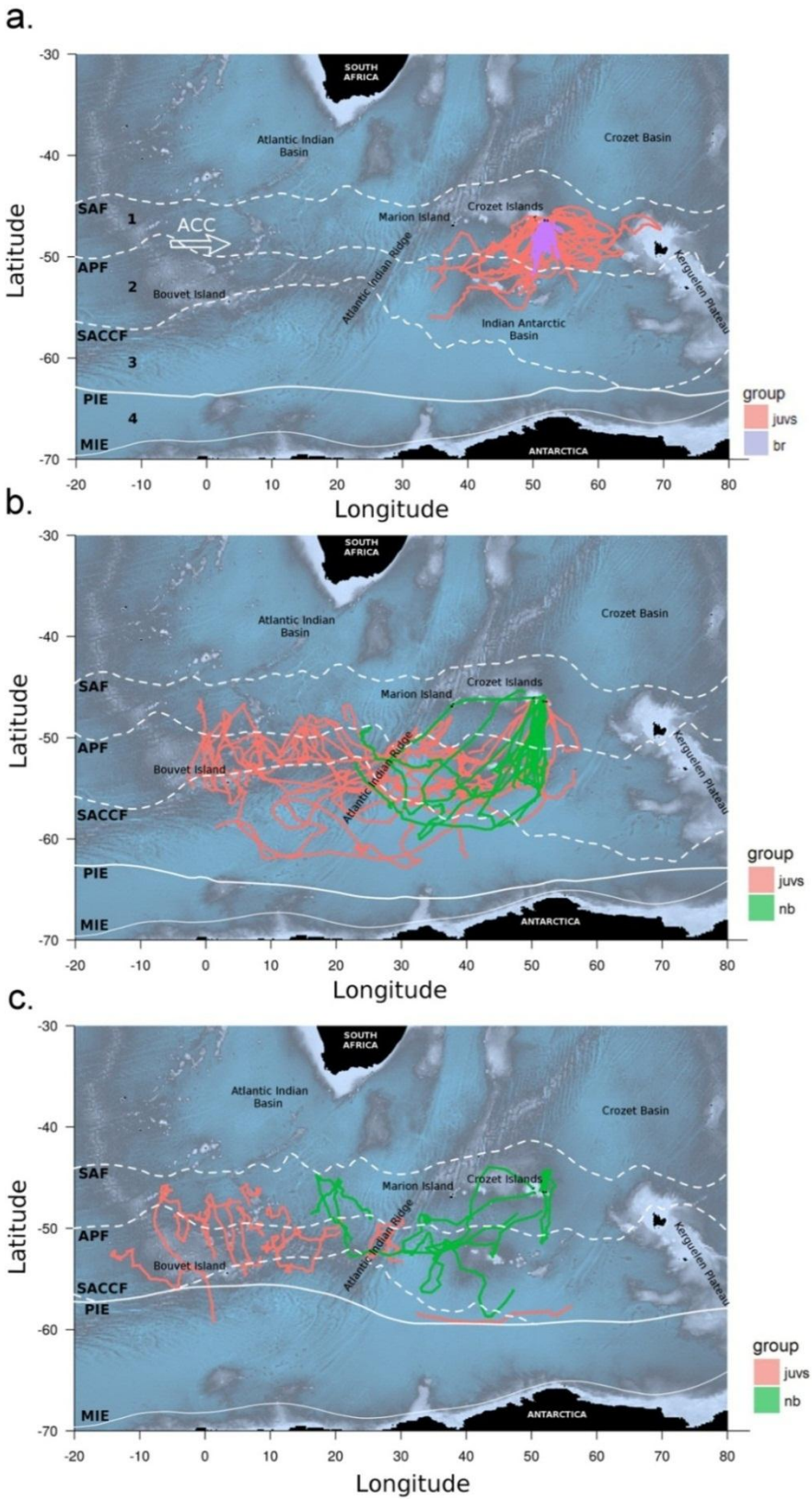


Figure 1: Movement tracks of king penguins (juveniles (juvs), adult breeders (br) and adult non-breeders (nb) satellite-tracked across seasons (a: Summer, b: Autumn, c: Winter). The seasonal mean positions of the main oceanic fronts within the area are indicated by dashed lines: the Sub-Antarctic Front (SAF), the Antarctic Polar Front (APF) and the Southern Antarctic Circumpolar Front (SACCF). Solid lines represent the mean positions of the northern limits for the Pack Ice Extent (PIE) and the Minimal Ice Extent (MIE) in February. Numbers in (a) indicate the different zones delimited by oceanic fronts (1: Polar Frontal Zone (PFZ), 2: Antarctic Zone (AZ), 3: Southern Antarctic Circumpolar Zone (SACCZ), 4: Seasonal Pack-Ice Zone (SPIZ). Main direction of the Antarctic Circumpolar Current (ACC) is also indicated.

Table 1: Proportion of Argos locations (%) registered within the various bio-geographical zones, as defined by oceanic fronts and sea ice extent. These are from North to South: The Sub-Antarctic Zone (SAZ), Polar Frontal Zone (PFZ), Antarctic Zone (AZ), Southern Antarctic Circumpolar Zone (SACCZ) and the Seasonal Pack-Ice Zone (SPIZ). The number of individuals is indicated in brackets. See Table S1 for the % Kernel Overlap.

Group	SAZ	PFZ	AZ	SACCZ	SPIZ
breeders	-	99±2 (11)	4±1 (2)	-	-
juveniles	-	46±19 (17)	40±15 (17)	15±10 (15)	6±2 (2)
non-breeders	1 (1)	41±12 (6)	48±7 (6)	11±7 (6)	-

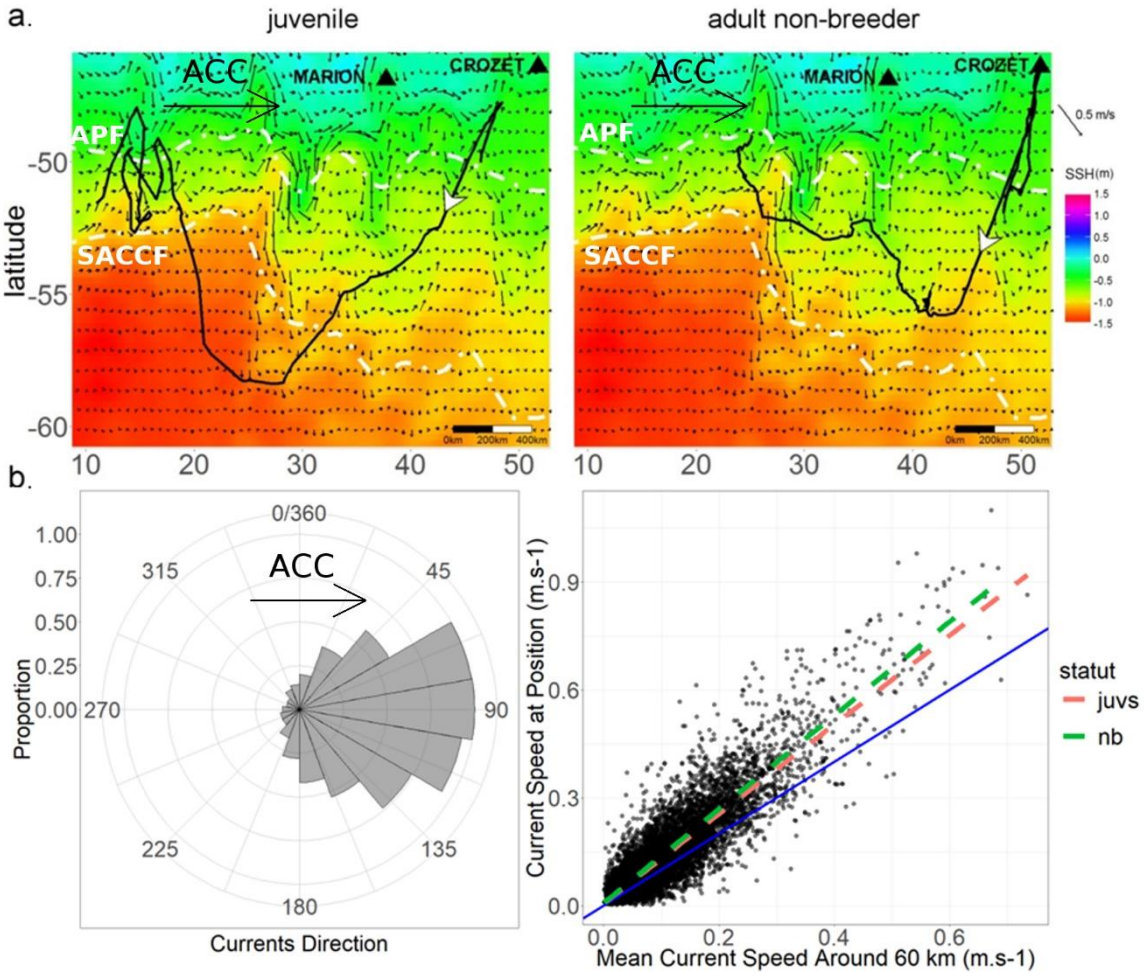


Figure 2: a. Maps showing the Sea Surface Height (SSH), average direction and velocity of ocean currents during autumn 2014. Superimposed are tracks from 2 king penguins (left: juvenile bird; right: adult non-breeder). The dashed lines represent main frontals zones, which were derived from SSH gradients. After departure from Crozet, the adult non-breeder initially returned to the island, before initiating its autumn journey to the West.

b. Left: Distribution of current directions in the concerned area, with 0/360 degrees indicating North. Right: Relationship between current speed at the position of birds (juvs = juveniles; nb = adult non-breeders) and mean current speed within a 60km

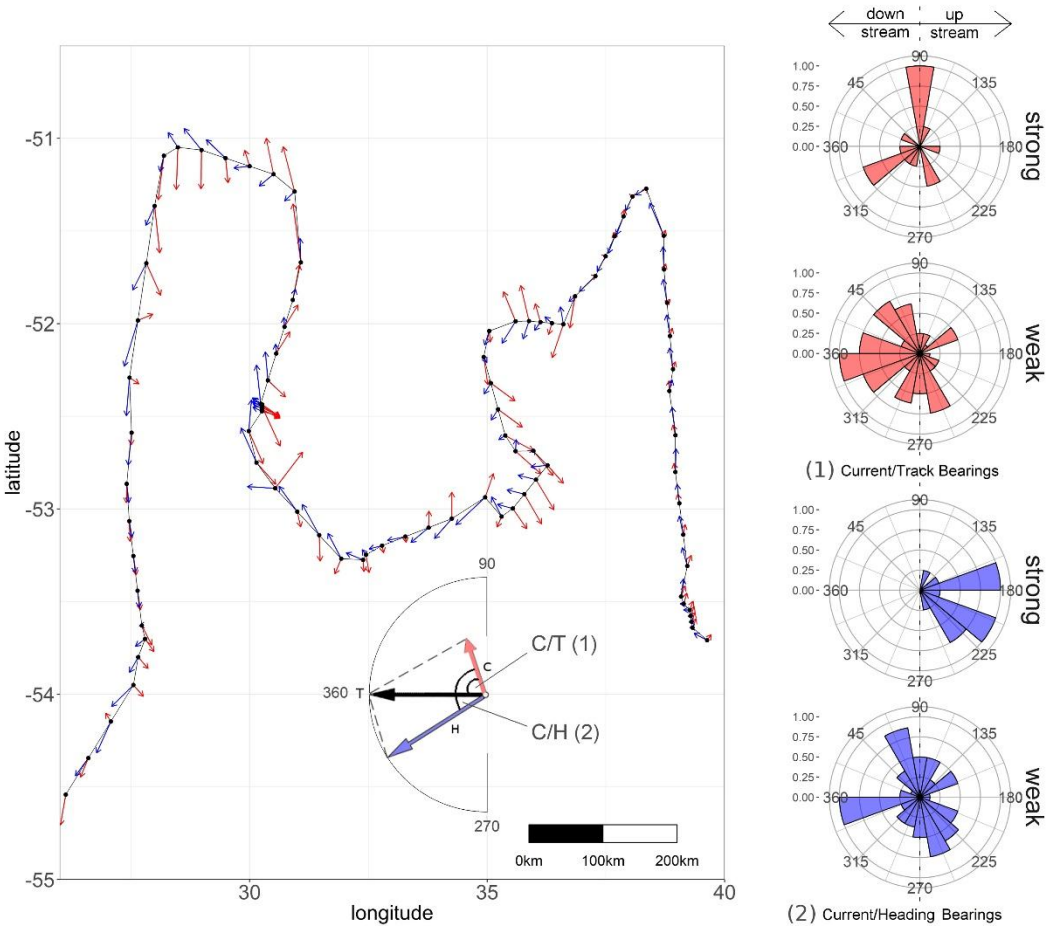


Figure 3: (a) Juvenile bird tracked over a period of 40 days. Shown are the daily locations (black dots) and the associated bird headings (blue) and current directions (red).

(b) Relative occurrence of bearings (difference between bird track and current direction; top) and headings (difference between bird heading [current corrected bird track] and current direction; bottom). 'Strong' indicates a bird travel speed that is low in comparison with current speed, while 'weak' indicates the opposite. Bearing values between 270° and 90° indicate a similar direction for both bird track and current (downstream orientation; red) or a similar direction for bird heading and current direction (blue). By contrast, bearings between 90° and 270° indicate an opposite direction for bird track and current (upstream orientation).

In the example shown in (a), the bird initially followed the (weak) current (downstream strategy; with bird bearing and track similar to current direction). When encountering a strong current, bird headings were against current direction [180°; 270°], resulting in a track of a cross-current direction (90°). This behaviour suggests that penguins are able to compensate the potential drift caused by encountered currents.

Annexes

Table 2: Relative proportion (%) of bird tracks associated with similar or opposing current directions across seasons. For adult birds, summer concerns only breeders, while autumn and winter only concerns non-breeders.

stage	current direction	summer	autumn	winter
juveniles	opposite	47	54	41
	similar	53	46	59
breeders and non-breeders	opposite	56	51	49
	similar	44	49	51

Table 3: Summary of model results (GAMMs) that best explain the deviance of daily travel speed (juvs: juveniles, br: breeder and nb: non-breeder) in relation to the retained environmental covariates (see supplementary for complete model selection and Figure S3 for the interaction between tke and chla in summer for adults).

Season	**Terms**	**edf**	**Ref.df**	**F**	**p-value**	**Dev. expl. (%)**
Summer	s(sst):statutbr	4.5	5.4	8.2	**0.000**	22.7
	s(sst):statutjuvs	3.1	3.9	2.7	**0.037**	
	te(chla,tke):statutbr	4.3	4.8	3.8	**0.005**	
	te(chla,tke):statutjuvs	3.0	3.0	2.0	0.107	
	s(lon,lat)	2.0	2.0	2.1	0.130	
	s(yr)	0.0	1.0	0.0	0.972	
	s(ids)	11.7	25.0	1.0	**0.004**	
Autumn	s(sst):statutjuvs	1.0	1.0	2.2	0.138	10.6
	s(sst):statutnb	3.9	4.7	4.3	**0.001**	
	s(chla):statutjuvs	1.5	1.8	6.4	**0.001**	
	s(chla):statutnb	1.8	2.1	12.5	**0.000**	
	s(lon,lat)	2.0	2.0	3.3	**0.036**	
	s(yr)	0.0	1.0	0.0	0.906	
	s(ids)	0.0	19.0	0.0	0.574	
Winter	s(mld):statutjuvs	1.0	1.0	2.1	0.151	17.0
	s(mld):statutnb	3.8	4.6	3.3	**0.009**	
	s(chla):statutjuvs	1.0	1.0	0.0	0.846	
	s(chla):statutnb	4.0	4.7	6.0	**0.000**	
	s(lon,lat)	2.0	2.0	2.9	0.059	
	s(yr)	0.0	1.0	0.0	0.915	
	s(ids)	6.4	15.0	1.0	**0.003**	

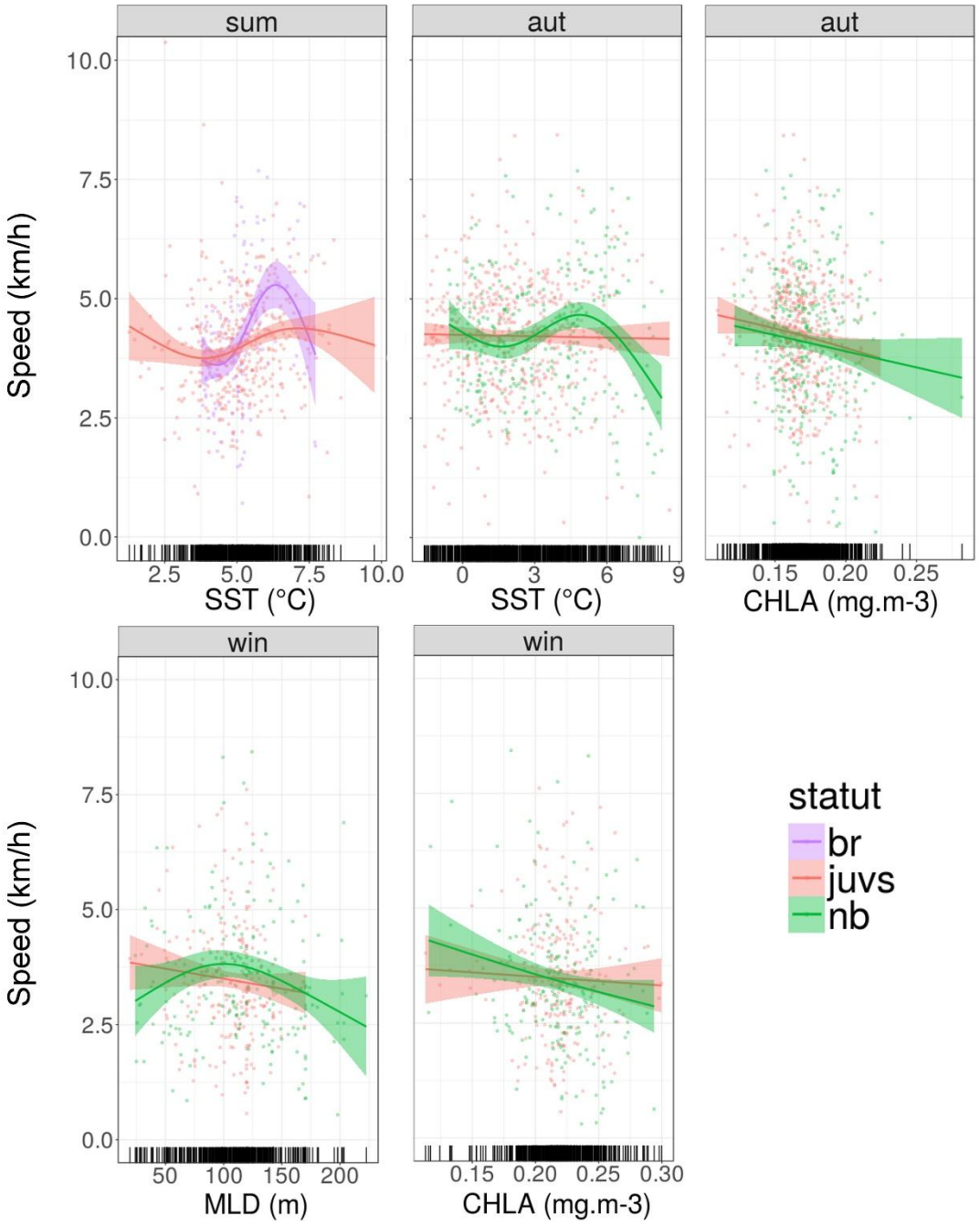


Figure 4: Relationships (based on GAMM estimates) between daily travel speeds (km/h) of king penguins (br: adult breeders, juvs: juveniles, nb: non-breeders) and various environmental variables (SST: Sea Surface Temperature, CHLA: Chlorophyll A concentration and MLD: Mixed Layer Depth) for different seasons (sum: summer, aut: autumn, win: winter).

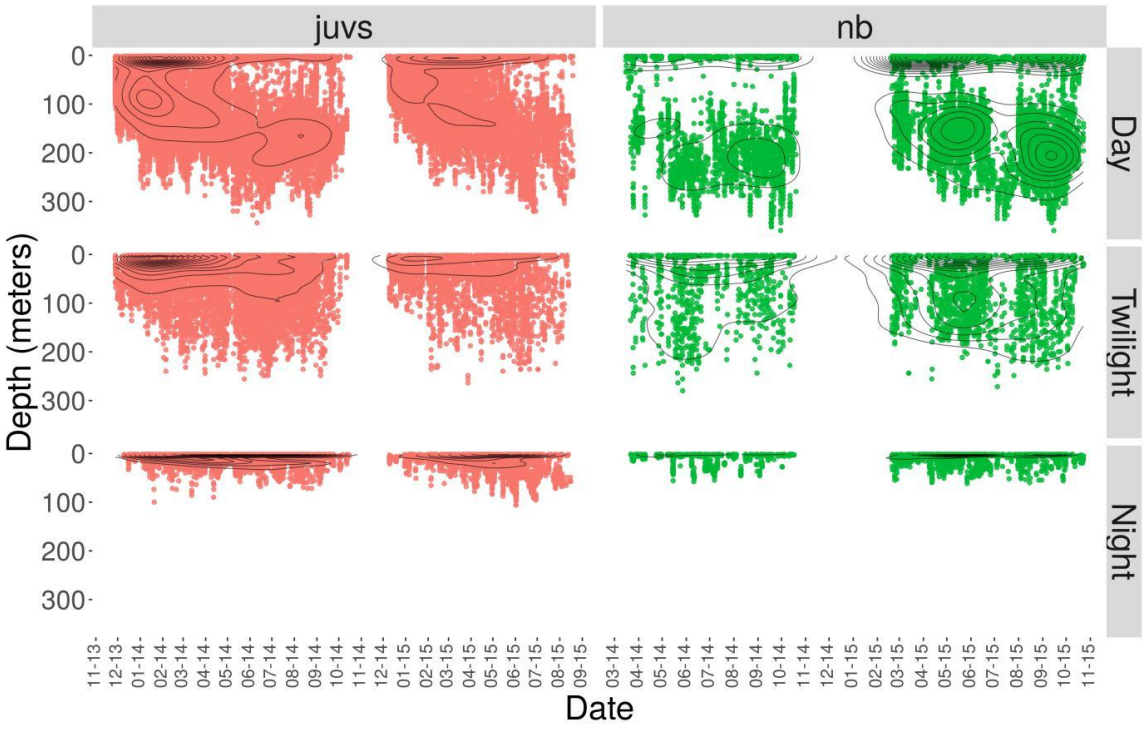


Figure 5: Scatterplots illustrating differences in mean dive depth between juveniles (juvs) and adults (nb = non-breeders) and the development over time, according to time of day (daylight, twilight, night). The latter was estimated according to Argos location. The black lines indicate the 2D kernel density estimation. Individuals differed between years (see Methods).

Table 4: Summary of dive behaviour and travel speed parameters according to behavioural cluster, for both juvenile and adult non-breeding king penguins (see supplementary for the complete statistical results).

Status	Clusters behavioural proxy	Depth (m)	Dive duration (sec)	Surface duration (sec)	Travel speed (km/h)	n	Frequency
juveniles	travelling	44	137	42	3.4	150	0.12
	prospecting	105	226	68	3.2	105	0.09
	shallow foraging	43	135	46	0.7	414	0.34
	medium foraging	94	211	71	0.6	319	0.26
	deep foraging	154	304	108	0.7	221	0.18
non-breeders	travelling	47	144	41	3.8	36	0.12
	prospecting	119	251	69	4.5	38	0.13
	shallow foraging	52	162	45	0.5	55	0.19
	medium foraging	129	257	73	0.9	99	0.34
	deep foraging	182	331	97	0.6	65	0.22

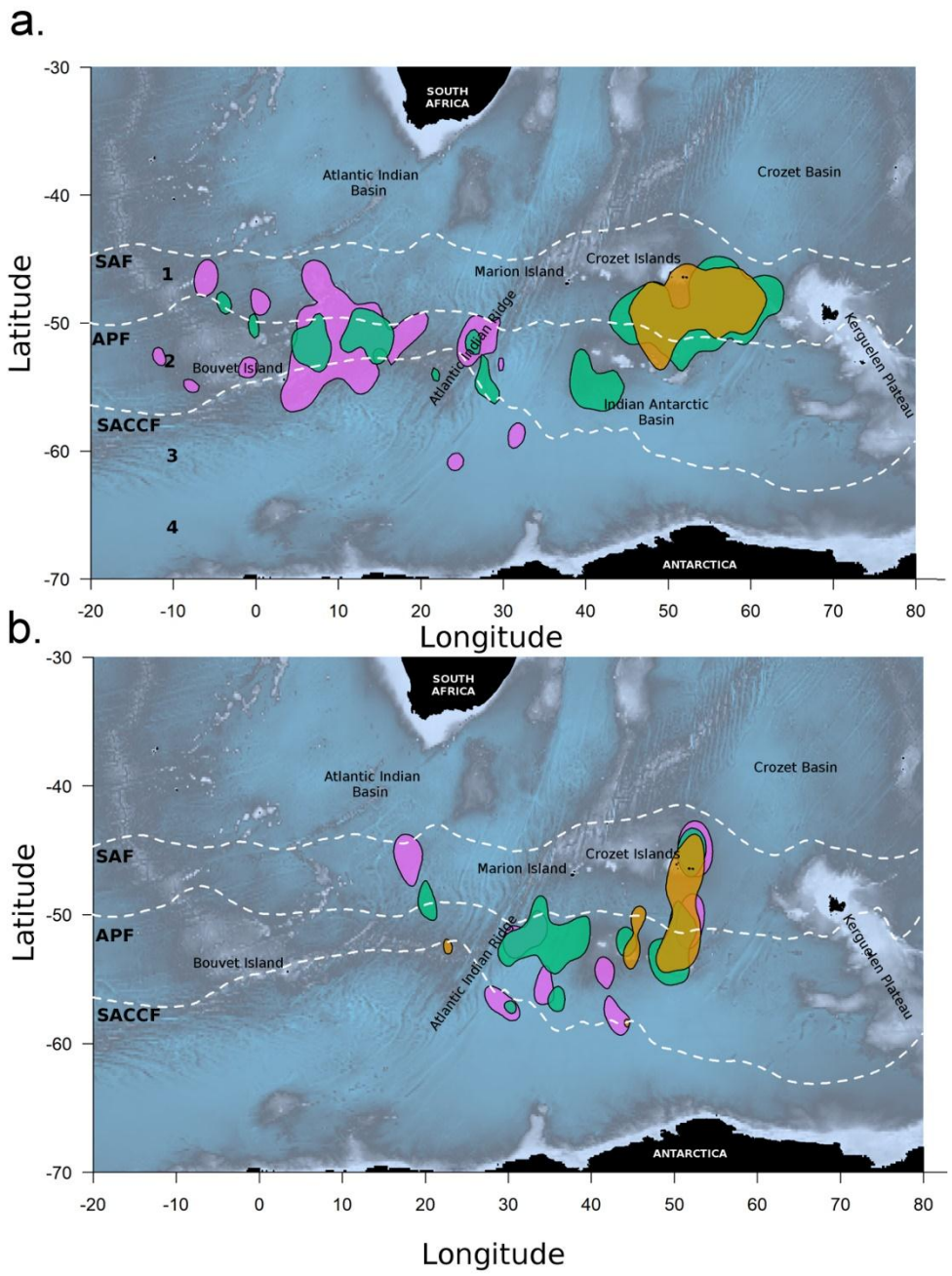


Figure 6: Main areas associated with 'Foraging Clusters' (50% KUD) : shallow foraging (orange), medium foraging (green) and deep foraging (purple), shown for juveniles (a) and for adult non-breeders (b). Both juveniles and adults dispersed towards the West. As they did, foraging clusters for both bird groups changed sequentially from shallow foraging to medium foraging and on to deep foraging. (see Figure S4 for the entire time-series and Table S6 for a summary of the environmental variables according to cluster area).

Annexes

Exploratory behaviour during early life: orientation, navigation and diving behaviour of juvenile king penguins

Orgeret, F., Peron, C., Delord K., Weimerskirch, H. & Bost C.A

Supplementary Material

Equipment

Individuals for tagging were randomly selected within the colony. Juveniles could be easily distinguished from adult penguins by their less bright and yellow auricular patches. Adult breeders were equipped just after the egg exchange with their respective partner. Adult non-breeders were birds that had just finished their late moult and could be recognized by their new plumage, that still had some old feathers remaining, particularly on the head. Neither the breeding history nor the age of these birds was known but their new plumage and the late timing of their moult strongly suggest that these birds were adults (>5 years old). Most likely these birds had either successfully bred during two consecutive seasons or failed late in their current breeding attempt.

Data formatting

Erroneous locations were filtered out using a speed filter (*vmask* function from the R package *argosfilter*, Freitas et al. 2008). The maximum travel speed was fixed to 14 $km.h^{-1}$ (Cotté et al. 2007). The speed filter process removed 16% (4,505) of all received Argos locations (27,727). Loggers were set to record three diving parameters (dive depth, dive duration and surface interval duration between dives) continuously during the transmission days but due to failed transmission the mean bout duration was 24.8±15.8 min [0.4 ; 150.5] with mean intervals between bouts of 49.0±88.7 min [0.03 ; 1038].

Extraction of environmental variables

The location of oceanic fronts (Figure 1) was estimated using Sea Surface Height (SSH) signatures following Venables et al. 2012. SSH data were downloaded from Aviso (http://www.aviso.altimetry.fr) at a spatial resolution of 1/4° and a daily temporal resolution (Delayed Time merged all satellites Absolute Dynamic Topography and Velocities data). The location of oceanic fronts was determined using the functions *rasterToContour* from the raster package (Hijmans et al. 2016). Southern Ocean Biogeographic zones (Knox 2006) were indicated between each frontal zone (Figure 1). Absolute dynamic velocity components (meridional u and zonal v, in $m.s^{-1}$) were also downloaded from Aviso, at the same resolution as SSH. These were used to calculate Total Kinetic Energy (TKE) as TKE (cm^2/s^2) = $100*(u^2+v^2)/2$, which represents the energy of the total surface geostrophic flow (mean and fluctuations, e.g. Juza et al. 2016). All other physical environmental variable datasets (SST, MLD, SIC, CHLA) were downloaded from U.E. Copernicus Marine Service Information: http://marine.copernicus.eu/, using their available python code *motu-client v1.0.8.py*. We extracted SST, MLD and SIC from the *Global Ocean Physics Analysis and Forecast* product (http://cmems-resources.cls.fr/documents/PUM/CMEMS-GLO-PUM-001-024.pdf) at a spatial resolution of 1/12° and with a daily temporal resolution. As CHLA satellite measurements are sparse

in the Southern Ocean, especially during winter, due to cloud coverage (Rohr et al. 2017), we used outputs of models extracted from the *Global Ocean Biogeochemistry Analysis and Forecast* product (http://cmems-resources.cls.fr/documents/PUM/CMEMS-GLO-PUM-001-014.pdf) at a spatial resolution of 1/2° and with a weekly temporal basis.

We also computed seasonal or annual averages for environmental variables using the function *stackApply*, that allowed to plot background maps or frontal positions. We used the *extract.data* function from the *SDMTools* package (VanDerWal et al. 2014) to extract environmental data for each king penguin Argos location. The bathymetry of the maps was plotted with the *marmap* package (Pante et al. 2017), which used the ETOPO1 bathymetric dataset (http://www.ngdc.noaa.gov/mgg/global/global.html). The northern limit of the pack ice (>= 15% ice cover) was obtained using the *rasterToPoints* function in the *raster* package and was smoothed with a *loess* function, with a span of 0.1.

Circular statistics:

Circular statistics were conducted using the *circular* package (Lund et al. 2017). Circular means (*tbar*) and confidence intervals (CI) were estimated using a bootstrap method. Mean Resultant Length (ML) was used to measure the concentration of circular data which equals to 1 only when data are located at the same point on the unit circle or 0 for any sample with a cyclic structure. To investigate temporal changes in the orientation strategies, we used Watson's Test (WT) to test for the uniformity of data distribution and Rao's Test (RT) to test for differences between adults and juveniles and between seasons (Rao 1967, Pewsey et al. 2013).

Correcting bird tracks for currents:

Argos tracks from birds were interpolated over 12 hours intervals (i.e. 2 locations per day) because of the mismatch between the number of transmitted Argos locations and the available resolution of the current data set (1/4°). For this, we used the *zoo* package with the *na.approx* function (Zeileis et al. 2017) because it was especially designed for correcting irregular time series.

We followed Gaspar et al. 2006 to calculate individuals' headings:

$$uh = ut - uc$$

$$vh = vt - vc$$

with (uh, vh) being the zonal and meridional components of the heading, (ut, vt) being the observed track components and (uc, vc) being the current components.

The comparison between the currents direction with headings and with the observed bearings directions will indicate if individuals are able to respond to the direction of the current (changes in heading) and how they adjust their trajectory (downstream or upstream strategy, Chapman et al. 2011).

Annexes

Ocean current preferences

Ocean current components (meridional u and zonal v, in $m.s^{-1}$) were extracted daily for each location and also within a buffer of 60km (maximum daily distances observed) around locations to test the ability of penguins to select areas with different current speeds. We tested the effect of ocean current speed on penguin travel speed using Linear Mixed Effect models (LME, nlme Bates et al.), with individuals as a random effect, a Gaussian distribution and a square root transformation for travel speed. We separately constructed models for life history stages and seasons.

Habitat use

We used travel speed as a proxy for habitat utilization (e.g. Bost et al. 1997, Cotté et al. 2007, Trathan et al. 2007), since penguins decrease their travel speed when foraging in deep waters (e.g. Whitehead et al. 2016). We modelled the daily mean travel speed of birds considering environmental variables as explanatory covariates. This was done with a generalized additive mixed-effects model (GAMMs), using the *bam* function in the *mgcv* package (Wood 2017). GAMMs were used because of the non-linearity between response variables and environmental covariates, typical for habitat studies (Cotté et al. 2015, Whitehead et al. 2016). We computed one model per season and tested for differences between life history stages.

To account for both spatial and temporal autocorrelation, we smoothed the interaction of longitude and latitude and used a corAR1 structure in the models (Zuur et al. 2009). We included individuals and year as random effects in the model to account for the hierarchical structure of the data and transformed penguin travel speeds (square root) to ensure the normality of the residuals. GAMMs were fitted with a Gaussian error distribution and an identity link function. Smoothing was applied to all environmental covariates fitted with a cubic regression splines and interactions were specified with a tensor smooth and fitted with a thin-plate regression spline (Wood 2006). We performed backward model selection with Likelihood Ratio Tests (Zuur et al. 2009) and Maximum Likelihood estimation, using the *compareML* function, available in the *itsadug* package (Rij et al. 2017). Final models estimates were given with restricted maximum likelihood. Fitted values were plotted with the *ggplot* function, with a back-transformation of the estimates.

Nycthemeral dive behaviour

We used the *solarpos* function (*maptools package*, Bivand et al. 2017) to associate each dive location with solar azimuth and the time of the day (daylight, twilight or night), according to the nautical twilight definition (i.e. when the sun is geometrically 12 degrees below the horizon). LME models were used to test for dive depth differences across seasons and year and between juveniles and non-breeders. Individuals were considered as a random effect and post-hoc pairwise comparisons were made using the *lsmeans* package (Lenth and Love 2017, Hothorn et al. 2017).

Cluster Analysis

Following Jorgensen et al. (2012), we computed the daily mean position of individuals with their associated environmental variables, speed and dive parameters (dive duration, maximum dive depth and surface interval duration). We calculated a distance matrix to determine the similarity between days, based on diving parameters and travel speed. We used the 'Manhattan' measures to estimate the distance matrix and created a hierarchical cluster tree, using unweighting average distance with the *HCPC* function in the *FactomineR* package (Husson et al. 2017). Night dives were removed from the analysis, since foraging in king penguins is mostly restricted to the hours of daylight (Putz and Bost 1994, Bost et al. 2002). A Cluster analysis was run separately for juveniles and for non-breeders.

Clusters with a fast travel speed were classified as travelling or prospecting modes and were removed from the analysis concerning foraging behaviour (i.e. clusters associated with a slow travel speed and diving activity). We focussed on the most important foraging zones for birds and ran the clustering algorithm on the locations within the home range of each group (juveniles versus adults), using the 50% Kernel Utilization Distribution contour (see Spatial distribution paragraph). LME models were then used to determine environmental differences for each cluster per season for juveniles and for non-breedering adults. Individuals and years were considered as random effects and post-hoc pairwise comparisons were made using the *lsmeans* package (Lenth and Love 2017, Hothorn et al. 2017).

The intersections of specific cluster locations and the 50% cores were calculated with the *over* function in the *sp* package (Pebesma et al. 2017). Linear mixed-effects models were then used to determine environmental differences for each cluster per season for juveniles and also for adult non-breeders (individuals and years were considered as random effects and post-hoc pairwise comparisons were made). Finally, changes in the occurrence of each cluster over time were estimated on a monthly basis (as the fraction of days each individual engaged in the different behavioral modes per month).

Annexes

Table SX: Argos location filtering for individual tags (id) using *argosfilter* R package

id	maintained	removed	total	removed (%)
133688	388	46	434	0.11
133689	1038	139	1177	0.12
133690	1210	172	1382	0.12
133691	1142	157	1299	0.12
133692	401	77	478	0.16
133693	1006	178	1184	0.15
133694	1239	138	1377	0.10
133695	542	66	608	0.11
133696	254	39	293	0.13
133697	971	100	1071	0.09
133698	83	9	92	0.10
133699	2045	194	2239	0.09
133700	438	65	503	0.13
133701	1435	188	1623	0.12
133702	1363	185	1548	0.12
141650	537	54	591	0.09
141651	1006	290	1296	0.22
141652	977	295	1272	0.23
141653	1013	331	1344	0.25
141654	1008	425	1433	0.30
141657	791	258	1049	0.25
141649	803	230	1033	0.22
141655	962	272	1234	0.22
141656	1024	248	1272	0.19
141658	868	277	1145	0.24
133697.1	164	14	178	0.08
133699.1	514	58	572	0.10
TOTAL	23222	4505	27727	
MEAN				0.16

Annexes

Table SX: Summary of tracking parameters for juvenile king penguins; sd = standard deviation.

id	status	start date	end date	tracking duration (days)	cumulative days	Daily locations (means)	Daily locations (s.d.)	max. foraging range (km)	cumulative distance (total) (km)	mean daily distance (km)	sd daily distance (km)	max daily distance (km)
133688	juvs	22/12/2013	07/03/2014	75.9	26	14.9	3.1	1004.2	3317.2	60.7	26.7	113.9
133689	juvs	19/12/2013	17/10/2014	302.7	83	12.3	7.1	4392.2	13258.8	54.2	23.9	126.5
133690	juvs	28/12/2013	30/09/2014	276.8	80	14.9	6.7	2986.0	12407.2	58.4	28.8	131.5
133691	juvs	19/12/2013	09/09/2014	264	79	14.3	4.6	3492.8	11374.7	54.4	28.3	185.2
133692	juvs	25/12/2013	10/03/2014	74.4	25	15.4	4.1	1811.2	3416.9	60.7	21.2	89.9
133693	juvs	28/11/2013	07/08/2014	252	68	14.6	4.8	3041.7	12952.4	68.1	32.1	189.8
133694	juvs	28/11/2013	15/09/2014	291.6	81	15.1	6.6	2060.3	11727.7	54.0	28.4	120.9
133695	juvs	19/12/2013	03/04/2014	105.1	33	15.9	5.9	1867.0	4356.6	50.7	20.1	86.0
133700	juvs	19/12/2013	14/03/2014	85	27	15.6	4.2	1632.8	4794.8	70.2	22.3	141.2
133701	juvs	19/12/2013	03/10/2014	288.8	86	16.5	6.8	3156.1	12197.1	55.9	29.6	137.1
133702	juvs	25/12/2013	24/09/2014	272.3	79	17.0	5.5	4654.6	12163.0	56.0	25.7	117.6
141650	juvs	10/12/2014	31/03/2015	111.8	36	14.5	5.6	2786.9	4941.6	55.5	34.1	129.4
141651	juvs	10/12/2014	13/08/2015	246.7	79	12.5	6.5	3509.2	10696.3	48.5	32.6	123.2
141652	juvs	18/01/2015	19/08/2015	213.7	66	14.5	9.7	3854.6	10847.0	49.8	32.2	113.5
141653	juvs	07/12/2014	29/06/2015	204.7	63	15.7	5.7	3868.7	10575.8	64.6	30.3	130.9
141654	juvs	10/12/2014	17/07/2015	219.7	68	14.5	6.9	3610.4	11441.7	58.9	28.9	113.9
141657	juvs	07/12/2014	11/07/2015	216.7	61	12.7	10.1	3969.2	11602.5	59.2	38.2	157.4
			MEAN	*206.0*	*61.2*	*14.7*	*6.1*	*3041.0*	*9533.6*	*57.6*	*28.5*	*129.9*

Annexes

Table SX: Summary of tracking parameters for adult king penguins (breeders and non-breeders); sd = standard deviation.

id	status	start date	end date	duration (days)	cumulative days	Daily locations (means)	Daily locations (s.d.)	distance max (km)	distance total (km)	mean daily distance (km)	sd daily distance (km)	max daily distance (km)
133696.1	breeder	02/01/2014	13/03/2014	69.9	21	11.5	3.9	612.8	3535.7	61.8	41.6	133.4
133697.1	breeder	28/12/2013	05/02/2014	39.6	11	13.6	6.1	370.9	1242.0	34.8	28.4	90.0
133698.1	breeder	31/12/2013	12/01/2014	12.9	6	11.7	5.4	290.4	490.8	40.8	31.5	91.4
133699.1	breeder	27/12/2013	05/03/2014	67.7	31	16.0	5.1	341.2	1874.9	56.7	41.1	123.5
			MEAN	*47.5*	*17.3*	*13.2*	*5.1*	*403.8*	*1785.8*	*48.5*	*35.7*	*109.6*
133697	non-breeder	13/03/2014	20/10/2014	221.1	81	11.8	9.3	2692.6	10369.5	38.3	32.1	118.7
133699	non-breeder	08/03/2014	04/08/2014	148.8	124	16.4	5.1	2660.9	9315.7	63.2	35.8	153.6
141649	non-breeder	20/02/2015	12/10/2015	234.1	53	14.8	14.7	1874.1	8929.1	55.7	36.1	117.0
141655	non-breeder	23/02/2015	23/10/2015	242.2	68	13.9	8.0	1670.6	11053.3	55.4	40.1	166.0
141656	non-breeder	21/02/2015	26/10/2015	246.4	65	15.4	7.7	1957.3	11664.7	58.3	35.6	120.5
141658	non-breeder	18/02/2015	06/10/2015	230.2	49	17.0	10.2	1461.4	8487.6	60.3	40.3	138.3
			MEAN	*220.5*	*73.3*	*14.9*	*9.2*	*2052.8*	*9970.0*	*55.2*	*36.7*	*135.7*

Annexes

Table SX: Summary of dive parameters for juvenile king penguins; sd = standard deviation.

id	status	year	mean per day	sd per day	mean max depth (m)	sd max depth (m)	mean dive duration (sec)	sd dive duration (sec)	max dive duration (sec)	mean surface duration (sec)	sd surface duration (sec)
133688	juvs	1314	55.8	33.9	60.4	30.5	162.1	36.0	510.0	64.2	41.8
133689	juvs	1314	45.1	21.8	89.3	44.3	236.4	64.7	460.0	82.2	50.2
133690	juvs	1314	59.0	29.5	101.4	45.8	238.9	64.5	590.0	76.4	42.1
133691	juvs	1314	59.3	30.3	85.4	40.2	225.0	55.4	550.0	78.5	31.7
133692	juvs	1314	73.4	34.7	66.4	29.6	168.0	29.0	450.0	84.1	53.8
133693	juvs	1314	54.3	29.6	99.0	53.6	228.8	76.5	510.0	108.7	81.6
133694	juvs	1314	60.8	34.6	111.3	54.1	233.4	68.7	480.0	82.2	40.3
133695	juvs	1314	75.1	37.8	51.7	20.2	140.9	24.4	300.0	47.1	19.4
133700	juvs	1314	69.7	38.6	71.0	35.7	176.0	38.3	380.0	80.0	38.7
133701	juvs	1314	87.7	44.4	93.4	45.0	232.1	61.6	560.0	83.4	40.8
133702	juvs	1314	61.5	40.8	83.1	48.1	214.9	66.7	590.0	73.0	53.2
141650	juvs	1415	61.7	30.6	57.6	26.6	160.1	28.4	320.0	61.8	36.2
141651	juvs	1415	43.4	25.0	94.8	45.8	211.0	61.0	438.0	87.6	48.1
141652	juvs	1415	44.5	26.8	97.7	46.5	193.9	63.4	424.0	98.7	66.1
141653	juvs	1415	55.6	37.3	70.5	44.3	171.2	49.4	436.0	71.3	41.4
141654	juvs	1415	53.9	33.8	76.4	38.4	182.5	53.6	454.0	73.9	48.3
141657	juvs	1415	34.0	21.4	76.5	38.5	175.6	57.1	460.0	62.1	31.1
		MEAN	*58.5*	*32.4*	*81.5*	*40.4*	*197.1*	*52.9*	*465.4*	*77.4*	*45.0*

Annexes

Table SX: Summary of dive parameters for adult king penguins; sd = standard deviation. Due to tag failure, no dive data are available for birds 133699.1 and 133699.

id	status	year	mean per day	sd per day	mean max depth (m)	sd max depth (m)	mean dive duration (sec)	sd dive duration (sec)	max dive duration (sec)	mean surface duration (sec)	sd surface duration (sec)
133696.1	breeder	1314	36.5	30.4	54.3	44.7	193.6	40.5	540.0	48.0	49.1
133697.1	breeder	1314	59.0	34.6	80.9	49.3	208.8	51.7	430.0	63.7	29.8
133698.1	breeder	1314	43.6	38.1	83.9	39.6	215.1	56.5	430.0	71.8	24.7
133699.1	breeder	1314	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*
		MEAN	46.4	34.4	73.0	44.5	205.8	49.6	466.7	61.2	34.5
133697	non-breeder	1314	53.6	28.7	139.7	62.2	284.7	65.8	500.0	93.5	82.6
133699	non-breeder	1314	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*	*NA*
141649	non-breeder	1415	41.1	24.6	122.0	50.3	273.4	74.4	512.0	79.7	33.4
141655	non-breeder	1415	42.9	26.1	128.0	64.5	274.8	84.1	576.0	76.0	31.1
141656	non-breeder	1415	63.4	33.6	101.9	49.7	254.8	67.8	544.0	81.2	42.9
141658	non-breeder	1415	39.2	19.0	137.8	59.7	261.4	70.5	516.0	85.1	35.5
		MEAN	*48.0*	*26.4*	*125.9*	*57.3*	*269.8*	*72.5*	*529.6*	*83.1*	*45.1*

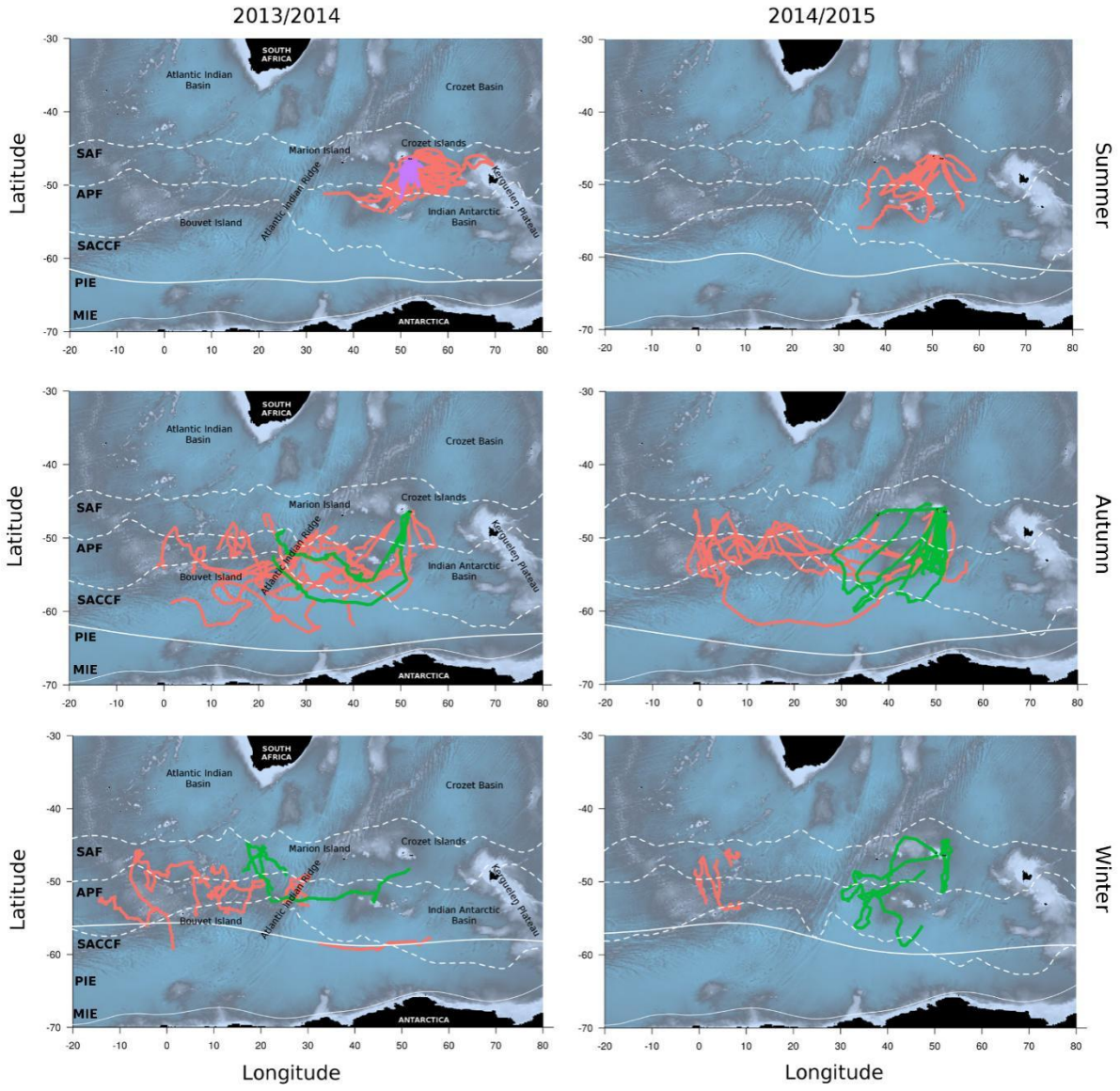


Figure S1: Tracks for all individuals across seasons for two years: adult breeders (purple), adult non-breeders (green) and juveniles (red). Individuals differed between years. See Figure 1 for the description and definitions of frontal lines.

Table S1: Overlap (%) in the Kernel Utilization Distribution between juvenile and adult king penguins that was computed with the *kerneloverlaphr* function, using method 'VI' (see Fieberg and Kochanny 2005). During the summer 2014/15, only juveniles were monitored.

season	2013/14	2014/15	both years[1]	between years[2]
Summer	28.2	-	27.5	41.4
Autumn	37.1	25.2	39.9	59.6
Winter	9.0	0.0	7.0	14.3

[1]all tracks pooled (see Figure 1); [2] overlap between the two years (all groups pooled)

Return rate

Before dispersing at sea, 5 out of 17 juveniles returned to their natal colony or to neighboring islands after short trips. This return rate, however, was not correlated with bird body condition at departure (see Orgeret et al 2016 for the details on body condition calculation) (Kruskal – Wallis rank sum test X^2_{15}=13.7, p=0.54). Adult non-breeders returned frequently to Possession island and one individual also hauled out twice on Hug Island.

Table SX: Frequency of bird returns to islands of the Crozet Archipelago. Instrumented birds were from Possession Island.

id	status	Nr. of returns	island	date
133700	juvs	1	Ile de l'Est	04/02/2014
133691	juvs	1	Ile de l'Est	24/01/2014
133694	juvs	1	Possession	29/01/2014
141654	juvs	1	Ile de l'Est	16/01/2015
141654	juvs	1	Ile de l'Est	27/02/2015
141657	juvs	1	Cochons	09/01/2015
141657	juvs	1	Cochons	28/02/2015
133697	non-breeders	1	Possession	14/04/2014
141655	non-breeders	1	Possession	19/03/2015
141655	non-breeders	1	Possession	10/05/2015
141658	non-breeders	1	Possession	19/03/2015
141658	non-breeders	1	Cochons	28/03/2015
141658	non-breeders	1	Possession	22/06/2015
141658	non-breeders	1	Possession	08/10/2015
141649	non-breeders	1	Possession	19/03/2015
141649	non-breeders	1	Possession	30/06/2015
141649	non-breeders	1	Possession	29/08/2015
141656	non-breeders	1	Cochons	25/03/2015
141656	non-breeders	1	Cochons	30/07/2015

Table SX: Monthly absolute bearings (between locations) of king penguins (juveniles, adult non-breeder and breeders) over ~2 years. The circular mean corresponds to the mean direction (in degree, with 0 indicating North). CI: 95 bootstrap confidence intervals. ML: Mean Resultant Length (1 = straight line 0 = tortuous line) WT: Watson Test. n ids indicates the number of individuals included.

status	circular mean	CI Low	CI Up	ML	WT	p-value	main direction	Date	n_ids
juvs	65.5	41.1	86.4	0.6	0.5	<**0.01**	NE	2013-11	2
juvs	107.6	99.1	116.9	0.3	3.6	<**0.01**	E	2013-12	11
juvs	179.9	159.8	197.9	0.1	1.4	<**0.01**	S	2014-01	11
juvs	*228.0*	*216.6*	*239.3*	*0.2*	*3.0*	<***0.01***	*SW*	*2014-02*	*11*
juvs	*230.5*	*221.8*	*239.3*	*0.2*	*3.5*	<***0.01***	*SW*	*2014-03*	*11*
juvs	*217.4*	*188.1*	*247.6*	*0.1*	*0.4*	<***0.01***	*SW*	*2014-04*	*8*
juvs	190.2	165.6	212.5	0.1	0.6	<**0.01**	S	2014-05	7
juvs	271.5	242.5	303.0	0.1	0.4	<**0.01**	W	2014-06	7
juvs	7.5	337.7	38.0	0.1	0.4	<**0.01**	N	2014-07	7
juvs	149.1	101.1	198.6	0.1	0.2	<**0.01**	SE	2014-08	7
juvs	94.9	41.0	149.9	0.1	0.2	<**0.01**	E	2014-09	6
juvs	67.4	29.3	100.3	0.3	0.3	<**0.01**	NE	2014-10	2
juvs	*205.3*	*189.9*	*218.9*	*0.3*	*1.6*	<***0.01***	*SW*	*2014-12*	*5*
juvs	*268.3*	*231.1*	*304.1*	*0.1*	*0.3*	<***0.01***	*W*	*2015-01*	*6*
juvs	202.4	169.9	231.1	0.1	0.4	<**0.01**	S	2015-02	6
juvs	264.4	253.0	274.9	0.2	2.5	<**0.01**	W	2015-03	6
juvs	247.9	237.7	257.3	0.3	3.2	<**0.01**	W	2015-04	5
juvs	262.4	245.2	279.0	0.2	1.4	<**0.01**	W	2015-05	5
juvs	334.6	316.6	349.7	0.2	1.2	<**0.01**	NW	2015-06	5
juvs	66.9	31.3	102.0	0.1	0.3	<**0.01**	NE	2015-07	4
juvs	62.4	13.7	100.3	0.2	0.3	<**0.01**	NE	2015-08	2
nb	187.6	173.0	202.3	0.3	1.5	<**0.01**	S	2014-03	2
nb	50.7	8.6	98.3	0.1	0.3	<**0.01**	NE	2014-04	2
nb	*255.7*	*236.0*	*277.5*	*0.2*	*0.9*	<***0.01***	*W*	*2014-05*	*2*
nb	*317.2*	*307.8*	*326.4*	*0.3*	*3.3*	<***0.01***	*NW*	*2014-06*	*2*
nb	*289.5*	*268.0*	*310.8*	*0.2*	*0.8*	<***0.01***	*W*	*2014-07*	*2*
nb	165.0	137.8	190.9	0.2	0.5	<**0.01**	S	2014-08	2
nb	96.9	85.7	109.8	0.5	2.0	<**0.01**	E	2014-09	1
nb	39.3	19.1	58.1	0.4	0.7	<**0.01**	NE	2014-10	1
nb	177.9	164.9	193.0	0.5	1.5	<**0.01**	S	2015-02	4
nb	43.8	344.8	148.8	0.1	0.5	<**0.01**	NE	2015-03	4
nb	*207.4*	*196.2*	*218.7*	*0.3*	*2.4*	<***0.01***	*SW*	*2015-04*	*4*
nb	*229.6*	*213.8*	*245.7*	*0.2*	*1.3*	<***0.01***	*SW*	*2015-05*	*4*
nb	54.6	43.0	67.0	0.3	2.2	<**0.01**	NE	2015-06	4
nb	354.9	268.4	108.2	0.1	0.1	>0.1	N	2015-07	3
nb	228.9	204.9	253.0	0.2	0.6	<**0.01**	SW	2015-08	4
nb	121.4	7.5	248.6	0.0	0.1	>0.1	SE	2015-09	4
nb	72.3	58.8	86.3	0.3	1.5	<**0.01**	E	2015-10	4
br	127.8	41.7	181.1	0.2	0.2	<**0.01**	SE	2013-12	3
br	181.0	101.2	310.1	0.1	0.2	<**0.01**	S	2014-01	4
br	289.0	115.0	74.3	0.0	0.3	<**0.01**	W	2014-02	3
br	296.4	134.2	77.3	0.0	0.2	<**0.01**	NW	2014-03	2

Annexes

Table SX Absolute bearings of king penguins (between locations) per year and season. See precedent Table SX for column names. Watson Test (WT) was used to test for the uniformity of distribution per line. Rao Test (RT) was used to test for differences in direction (RT.stats.1) and dispersion between groups (RT.stats.2). Group with higher ML made more turning angles. P value>0.05 are considered as non-significant.

ntests	season	st	direction	tbar	cilow	ciup	Rbar	wt	Pvalue	RT	RT.stats.1	RT.pvalue.1	RT.stats.2	RT.pvalue.2
1	sum	juvs	S	190.85	180.71	201.29	0.11	3.99	<0.01					
2	sum	br	S	180.12	38.66	271.85	0.03	0.50	<0.01	1vs2	0.00	1.00	14.58	0.00
3	aut	juvs	W	249.46	243.41	255.71	0.14	7.73	<0.01					
4	aut	nb	W	247.79	228.22	268.62	0.06	1.23	<0.01	3vs4	0.03	0.87	35.53	0.00
5	win	juvs	NE	66.74	40.62	91.25	0.07	0.65	<0.01					
6	win	nb	E	92.18	8.45	176.43	0.03	0.25	<0.01	5vs6	0.01	0.94	3.46	0.06

Annexes

Table S2 Comparison of bird and current bearings. Tbar: mean direction [95%bootstrap CI]; Watson Test of Uniformity of the Distribution; ML: Mean Resultant Length ; Roa Dir: Roa Test of Direction ; Conclusion : Directions Similar or against the currents.***pvalue<0.001 **pvalue<0.01 *pvalue<0.05 NS pvalue >0.05.

Season	Stage	Circular mean	Watson Test	ML	Rao Dir.	Conclusion
Summer	Juveniles	306 [288;323]	WT=1.10**	0.10		Similar
	Breeders	351 [311;28]	WT=1.10**	0.10	T_1=0.99^{NS}	Similar
Autumn	Juveniles	221 [184;260]	WT=0.35**	0.09		Against
	Non-breeders	202 [172;232]	WT=0.48**	0.04	T_1=0.56^{NS}	Against
Winter	Juveniles	46 [28;62]	WT=1.11**	0.10		Similar
	Non-breeders	16 [358;34]	WT=1.13**	0.20	T_1=4.12*	Similar

Table SX Bearing Deviation between headings and currents. See Table SX for column name.

Season	Stage	Circular mean	Watson Test	ML	Rao Dir.	Conclusion
Summer	Juveniles	202 [195;209]	WT=5.4**	0.21		Against
	Breeders		WT=1.4**	0.34	T_1=4.6*	Against
Autumn	Juveniles	183 [178;187]	WT=14**	0.30		Against
	Non-breeders	182 [177;179]	WT=10**	0.44	T_1=34**	Against
Winter	Juveniles	163 [157;168]	WT=0.69**	0.30		Against
	Non-breeders	163 [141;185]	WT=0.70**	0.15	T_1=27**	Against

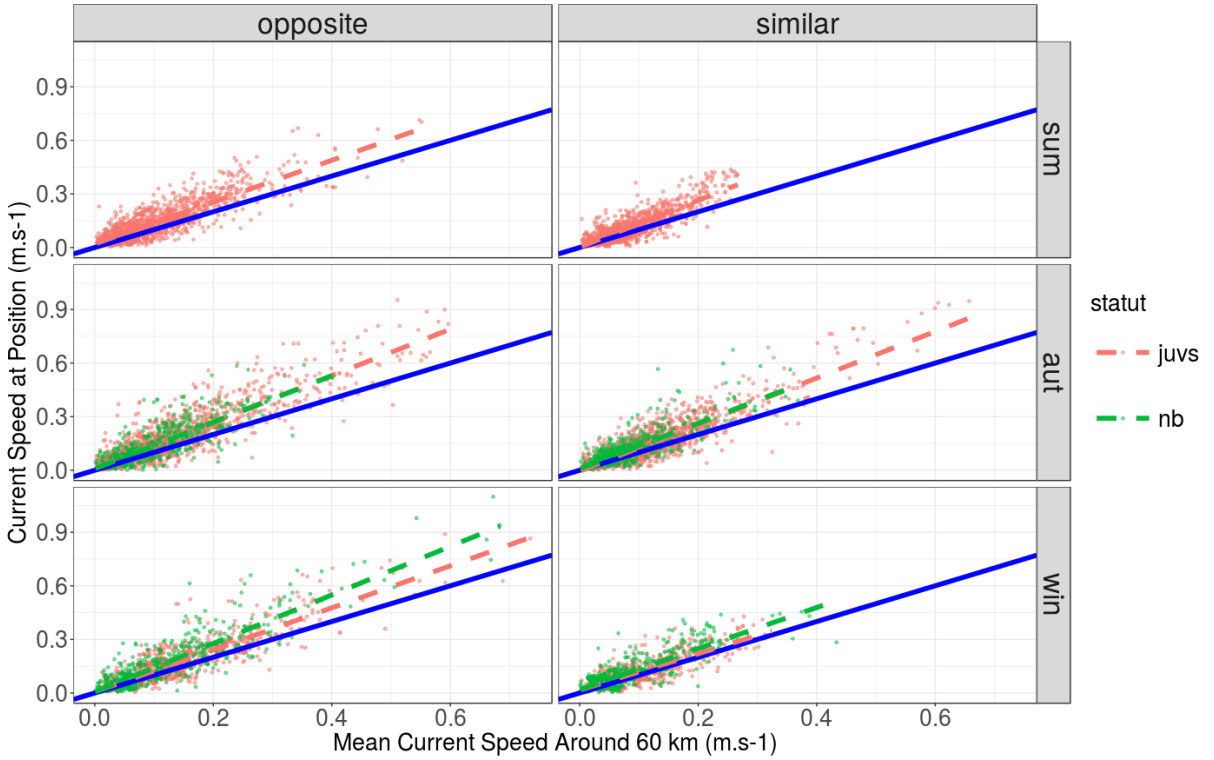


Figure SX : Relationship between current speed at the position of birds and mean current speed within a 60km radius of bird positions, according to season and direction (current versus bird direction, with 'opposite' and 'similar' indicating an 'upstream' and 'downstream' strategy, respectively). For each plot, the blue line indicates the line of equality. In each case the difference between adults and juveniles were not significant whereas the slopes of the relationships were significant (Linear Mixed Models with ids were in random effect).

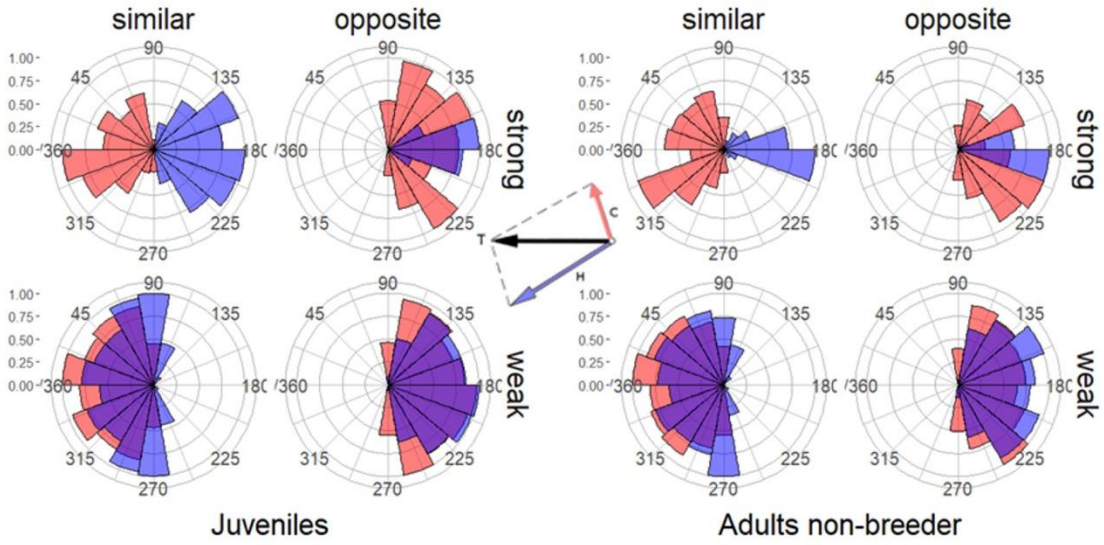


Figure S2 Frequencies of bearing (red) and heading (blue) deviations between bird track direction (0/360°) and current direction. A deviation of 0/360° indicates a similar direction for both bird and current, while a deviation of 180° indicates an opposing direction. 'Strong' indicates a bird travel speed that is low in comparison with current speed, while 'weak' indicates the opposite.

Annexes

Table SX Summer habitat model selection procedure. Following Zuur et al 2009., for each step a Likelihood ratio test was performed. From the complete model m0, non-significant terms were removed sequentially. In this table, m8 was the best model. Longitude (lon) and Latitude (lat) were included to account for spatial autocorrelation, while a CorAR1() structure was used to account for temporal autocorrelation. Year and individuals were included as random effects. Sst: sea surface temperature, mld: mixed layer depth, tke: total kinetic energy, chla: chlorophyll a, sst:mld for example indicate interaction between covariables (:)

Model	**form + lon + lat + yr + ids**	**Edf**	**Score**	**dScore**	**Chisq**	**p.value**	**Sig.**	**dev.expl**
m1	statut + sst + mld + tke + chla + sst:mld + sst:tke + sst:chla + mld:tke + chla:tke	45	59.2	NA				24.2
m0	statut + sst + mld + tke + chla + sst:mld + sst:tke + sst:chla + mld:tke + mld:chla + chla:tke	49	57.9	-1.2	1.2	0.651		24.6
m1	statut + sst + mld + tke + chla + sst:mld + sst:tke + sst:chla + mld:tke + chla:tke	45	59.2	1.2				24.2
m2	statut + sst + mld + tke + chla + sst:mld + sst:tke + sst:chla + chla:tke	41	58.2	-1.0	<NA>	<NA>		23.2
m3	statut + sst + mld + tke + chla + sst:mld + sst:chla + chla:tke	36	59.8	1.6				24.1
m2	statut + sst + mld + tke + chla + sst:mld + sst:tke + sst:chla + chla:tke	41	58.2	-1.6	1.6	0.66		23.2
m4	statut + sst + mld + tke + chla + sst:mld + chla:tke	34	61.4	3.2				24.2
m3	statut + sst + mld + tke + chla + sst:mld + sst:chla + chla:tke	36	59.8	-1.6	1.6	0.209		24.1
m5	statut + sst + mld + tke + chla + chla:tke	28	62.1	2.3				23.3
m4	statut + sst + mld + tke + chla + sst:mld + chla:tke	34	61.4	-0.7	0.7	0.966		24.2
m6	statut + sst + mld + chla + chla:tke	26	62.9	1.6				23.4
m5	statut + sst + mld + tke + chla + chla:tke	28	62.1	-0.9	0.9	0.427		23.3
m6	statut + sst + mld + chla + chla:tke	26	62.9	0.9				23.4
m7	statut + sst+ chla + chla:tke	25	58.3	-4.6	<NA>	<NA>		22.1
m8	statut + sst + chla:tke	21	59.5	1.2				21.2
m7	statut + sst+ chla + chla:tke	25	58.3	-1.2	1.2	0.68		22.1
m9	statut + sst	11	69.9	11.6				17.3
m8	statut + sst + chla:tke	21	59.5	-10.4	10.4	0.022	*	21.2
m10	statut + chla:tke	17	143.5	84.1				32.6
m8	**statut + sst + chla:tke**	**21**	**59.5**	**-84.1**	**84.1**	**< 0.01**	*******	**21.2**

Annexes

Table SX Autumn habitat model selection procedure. Following Zuur et al 2009., for each step a Likelihood ratio test was performed. From the complete model m0, non-significant terms were removed sequentially. In this table, m8 was the best model. Longitude (lon) and Latitude (lat) were included to account for spatial autocorrelation, while a CorAR1() structure was used to account for temporal autocorrelation. Year and individuals were included as random effects. Sst: sea surface temperature, mld: mixed layer depth, tke: total kinetic energy, chla: chlorophylle a, sst:mld for example indicate interecation between covariable (:)

Model	**form + lon + lat + yr + ids**	**Edf**	**Score**	**dScore**	**Chisq**	**p.value**	**Sig.**	**dev.expl**
m0	statut + sst + mld + tke + chla + sst:mld + sst:tke + sst:chla + mld:tke + mld:chla + chla:tke	49	192.9	NA				14.1
m1	statut + sst + mld + tke + chla + sst:mld + sst:tke + sst:chla + mld:chla + chla:tke	45	192.8	<NA>	-0.1	<NA>		14.2
m2	statut + sst + mld + tke + chla + sst:mld + sst:tke + sst:chla + mld:chla	41	193.0	0.2				13.8
m1	statut + sst + mld + tke + chla + sst:mld + sst:tke + sst:chla + mld:chla + chla:tke	45	192.8	-0.2	0.2	0.987		14.2
m3	statut + sst + mld + tke + chla + sst:mld + sst:chla + mld:chla	37	194.8	2.0				13.8
m2	statut + sst + mld + tke + chla + sst:mld + sst:tke + sst:chla + mld:chla	41	193.0	-1.9	1.9	0.441		13.8
m4	statut + sst + mld + tke + chla + sst:mld + mld:chla	33	194.9	2.0				11.1
m3	statut + sst + mld + tke + chla + sst:mld + sst:chla + mld:chla	37	194.8	-0.1	0.1	0.997		13.8
m5	statut + sst + mld + tke + chla + mld:chla	27	197.3	2.5				12.0
m4	statut + sst + mld + tke + chla + sst:mld + mld:chla	33	194.9	-2.4	2.4	0.576		11.1
m5	statut + sst + mld + tke + chla + mld:chla	27	197.3	2.4				12.0
m6	statut + sst + tke + chla + mld:chla	25	197.0	<NA>	-0.3	<NA>		10.9
m7	statut + sst + chla + mld:chla	21	197.9	0.9				10.5
m6	statut + sst + tke + chla + mld:chla	25	197.0	-0.9	0.9	0.772		10.9
m8	statut + sst + chla	15	199.7	2.7				10.1
m7	statut + sst + chla + mld:chla	21	197.9	-1.8	1.8	0.719		10.5
m9	statut + sst	11	218.0	20.1				5.5
m8	statut + sst + chla	15	199.7	-18.3	18.3	< 0.01	***	10.1
m10	statut + chla	11	286.8	87.1				14.5
m8	**statut + sst + chla**	**15**	**199.7**	**-87.1**	**87.1**	**< 0.01**	*******	**10.1**

Annexes

Tableau SX Winter habitat model selection procedure. Following Zuur et al 2009., for each step a Likelihood ratio test was performed. From the complete model m0, non-significant terms were removed sequentially. In this table, m8 was the best model. Longitude (lon) and Latitude (lat) were included to account for spatial autocorrelation, while a CorAR1() structure was used to account for temporal autocorrelation. Year and individuals were included as random effects. Sst: sea surface temperature, mld: mixed layer depth, tke: total kinetic energy, chla: chlorophylle a, sst:mld for example indicate interecation between covariable (:)

Model	**form + lon + lat + yr + ids**	**Edf**	**Score**	**dScore**	**Chisq**	**p.value**	**Sig.**	**dev.expl**
m1	statut + sst + mld + tke + chla + sst:mld + sst:chla + mld:tke + mld:chla + chla:tke	45	168.6	NA				17.2
m0	statut + sst + mld + tke + chla + sst:mld + sst:tke + sst:chla + mld:tke + mld:chla + chla:tke	49	168.5	-0.1	0.1	0.995		19.5
m2	statut + sst + mld + tke + chla + sst:mld + sst:chla + mld:tke + chla:tke	41	169.8	1.3				17.8
m1	statut + sst + mld + tke + chla + sst:mld + sst:chla + mld:tke + mld:chla + chla:tke	45	168.6	-1.2	1.2	0.676		17.2
m2	statut + sst + mld + tke + chla + sst:mld + sst:chla + mld:tke + chla:tke	41	169.8	1.2				17.8
m3	statut + sst + mld + tke + chla + sst:chla + mld:tke + chla:tke	39	167.1	-2.7	-2.7	<NA>		19
m4	statut + sst + mld + tke + chla + mld:tke + chla:tke	33	168.6	1.5				18.5
m3	statut + sst + mld + tke + chla + sst:chla + mld:tke + chla:tke	39	167.1	-1.5	1.5	0.811		19
m5	statut + sst + mld + tke + chla + mld:tke	29	168.7	1.6				18.2
m4	statut + sst + mld + tke + chla + mld:tke + chla:tke	33	168.6	-0.1	0.1	0.996		18.5
m6	statut + sst + mld + chla + mld:tke	27	169.6	1.0				17.5
m5	statut + sst + mld + tke + chla + mld:tke	29	168.7	-0.9	0.9	0.404		18.2
m7	statut + mld + chla + mld:tke	23	170.6	1.9				17
m6	statut + sst + mld + chla + mld:tke	27	169.6	-1.0	1.0	0.724		17.5
m8	statut + mld + chla	15	172.2	2.6				16.4
m7	statut + mld + chla + mld:tke	23	170.6	-1.5	1.5	0.932		17
m9	statut + chla	11	189.9	19.2				17.3
m8	statut + mld + chla	15	172.2	-17.7	17.7	< 0.01	***	16.4
m10	statut + mld	11	181.9	9.8				9.9
m8	**statut + mld + chla**	**15**	**172.2**	**-9.8**	**9.8**	**< 0.01**	*******	**16.4**

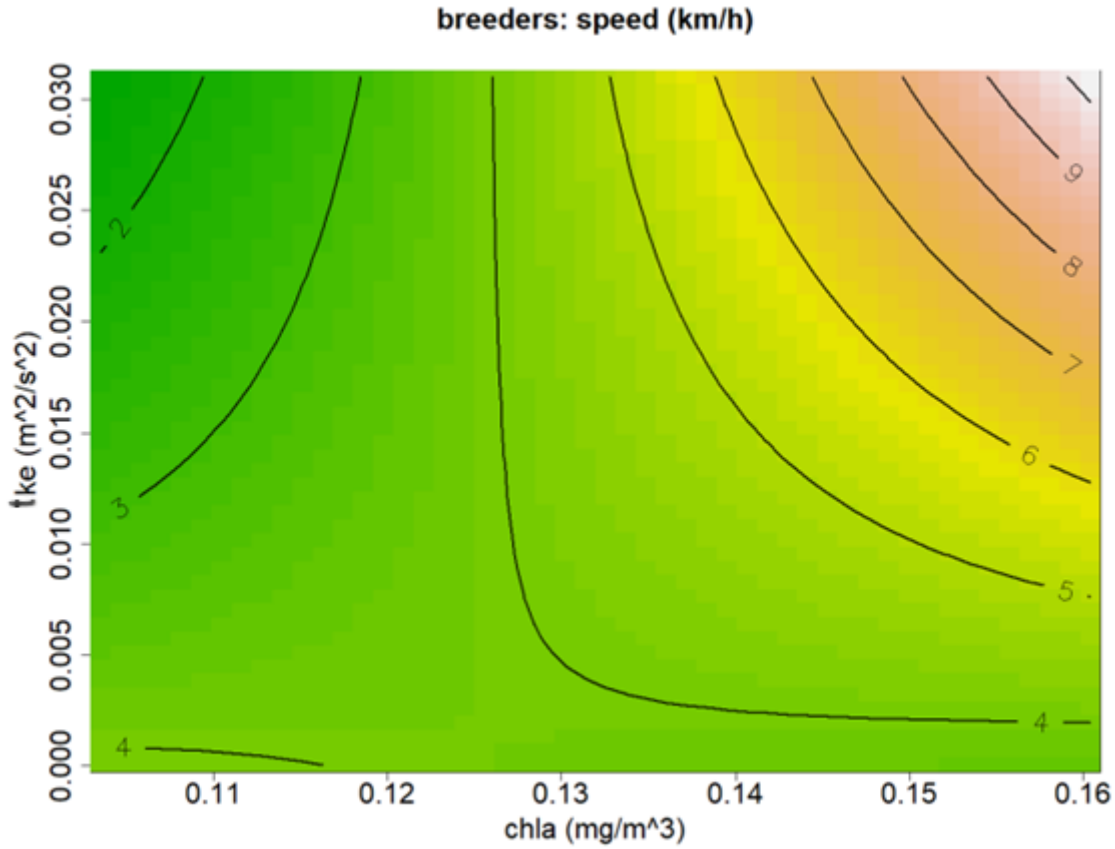


Figure S3 Significant Interaction from habitat model in summer for adults breeders between TKE (Total Kinetic Energy) CHLA (Chlorophylle a concentration). The iso-lines represent the changes in travel speed (km/h).Adult breeders slowed down in dynamic waters (high TKE) but not in water masses with a high chla concentration.

Annexes

Table SX Comparisons for juvenile maximum dive depth, using linear mixed effects tests, to compare dive depth during different times of the day (day, twilight or night), season (summer, autumn and winter) and across years (2013/2014 and 2014/2015). 'Depth' indicates the mean maximum depth birds dived to (grand means based on individual bird means), SE = Standard Error. CL is the 95% lower and upper Confidence Intervals. 'Test" indicates statistical significance (lines that do not share a common letter, are significantly different).

moment	season	year	depth	SE	df	lower.CL	upper.CL	test
Day	sum	1314	76.93	2.191	16	69.22	84.65	q tu
Day	aut	1314	110.5	2.228	16	102.7	118.4	V
Day	win	1314	160.4	2.249	16	152.5	168.3	W
Day	sum	1415	82.19	2.96	15	71.65	92.73	s u
Day	aut	1415	115.8	2.982	15	105.2	126.4	V
Day	win	1415	165.6	3.001	15	154.9	176.3	W
Twilight	sum	1314	38.51	2.236	16	30.64	46.38	e klm
Twilight	aut	1314	56.8	2.303	16	48.7	64.91	No
Twilight	win	1314	71.44	2.454	16	62.81	80.08	p rs
Twilight	sum	1415	43.76	2.994	15	33.1	54.42	j mn
Twilight	aut	1415	62.06	3.039	15	51.24	72.88	Opq
Twilight	win	1415	76.7	3.159	15	65.45	87.95	r t
Night	sum	1314	18.24	2.211	16	10.46	26.03	Ab
Night	aut	1314	24.93	2.189	16	17.23	32.64	c fg
Night	win	1314	29.53	2.197	16	21.8	37.26	d hij
Night	sum	1415	23.5	2.979	15	12.89	34.1	a cde
Night	aut	1415	30.19	2.948	15	19.69	40.68	b f h k
Night	win	1415	34.78	2.961	15	24.24	45.33	g i l

Table SX Comparisons for dive depth of adult non-breeders, using linear mixed effects tests, to compare dive depth during different times of the day (day, twilight or night), season (summer, autumn and winter) and across years (2013/2014 and 2014/2015). 'Depth' indicates the mean maximum depth birds dived to (grand means based on individual bird means), SE = Standard Error. CL is the 95% lower and upper Confidence Intervals. 'Test' indicates statistical significance (lines that do not share a common letter, are significantly different).

moment	season	year	depth	SE	df	lower.CL	upper.CL	test
Day	sum	1314	91.35	11.83	4	14.11	168.6	b f ij
Day	aut	1314	177.6	11.21	4	104.4	250.8	h l o q
Day	win	1314	209.6	11.2	4	136.5	282.7	p r
Day	sum	1415	83.3	6.788	3	21.85	144.8	d fgh
Day	aut	1415	169.6	5.656	3	118.3	220.8	j m op
Day	win	1415	201.5	5.635	3	150.5	252.6	n qr
Twilight	sum	1314	103.8	12.51	4	22.17	185.4	bc fg ijk mn
Twilight	aut	1314	107.3	11.33	4	33.3	181.2	c g k mn
Twilight	win	1314	110.2	11.45	4	35.51	185	c g k mn
Twilight	sum	1415	95.76	7.903	3	24.2	167.3	defghi kl
Twilight	aut	1415	99.22	5.896	3	45.84	152.6	e i kl
Twilight	win	1415	102.2	6.12	3	46.77	157.6	e i kl
Night	sum	1314	44.13	11.36	4	-30	118.3	a de
Night	aut	1314	41.66	11.18	4	-31.33	114.7	a de
Night	win	1314	43.24	11.21	4	-29.94	116.4	a de
Night	sum	1415	36.08	5.92	3	-17.52	89.69	abc
Night	aut	1415	33.62	5.607	3	-17.15	84.39	abc
Night	win	1415	35.2	5.678	3	-16.21	86.61	abc

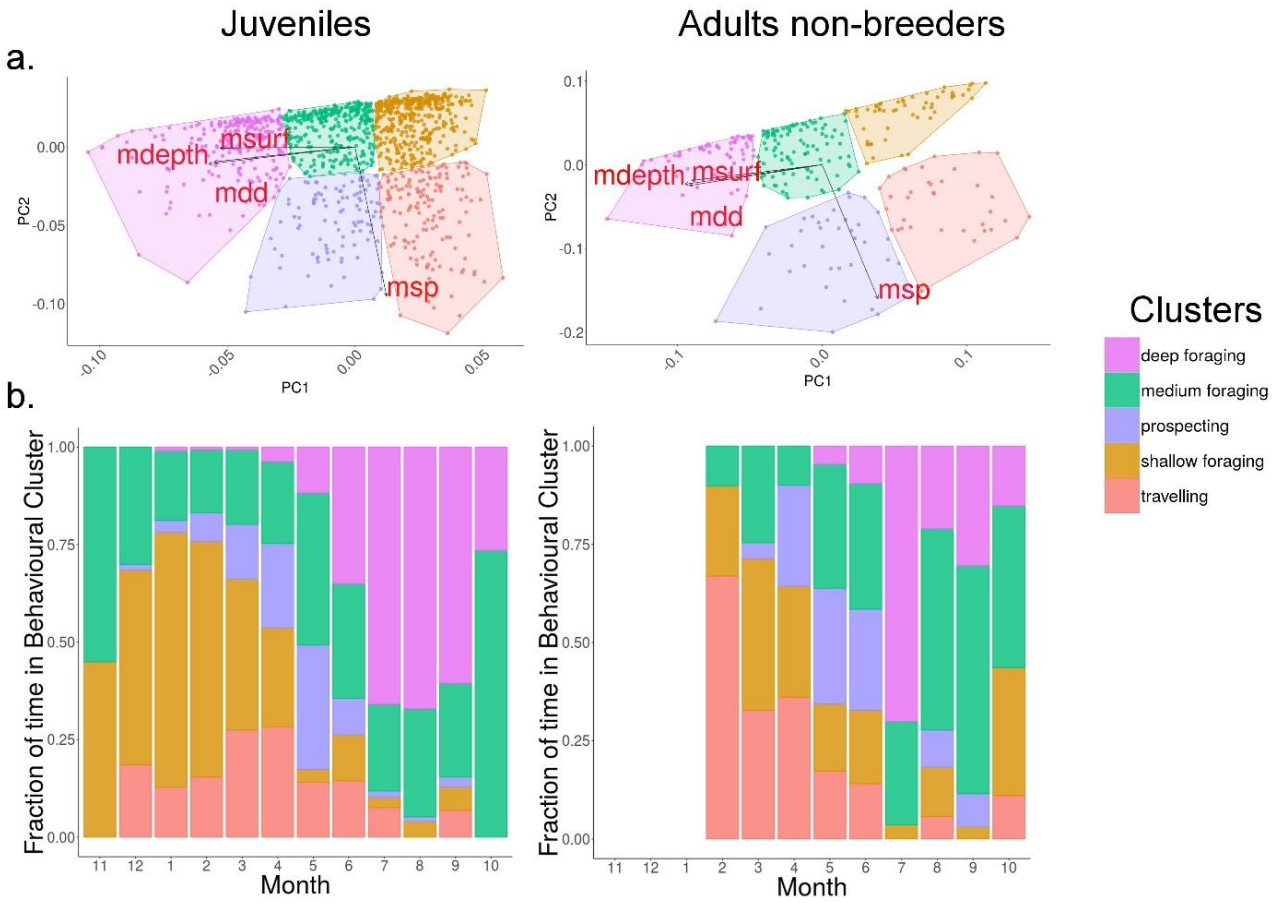


Figure S4:

a. Principal Component Analysis illustrating the different behavioral clusters for juveniles and adult non-breeders, according daily travel speed (msp) and dive parameters (max dive depth, mdepth, dive duration, mdd, surface interval duration, msurf)

b. Relative time (monthly averages) that juveniles (left) and adult non-breeders (right) engaged in different behavioural modes. 'Clusters' indicates the different behavioural modes.

Table S4: Linear mixed model results concerning multiple comparisons between travel speed (km/h) and behavioural clusters for both adults and juvenile penguins across seasons. The depth column corresponds to the mean, SE to the Standard Error. CL is the 95% lower and upper Confidence Intervals. 'Test' indicates statistical significance (lines that do not share a common letter, are significantly different).

cluster	season	status	speed (km/h)	SE	df	lower.CL	upper.CL	test
shallow foraging	sum	juvs	0.5673	0.04557	21	0.4035	0.7311	1 4
shallow foraging	sum	nb	0.7904	0.08032	20	0.4996	1.081	12 4567 0AB E G
shallow foraging	aut	juvs	0.8061	0.05586	21	0.6053	1.007	0ABCDEFGHIJK
shallow foraging	aut	nb	1.029	0.07551	20	0.7558	1.302	CD IJK
shallow foraging	win	juvs	0.5283	0.07703	21	0.2514	0.8051	123456789
shallow foraging	win	nb	0.7513	0.08289	20	0.4513	1.051	1234567890AB EFGH
medium foraging	sum	juvs	0.5294	0.05563	21	0.3295	0.7293	1 0
medium foraging	sum	nb	0.7524	0.08703	20	0.4374	1.067	12 45 0A C E I
medium foraging	aut	juvs	0.7681	0.05285	21	0.5782	0.9581	456789 ABCDEFGHIJK
medium foraging	aut	nb	0.9912	0.07403	20	0.7233	1.259	67 9 B D GH JK
medium foraging	win	juvs	0.4903	0.06821	21	0.2452	0.7354	123
medium foraging	win	nb	0.7134	0.07546	20	0.4403	0.9865	12345 8 0A EF
deep foraging	sum	juvs	0.6179	0.07559	21	0.3463	0.8896	1 4 6 0ABCD
deep foraging	sum	nb	0.841	0.1066	20	0.4553	1.227	12 4567 0ABCDE G IJ
deep foraging	aut	juvs	0.8567	0.06567	21	0.6207	1.093	23 5 789 EFGHIJK
deep foraging	aut	nb	1.08	0.09033	20	0.7528	1.407	3 89 F H K
deep foraging	win	juvs	0.5789	0.05857	21	0.3684	0.7894	1 4 6 0ABCD
deep foraging	win	nb	0.802	0.07506	20	0.5303	1.074	12 4567 0ABCDE G IJ
travelling	sum	juvs	3.299	0.06896	21	3.051	3.547	LMN
travelling	sum	nb	3.522	0.09571	20	3.176	3.868	LMNO QR
travelling	aut	juvs	3.538	0.06549	21	3.302	3.773	OPQRST
travelling	aut	nb	3.761	0.08308	20	3.46	4.062	P ST
travelling	win	juvs	3.26	0.08681	21	2.948	3.572	LMN
travelling	win	nb	3.483	0.09221	20	3.149	3.817	LMNO QR
prospecting	sum	juvs	3.311	0.07973	21	3.025	3.598	L OP
prospecting	sum	nb	3.535	0.1028	20	3.162	3.907	LM OPQ S
prospecting	aut	juvs	3.55	0.07132	21	3.294	3.807	MN QRST
prospecting	aut	nb	3.773	0.08666	20	3.46	4.087	N R T
prospecting	win	juvs	3.272	0.09252	21	2.94	3.605	L OP
prospecting	win	nb	3.495	0.09663	20	3.146	3.845	LM OPQ S

Table S3: Linear mixed model results concerning multiple comparisons between dive depth (m) and behavioural clusters for both adults and juveniles across seasons. The depth column corresponds to the mean, SE to the Standard Error. CL is the 95% lower and upper Confidence Intervals. 'Test' indicates statistical significance (lines that do not share a common letter, are significantly different).

clusters	season	statut	depth (m)	SE	df	lower.CL	upper.CL	test
shallow foraging	sum	juvs	38.69	1.439	21	33.52	43.86	12
shallow foraging	sum	nb	57.07	2.566	20	47.78	66.36	345
shallow foraging	aut	juvs	47.4	1.718	21	41.22	53.57	3
shallow foraging	aut	nb	65.78	2.435	20	56.96	74.6	6
shallow foraging	win	juvs	47.51	2.298	21	39.26	55.77	34
shallow foraging	win	nb	65.9	2.627	20	56.39	75.4	6
medium foraging	sum	juvs	91.92	1.706	21	85.79	98.05	7
medium foraging	sum	nb	110.3	2.739	20	100.4	120.2	89
medium foraging	aut	juvs	100.6	1.64	21	94.73	106.5	89
medium foraging	aut	nb	119	2.397	20	110.3	127.7	0A
medium foraging	win	juvs	100.7	2.058	21	93.34	108.1	89
medium foraging	win	nb	119.1	2.436	20	110.3	127.9	0A
deep foraging	sum	juvs	147.3	2.251	21	139.2	155.4	B
deep foraging	sum	nb	165.7	3.256	20	153.9	177.5	C
deep foraging	aut	juvs	156	1.986	21	148.9	163.2	C
deep foraging	aut	nb	174.4	2.819	20	164.2	184.6	D
deep foraging	win	juvs	156.1	1.8	21	149.7	162.6	C
deep foraging	win	nb	174.5	2.425	20	165.7	183.3	D
travelling	sum	juvs	35.26	2.064	21	27.84	42.68	1
travelling	sum	nb	53.64	2.966	20	42.91	64.38	3
travelling	aut	juvs	43.97	1.979	21	36.86	51.08	23
travelling	aut	nb	62.35	2.63	20	52.83	71.87	456
travelling	win	juvs	44.08	2.565	21	34.87	53.3	23
travelling	win	nb	62.47	2.867	20	52.09	72.85	56
prospecting	sum	juvs	96.63	2.361	21	88.14	105.1	78
prospecting	sum	nb	115	3.153	20	103.6	126.4	90
prospecting	aut	juvs	105.3	2.138	21	97.65	113	90
prospecting	aut	nb	123.7	2.721	20	113.9	133.6	A
prospecting	win	juvs	105.5	2.727	21	95.65	115.3	90
prospecting	win	nb	123.8	2.985	20	113	134.6	A

Table S4: Linear mixed model results concerning multiple comparisons between dive duration (sec) and behavioural clusters for both adults and juveniles across seasons. The depth column corresponds to the mean, SE to the Standard Error. CL is the 95% lower and upper Confidence Intervals. 'Test' indicates statistical significance (lines that do not share a common letter, are significantly different).

cluster	season	statut	duration (sec)	SE	df	lower.CL	upper.CL	test
shallow foraging	sum	juvs	129.4	3.693	21	116.1	142.7	123
shallow foraging	sum	nb	151.1	6.748	20	126.7	175.5	12345 78
shallow foraging	aut	juvs	145.6	3.975	21	131.3	159.9	456
shallow foraging	aut	nb	167.3	6.621	20	143.3	191.2	6 9 A
shallow foraging	win	juvs	166	4.605	21	149.4	182.5	7890
shallow foraging	win	nb	187.7	6.79	20	163.1	212.2	0 BC
medium foraging	sum	juvs	196.5	3.946	21	182.3	210.7	AB D
medium foraging	sum	nb	218.2	6.901	20	193.2	243.1	DE G JK
medium foraging	aut	juvs	212.6	3.902	21	198.6	226.7	C EFGHI
medium foraging	aut	nb	234.3	6.589	20	210.5	258.2	F HI LM OP
medium foraging	win	juvs	233	4.343	21	217.4	248.6	JKLMNOPQR
medium foraging	win	nb	254.7	6.625	20	230.7	278.7	N QRSTU
deep foraging	sum	juvs	269.3	4.534	21	253	285.6	ST V
deep foraging	sum	nb	290.9	7.398	20	264.2	317.7	VW Y
deep foraging	aut	juvs	285.4	4.257	21	270.1	300.7	U WX
deep foraging	aut	nb	307.1	6.96	20	281.9	332.3	X Z
deep foraging	win	juvs	305.8	4.073	21	291.2	320.5	YZa
deep foraging	win	nb	327.5	6.615	20	303.6	351.5	a
travelling	sum	juvs	124.9	4.315	21	109.3	140.4	1
travelling	sum	nb	146.5	7.111	20	120.8	172.3	12 4 7
travelling	aut	juvs	141	4.246	21	125.8	156.3	23456
travelling	aut	nb	162.7	6.79	20	138.1	187.3	3 56 89 A
travelling	win	juvs	161.4	4.913	21	143.8	179.1	7890
travelling	win	nb	183.1	7.005	20	157.7	208.5	0 BC
prospecting	sum	juvs	208.2	4.654	21	191.5	224.9	BCDEF
prospecting	sum	nb	229.9	7.291	20	203.5	256.3	DEFGH JKL O
prospecting	aut	juvs	224.4	4.421	21	208.5	240.3	GHIJ LMN
prospecting	aut	nb	246.1	6.869	20	221.2	270.9	I MN PQ S
prospecting	win	juvs	244.8	5.118	21	226.4	263.2	K OPQR
prospecting	win	nb	266.5	7.118	20	240.7	292.2	R TU

Table S5: Linear mixed model results concerning multiple comparisons between post-dive surface intervals (sec) and behavioural clusters for both adults and juveniles across seasons. The depth column corresponds to the mean, SE to the Standard Error. CL is the 95% lower and upper Confidence Intervals. 'Test' indicates statistical significance (lines that do not share a common letter, are significantly different).

cluster	season	statut	surface (sec)	SE	df	lower.CL	upper.CL	test
shallow foraging	sum	juvs	46.2	1.284	21	41.58	50.81	1
shallow foraging	sum	nb	44.62	2.317	20	36.23	53	1
shallow foraging	aut	juvs	45.91	1.474	21	40.61	51.21	1
shallow foraging	aut	nb	44.33	2.23	20	36.26	52.4	1
shallow foraging	win	juvs	43.93	1.876	21	37.19	50.67	1
shallow foraging	win	nb	42.35	2.352	20	33.84	50.86	1
medium foraging	sum	juvs	73.38	1.46	21	68.13	78.63	2
medium foraging	sum	nb	71.8	2.428	20	63.01	80.59	2
medium foraging	aut	juvs	73.09	1.423	21	67.98	78.21	2
medium foraging	aut	nb	71.51	2.205	20	63.53	79.5	2
medium foraging	win	juvs	71.11	1.71	21	64.97	77.26	2
medium foraging	win	nb	69.53	2.231	20	61.46	77.61	2
deep foraging	sum	juvs	108.1	1.838	21	101.5	114.7	3
deep foraging	sum	nb	106.5	2.771	20	96.46	116.5	3
deep foraging	aut	juvs	107.8	1.657	21	101.8	113.7	3
deep foraging	aut	nb	106.2	2.475	20	97.25	115.2	3
deep foraging	win	juvs	105.8	1.534	21	100.3	111.3	3
deep foraging	win	nb	104.2	2.224	20	96.18	112.3	3
travelling	sum	juvs	41.96	1.704	21	35.84	48.09	1
travelling	sum	nb	40.38	2.576	20	31.06	49.71	1
travelling	aut	juvs	41.68	1.652	21	35.74	47.61	1
travelling	aut	nb	40.1	2.353	20	31.58	48.62	1
travelling	win	juvs	39.7	2.064	21	32.28	47.11	1
travelling	win	nb	38.12	2.507	20	29.04	47.19	1
prospecting	sum	juvs	69.65	1.913	21	62.78	76.53	2
prospecting	sum	nb	68.07	2.7	20	58.3	77.84	2
prospecting	aut	juvs	69.37	1.763	21	63.03	75.7	2
prospecting	aut	nb	67.79	2.411	20	59.06	76.51	2
prospecting	win	juvs	67.39	2.182	21	59.54	75.23	2
prospecting	win	nb	65.8	2.585	20	56.45	75.16	2

Table S6: Summary of environmental variables (SST: Sea Surface Temperature, TKE: Total Kinetics Energy (cm².s-²), CHLA: Chlorophyll A concentration and MLD: Mixed Layer Depth) associated with main clusters (Kernels 50% level, see Figure 6). For each season and group, p values indicate the results of LME models (ns: non-significant, * p<0.05, ** p<0.01, *** p <0.001).

statut	season	cluster	n	SST	*p*	MLD	*p*	TKE	*p*	CHLA	*p*
juveniles	summer	shallow foraging	227	5.5±1.2	*ns*	28.5±13.5	*ns*	0.8±1.0	*ns*	0.13±0.03	*ns*
	summer	medium foraging	111	5.6±1.1	*ns*	27.5±12.7	*ns*	0.9±1.2	*ns*	0.13±0.01	*ns*
	autumn	shallow foraging	14	**6.0±1.4**	***	**46.6±26.7**	***	0.5±0.8	*ns*	0.19±0.09	*ns*
	autumn	medium foraging	68	**2.5±1.7**	***	**89.1±28.3**	***	1.0±1.4	*ns*	0.17±0.02	*ns*
	autumn	deep foraging	38	**0.3±1.4**	***	**103.5±16.2**	***	0.3±0.5	*ns*	0.17±0.02	*ns*
	winter	medium foraging	14	1.8±0.7	*ns*	95.2±28.7	*ns*	1.2±0.7	*ns*	0.22±0.02	*ns*
	winter	deep foraging	107	1.6±2.1	*ns*	107.5±27.9	*ns*	1.3±2.7	*ns*	0.23±0.02	*ns*
non-breeders	autumn	shallow foraging	30	**4.6±2.0**	***	66.8±27.4	*ns*	0.5±0.5	*ns*	0.18±0.03	*ns*
	autumn	medium foraging	25	2.9±1.6	*ns*	76.4±28.8	*ns*	0.6±0.8	*ns*	0.17±0.02	*ns*
	autumn	deep foraging	4	0.8±0.3	*ns*	**114.7±11.1**	***	3.1±2.4	*ns*	0.15±0.02	*ns*
	winter	shallow foraging	9	3.0±1.7	*ns*	96.5±49.6	*ns*	0.5±0.3	*ns*	0.20±0.03	*ns*
	winter	medium foraging	45	2.1±1.6	*ns*	110.4±49.1	*ns*	2.7±5.1	*ns*	0.22±0.03	*ns*
	winter	deep foraging	46	3.1±2.8	*ns*	119.7±55.5	*ns*	1.1±2.5	*ns*	0.23±0.03	*ns*

Annexes

C. Annexe 3 (in prep.)

Influence of changes in body condition on the ontogeny of foraging behaviour in juvenile southern elephant seals

Florian Orgeret1*, Sam Cox1, Henri Weimerskirch1 and Christophe Guinet1

[1]Centre d'Etudes Biologique de Chizé, UMR 7372 - CNRS & Université de La Rochelle, Villiers-en-Bois, 79360, France

*corresponding author: florianorgeret@gmail.com

Abstract

1) The ontogeny of diving and foraging behaviour in marine top predators is poorly known despite its importance in the population recruitment process. This lack of knowledge is partly due to the difficulties of monitoring juveniles in the wild, linked to their high mortality early in life.
2) Pinnipeds are good models for the study of foraging behaviour development because juveniles are large enough to robustly carry tracking devices for many months. Moreover, parental assistance is absent after a juvenile departs for its first foraging trip, eliminating any confounding effects of parental and offspring factors on the development of foraging skills.
3) In this study we monitored 20 newly-weaned southern elephant seal pups from Kerguelen Island for up to 338 days using new archival satellite tags which allow the transmission of diving, accelerometer and location data. We also monitored nine adult females from the colony on their post-breeding trips in order to compare foraging behaviours.
4) Juveniles showed a gradual improvement of diving and foraging skills. They adjusted their swimming effort according to changes in their body condition over time. They did not appear to exceed their aerobic physiological diving limits but their dives were constrained by their smaller size. Change in buoyancy could also influence their decision to either keep foraging, return to land or to change their foraging habitat.
5) Our study describes the ontogenetic changes in diving aptitude and therefore constraints with age. This knowledge is critical to understanding how the survival of first-year juveniles, and therefore elephant seal populations, might be affected by

changes in environmental conditions that influence the vertical accessibility of prey within the water column.

Keywords: Accelerometer. Archival satellite relayed tags. Diving behaviour. Early-life. First-year juveniles. Foraging behaviour. Ontogeny. Southern elephant seals.

Introduction

Animal behaviour is influenced by evolutionary mechanisms, such as phylogeny and adaptation, and proximate mechanisms, such as physiology and ontogeny ("the four Tinbergen questions", Tinbergen, 1963). In aquatic environments dives performed by air-breathing animals are constrained by a need to return to the surface to replenish oxygen supplies (Butler & Jones, 1997). Diving behaviour, in this case, provides a good example of how a combination of the four Tinbergen questions can be applied to understand and describe characteristics of complex behaviours (Bateson & Laland, 2013). In spite of the variety of adaptations that exist (Ponganis, 2015) the constraint imposed by foraging underwater is a powerful selective force leading to a high degree of evolutionary convergence in marine bird and mammal species (Halsey, Butler, Blackburn, Huey, & Losos, 2006). A large number of studies have described the influence of physiology on the ability of an individual to store oxygen, which in turn affects their diving aptitude (Costa, Kuhn, Weise, Shaffer, & Arnould, 2004). However, relatively few studies have investigated the fourth Tinbergen question: the importance of ontogeny on diving behaviour (e.g. Horning & Trillmich, 1997). This is likely because tracking juveniles for an appropriate period of time is challenging, particularly since this life stage typically displays high mortality rates (Hazen et al., 2012).

Several factors may influence the ontogeny of diving behaviour of juveniles. The first concerns the physiological development, such as growth, size, body composition and apnoea capacity (Kooyman, 1989), alongside experience acquisition such as cognition, memory development and learning ability (Dukas & Ratcliffe, 2009). Environmental factors, such as prey abundance and distribution, and aspects of the physical seascape, including oceanographic and bathymetry features, may also influence diving behaviour of individuals (Halsey, Blackburn, & Butler, 2006; Austin, Bowen, McMillan, & Iverson, 2006).

Environmental factors are known to influence the horizontal and vertical distribution and therefore the availability of the foraging resources (Charrassin, Maho, & Bost, 2002). The

ability of juveniles to locate high quality foraging patches in their environment is less developed than that of adults, putting them at a competitive disadvantage (de Grissac, Bartumeus, Cox, & Weimerskirch, 2017). If juveniles fail to catch prey at a rate high enough to survive, they will need to compensate by increasing their foraging effort (Daunt, Afanasyev, Adam, Croxall, & Wanless, 2007). If this is beyond their physiological capacity (ADL, Kooyman, 1989) they may die (Daunt et al., 2007; Orgeret, Weimerskirch, & Bost, 2016). The development of foraging aptitude in juveniles therefore has a strong influence on their life history and fitness (Stearns, 1976), and the demographic trend of populations (Sæther et al., 2013).

To survive, young animals must thus be able to improve their foraging skills by learning as quickly as possible how to find and capture their prey and how to adjust their foraging effort without exceeding their physiological limits. When attempting to understand how juvenile foraging behaviour develops, it is necessary to disentangle the changes related to age, sex, size and physiology from changes resulting from seasonal variation in environmental conditions and prey availability (Breed, Bowen, & Leonard, 2011).

Recent developments in pinniped bio-logging technologies allow the measurement and transmission of both behavioural and physiological information (e.g. prey capture rates, swimming effort and changes in buoyancy from accelerometer and depth measurements, Cox et al., 2017). Pinnipeds represent good models for studying the development of foraging strategies (e.g. Carter et al., 2017). Juveniles are large and can robustly carry electronic devices for many months. Most of the seals become nutritionally independent from their mothers before foraging independently, so parental influence on foraging skill development is considered to be null. Condition at departure should thus strongly influence the amount of time available to develop their foraging skills and therefore the probability of survival.

In deep diving phocids like elephant seals, the buoyancy of an individual is determined by its body composition, particularly by the ratio of lipid to lean tissue (Biuw, McConnell, Bradshaw, Burton, & Fedak, 2003). Southern elephant seals perform drift dives that are characterized by a prolonged phase of slow descent during which seals drift passively through the water column, likely allowing the animal to rest and/or digest (Crocker, Le Boeuf, & Costa, 1997). The rate of the vertical change in depth during these drifts is largely affected by the proportion of lipid tissue in the body, with fatter seals exhibiting less negative drift rates compared to leaner seals (Biuw et al., 2003). Temporal changes in drift rates in response to

prey catch attempt (PrCA) rates and swimming effort can therefore be used to more precisely examine the ontogeny of foraging efficiency in relation to environmental changes.

The aim of this study is to describe the ontogeny of diving and foraging behaviour in newly-weaned southern elephant seals (*Mirounga leonina*) at Kerguelen Island (Southern Ocean) during their first trips at sea. Using ARGOS satellite telemetry to relay accelerometer, dive and location data (Cox et al., 2017), ontogenetic processes were disentangled from the effect of seasonality in resource availability. Specifically, we examined (1) the general dispersion of the pups in relation to the bathymetry of the Kerguelen plateau, (2) the development and adjustment of diving and foraging behaviour related to changes in buoyancy of juveniles in comparison to that observed in adult females from the same colony, (3) the physiological limits of juveniles and if they had been stretched in order to compensate for lower foraging efficiency, (4) how body condition changes influenced the foraging decisions of juveniles, i.e. to remain at sea or to return on land, and (5) how they changed their foraging behaviour in response to bathymetric and seasonal environmental patterns.

Materials and Methods

Ethics statement and tag deployment

All scientific procedures were approved by the Ethics Committee of the French Polar Institute (IPEV). We equipped 20 juveniles with tags at Kerguelen Islands (49°204S, 70°204E, Fig. 1) during November/December 2014 (Table 1). Juveniles were fitted with head-mounted DSA tags (Wildlife Computers) as well as SPOT tags (Wildlife Computers). This allowed the monitoring of juveniles beyond the lifespan of the DSA tags because SPOT tags drain the battery at a slower rate. We also equipped nine post-breeding adult females (mean mass ± sd = 267 ± 60 kg; mean length ± sd = 257 ± 38 cm) with time-depth recorders and accelerometers (TDR-MK10-X, Wildlife Computers) at the end of October between 2010 and 2015. These were later used for comparisons of diving depth, duration and buoyancy change. Following capture, all animals were anaesthetized using a 1:1 of Tiletamine and Zolazepam (Zoletil 100) injected intravenously.

Tag specifications and diving parameters

The DSA tags used for juveniles enabled a new method of collecting, abstracting and transmitting processed accelerometer and dive data via the Argos System (Collecte Localisation Satellites - CLS, Toulouse, France). The advantages of this system are that real-

time diving data could be transmitted through the Argos System (c. 5 dives daily) and tags did not need to be recovered to retrieve the data. Tags used on the adult females were recovered when they returned to shore for their annual moult (January) and the data were retrieved. A full description of the tag specifications and on-board processing algorithms can be found in Cox et al. (2017).

High resolution datasets from the adults were processed using the same abstraction methods as implemented on-board the DSA tags that the pups were equipped with so that the two datasets would be comparable (Cox et al., 2017). Following this, all data were formatted to create a dive profile summary across three dive segments: descent, bottom and ascent. In this study, the following dive metrics were analysed: maximum dive depth (m), total dive duration (s), surface interval (s), descent and ascent swimming efforts (scaled by duration and used as an index of energy expenditure, in m.s-3), and prey catch attempt rates (PrCA; time spent catching prey in a segment scaled by duration). Total swimming efforts reflected the sum of stroke rate and flipper movement intensity and corresponded to peaks in acceleration (m.s-2) on the lateral (y) axis

Body Mass Index at departure

We applied a linear regression between body mass at equipment or departure (see supplementary material for details) against length at weaning, and took the residual values from that regression as the Body Mass Index (BMI, Table 1). The calculated BMI was independent from body length and was used to compare individuals (Guinet, Roux, Bonnet, & Mison, 1998).

Drift dives and drift rate (DR)

Drift dive segments were identified using a filtering process similar to that described in Biuw et al. (2003) and Gordine, Fedak, & Boehme (2015), but modified to incorporate information from the accelerometer data on swimming effort and PrCA rates. First, the first (descent) and last (ascent) segments of a dive were removed. Second, all segments within which PrCA behaviour was detected were removed. Third, according to the bimodal distribution in swimming efforts, segments with a swimming effort exceeding 4 m.s-3 were removed. Fourth, the vertical speed of a segment was calculated by dividing the difference in depth by the time duration of the segment. Unrealistically high speeds for a drift dive were identified by plotting the vertical speed distribution and comparing outliers to speeds reported

in the literature. Vertical speeds below -0.3 m.s-1 or above 0.6 m.s-1 were removed. Dive segments with null vertical speed were also removed. Fifth, any drift segments that did not last at least 40% of the total dive time were removed, as a drift dive should last long enough for an individual to rest and/or process food. Finally, to account for lung compression with pressure as animals descend during a dive, we only used the segments with an initial depth of at least 50 m and a final depth of 600 m maximum (Biuw et al., 2003). Drift rate (DR) is expressed in m.s-1, with positive values relating to positively buoyant periods and negative values to negatively buoyant periods.

Aerobic Dive Limit (ADL)

The theoretical aerobic dive limits (tADL, Kooyman, 1989) of juveniles were estimated to be between 4 and 6 min for juveniles for the first 100 days at sea (Hindell et al., 1999) and up to 18 min after 6 months at sea (Irvine, Hindell, van den Hoff, & Burton, 2000). For adult females it was estimated to be between 28 to 30 min by Hindell, Slip, Burton, & Bryden (1992). We used these as threshold values to compare with the dive durations of the pups in our study and to quantify the theoretical proportion of anaerobic dives. To estimate the behavioural aerobic dives limits (bADL) and define the breaking point in the relationship between surface intervals and dive duration we followed the method of Kooyman (1989). Dives with durations exceeding this breaking point were considered as anaerobic.

Bathymetry

Bathymetry was obtained from the ETOPO1 bathymetric dataset, freely downloadable from NOAA at a one degree resolution (see supplementary material for details).

Nyctemeral Dives

We used the maptools R package to associate each dive location to its associated solar azimuth and time of the day (daylight or night) according the nautical twilight definition. A mean depth by week since departure was then calculated and used to assess differences in behaviour between night and day (nycthemeral behaviour).

Statistics

All data analysis was performed in R, version 3.2.2 (R Core Development Team 2016). All numbers were given as means ± sd and the significance level was set as p=0.05.

Changes in diving behaviour parameters: juveniles vs adults

Annexes

In order to study nonlinear responses in diving parameters relative to time since departure (e.g. Fig. 2) or other diving parameters, we fitted generalised additive mixed effects models (GAMMs) via the mgcv package (Wood, 2017). Smoothers were applied to the co-variables (time since departure and diving parameters) in an interaction with age (adult vs juvenile) to test differences. Smoothers were fitted using cubic regressions splines with extra shrinkage to avoid over-fitting. We included a corAR1 structure in all models to account for temporal autocorrelation (Zuur, Ieno, Walker, Saveliev, & Smith, 2009). A random effect of individuals was included. To satisfy normality of residuals, response variables were filtered, square rooted or log transformed (see supplementary material). GAMMs were fitted with a Gaussian error distribution and identity link function. Final model estimates were obtained using restricted maximum likelihood and then back-transformed for plotting. All model outputs are in the supplementary material.

Changes in dive duration and drift rate in relation to individual body condition

In order to estimate individuals' coefficients (intercepts & slopes) for changes in dive duration or DR with time we used linear mixed effects random slope intercepts models (LME) with individuals included as a random effect using the lme4 package (Bates et al., 2017) with Gaussian error distribution. For each LME we used the MuMIn package (Barton, 2009) to estimate the conditional (R^2c) and marginal (R^2m) R squared values, which assess the fit of the fixed and entire model respectively. Slope and intercept values for each individual were then extracted and correlation between these values and co-variables (such as the BMI) was tested by fitting a simple linear model (LM).

Results

Spatial Distribution

All pups left the natal colony in December 2014 (Table 1), the majority headed west of Kerguelen, while two individuals went east (Fig. 1). Within the first 100 days, both the DSA and SPOT tags stopped transmitting for eight individuals, which suggests early mortality. The majority of the dives occurred in pelagic water but some were benthic and occurred on the Kerguelen plateau (Table 1). Three individuals (#140072, #140062 and #140066) were particularly faithful to the plateau at the end of the monitoring, with a higher proportion of benthic dives located on the Kerguelen plateau (Table 1).

Ontogeny of diving and foraging behaviour: juveniles vs adults

Annexes

Changes in diving depth

Changes in diving behaviour over time showed strong differences between juveniles (Fig. 2) and adult females (Fig. 3). Juvenile diving depth increased over time, and reached an average of 115 ± 21 m during the first 50 days (max 456 m). Juveniles progressively increased their dive depths to a mean maximum of 227 ± 50 m after 8 months, whereas the mean diving depth for adult females was 474 ± 79 m across the entirety of their trip. Three above mentioned individuals performed benthic dives, although mostly in waters shallower than 250 m (max 768 m) on the Kerguelen plateau (Fig. 2).

Changes in drift rate and swimming effort adjustment

In most cases, juvenile DR exhibited three phases characterised by periods during which they become negatively or positively buoyant (Fig. 2). Based on these general changes in buoyancy, the monitoring period was split into three phases (see Fig. 4): (1) departure (up to 50 days); (2) central phase (between 50 and 100 days); and (3) return and haul out (after 100 days).

Diving rate decreased for all individuals during the first phase. For nine individuals the second phase corresponded to an increase in DR culminating in a switch to positive buoyancy ($DR>0$) after 93 ± 15 days, whilst the other 11 individuals remained negatively buoyant ($DR<0$, Fig. 2). The third phase corresponded to a new decrease in DR, as was exhibited by three individuals (the tags of other individuals had stopped transmitting before this phase was reached). Adult females only significantly reduced their ascent swimming effort related to gradual changes in their body condition over time, without becoming positively buoyant (Fig. 3). In contrast, juveniles reduced both their descent and ascent swimming efforts inversely related to changes in DR (Fig. 2).

Change in foraging behaviour

During the first 100 days following departure, juveniles performed about twice as many PrCA compared to the adults. Juvenile PrCA rates decreased over the first 100 days, after which they stabilized at a level comparable to those observed for adults (Fig. 5).

Physiological diving limits in relation to swimming and foraging effort

Surface intervals were shorter for juveniles (1.15 ± 0.14 min) compared to adult females (2.0 ± 0.17 min, LM: $F = 175.2$, $p < 0.001$, $R^2 = 0.86$). There was a slight increase in

surface interval as dive duration and depth increased (Fig. 6). The shape of the relationship between the duration of the dive and the corresponding surface interval did not reveal a bADL for juveniles, nor for adults. The proportion of dives exceeding the tADL changed according to trip phases (Fig. 4): 1) 76 ± 22% of departure phase dives exceeded 6 min; 2) 16 ± 10% of central phase dives were above 10 min; and 3) 20 ± 15% of return phase dives were above 18 min. Average dive time for juveniles was 12.9 ± 5.0 min, maximium 34.7 min. In contrast, adult female dive duration averaged 18.5 ± 5 min. For a given dive duration, pups exhibited shorter post-dive surface intervals compared to adult females (Fig 6). Post-dive surface intervals increased in relation to total swimming effort performed during the dive. This relationship was especially true for juveniles (Fig. 6). Surface intervals decreased with increasing PrCA rates during a dive in the adult females only (Fig. 6).

First juveniles foraging trip keys steps in relation to changes in body condition

On land before departure

Between tag deployment and departure to sea, juveniles spent on average 9.7 ± 6.6 days on land (Table 1). The time spent on land between equipment and departure (Table 1) was positively correlated with BMI at equipment (LM: $F = 13.22$, $p < 0.02$, $R^2 = 0.39$).

Departure

Initial DR values were positive for 17 juveniles (0.15 ± 0.04 m.s-1) and negative for 3 (-0.21 ± 0.02 m.s-1), and were unrelated to BMI at departure (LM: $F = 0.19$, $p = 0.67$, $R^2 = 0.01$). The decrease in DR over time, estimated from random effects (LME: $R^2m = 0.47$; $R^2c = 0.81$), was negatively correlated with the initial DR values observed ($F = 41.9$ $p < 0.01$, $R^2 = 0.69$). Dive duration of juveniles during the departure phase was positively correlated to departure length (LM: $F = 17.1$, $p < 0.01$, $R^2 = 0.46$), but not with departure BMI (LM: $F = 2.2$, $p = 0.158$, $R^2 = 0.06$). Increases in dive duration during the first 50 days, estimated from random effects (LME: $R^2m = 0.05$, $R^2c = 0.53$), were positively correlated to BMI at departure (LM: $F = 6.5$, $p = 0.02$, $R^2 = 0.23$).

Return

The transition to positive buoyancy was concomitant with the return phase for eight out of the nine individuals who became positively buoyant (Fig. 7). All of them were foraging in oceanic waters. Turning points, i.e. when animals started to swim back to shore, ranged

between 500 and 2600 km away from their departure location. Diving rates tended to decrease in the return phase (Fig. 7).

Haul outs and habitat changes

The individuals who spent time foraging on the Kerguelen plateau (2 males and 1 female) were negatively buoyant while doing so, while animals foraging in oceanic waters became positively buoyant (Fig. 7). Their Haul out durations were shorter (2.9 ± 2.59 days vs 8.7 ± 4.4 days, Kruskall-Wallis: $X^2 = 11.6$, $p < 0.01$, see supplementary materials). Comparing PrCA rates performed in oceanic vs neritic waters revealed no significant differences (LME, $F = 1.93$, $p = 0.164$, $R^2c = 0.00$, $R^2m = 0.18$). However, pups foraging in oceanic waters improved their body condition more efficiently, even when controlling PrCA rates for swimming effort, than those foraging on the Kerguelen plateau (LME: $F = 189.8$, $p < 0.01$, $R^2c = 0.35$, $R^2m = 0.69$; Fig. 8).

Seasonal effect on nycthemeral behaviour

Juvenile seals started exhibiting a nycthemeral diving pattern soon after leaving their natal colony, with differences between day and night diving depths increasing over time, most markedly after 10 weeks at sea i.e. the beginning of the austral winter (Fig 9).

Discussion

Innovative on-board satellite relay data tags (Cox et al., 2017) permitted us to retrieve dive data (depth, dive duration and surface intervals) and accelerometer data (swimming effort, PrCA) from a free-ranging marine predator in real time. These data allowed us to describe changes in juvenile southern elephant seal diving behaviour, foraging efficiency, body condition, physiological limits and foraging habitat during their first year at sea following weaning. This study highlights the importance of combining precise metrics of diving behaviour (e.g. swimming effort, PrCA, DR) in order to understand the mechanisms driving ontogenetic changes of foraging behaviour in deep diving marine top predators.

Differences between juvenile and adult female diving behaviour

Distribution, dive depth and dive duration

After departure from Kerguelen Island, juveniles present the same general dispersion pattern (Fig. 1) as described in a study from Macquarie Island by McConnell, Fedak, Burton, Engelhard, & Reijnders (2002). Juveniles performed shallower and shorter dives compared to

adult females from either post-breeding trips or post-moult trips (Bailleul et al., 2007). Nevertheless, juveniles and most adult females tended to target oceanic and productive inter-frontal zones located east of Kerguelen Island (Bailleul et al., 2010), while subadult males foraged benthically on the Kerguelen and Antarctic Plateau (Bailleul et al., 2007). These findings are consistent with those of Hindell et al. (1999) and Irvine et al. (2000).

Buoyancy and swimming effort

Female post-breeding elephant seals are known to make adjustments in swimming effort according to changes in buoyancy (e.g. Richard et al., 2014). Transportation costs during transit (descent and ascent phases) are minimal at neutral buoyancy, but a 1% deviation from this can induce a 20% increase in swimming effort for the dive, with direct consequences on dive duration (Richard et al., 2014). Remarkably juveniles were also able to finely adjust their swimming effort in response to changes in buoyancy. .

To our knowledge this is the first time that this adjustment has been observed in juvenile diving predators. This suggests that juvenile southern elephant seals are rapidly able to optimize behaviour (swimming effort or dive duration) during the transit phases of the dive to benefit from buoyant forces. This behavioural change implies the possible presence of rapid learning, adapted behavioural posture, and instinctive adjustment against drag forces (Williams et al., 2000). Alternatively this can reveal a fine eco-physiological tuning of diving behaviour (dive duration) in relation to remaining oxygen stores, which could vary according to the foraging effort performed by the pups (Ponganis, 2015).

Change in foraging success

Immediately following departure from Kerguelen, juveniles exhibited higher PrCA rates compared to adult females. Pups exhibited a concomitant decrease in buoyancy, suggesting a comparatively low success rate. This could be the result of (1) poor prey handling skills, (2) opportunistic behaviour, or (3) a reliance on smaller and less nutritious prey (Marchetti & Price, 1989). There is support for the latter of these hypotheses as a number of studies (e.g. Walters et al., 2014) have shown that the diet of juvenile elephant seals during their first year at sea is predominantly composed of krill (*Euphausia sp.*).

After 100 days at sea, juvenile PrCA rates decreased significantly to levels reflective of those observed for adults. However, despite these decreased PrCA rates, most juveniles became positively buoyant suggesting a shift in diet and/or an improvement of foraging skills.

At this time, which corresponds to the end of the austral summer, nycthemeral behaviour of juveniles became much more pronounced (Fig. 9).

This change in behaviour may suggest that the juveniles' access to higher quality prey might be restricted by their limited diving ability initially. This change toward nycthemeral behaviour also correlated with improvement in body condition and a reduction in PrCA rate (Fig. 5) and thus may reveal improving diving aptitude related to physiological capacities. This should allow them to follow prey at deeper depth when they deepen their dives during the day.

Physiological limits

Because of their smaller size, juveniles should have a higher metabolic rate than adults (Boyd & Hoelzel, 2002) and face physiological limitations that constrain their diving ability, such as oxygen storage capacity in blood and muscle. We noted that juveniles exceeded the tADL for many of their dives while no bADL could be detected (Fig. 4). This suggests an under-estimation of their physiological limits, as appears also the case for other species (Hassrick et al., 2010).

Absolute surface intervals were shorter in juveniles (~1.2 min ± 0.1) compared to adults, as was observed in other studies of southern elephant seals (Hindell et al., 1992; Irvine et al., 2000). Juveniles of several other air-breathing marine top predators perform longer or equal surface intervals compared to adults, even if they present lower diving skills, e.g. juvenile king penguins (Orgeret et al., 2016), Weddell seals (Burns, 1999) or Australian sea lions (Fowler, Costa, Arnould, Gales, & Kuhn, 2006). Surface duration increased with the total swimming effort performed during the previous dive, especially in the case of juveniles where the change in the slope of the relationship was stronger that of adults (Fig. 4). Recent studies suggest that there is a positive relationship between surface interval relative to total dive duration and swimming effort during the previous dive (Day, Jouma'a, Bonnel, & Guinet, 2017; Jouma'a et al., 2016). This suggests that slight increases in swimming effort caused juveniles to increase their time at the surface in order to breathe and recover, even if they needed to spend less time at the surface compared to adults. Day et al. (2017) showed that PrCA rates positively influenced post-dive surface duration in adult females, likely because catching prey induces higher energy expenditure through swimming effort, turning movements and digestive costs.

The adult females we studied showed the contrary, they tended to decrease their recovery time at the surface after a high level of PrCA rates (> 0.1, Fig. 5), although this effect was not detected in juveniles. Many diving predators are known to increase their dive descent angles when they find food (e.g. penguins, Hanuise, Bost, & Handrich, 2013), which should be accompanied by an increase in foraging effort and thus by a reduction in surface interval. Because of their higher energy requirements, juveniles might be less capable of storing oxygen reserves than adults. It seems therefore that juveniles are not able to decrease their surface intervals following highly successful foraging dives in order to return to foraging depth more rapidly.

Changes in buoyancy in relation to foraging trips and habitat

Time to departure and body condition

Once a pups is weaned and its mother has departed to sea, it will spend 4-6 weeks fasting on land and/or within inshore waters immediately surrounding the island. This period is critical to ensure a transition to pelagic life (Castellini, 1996). Juveniles with a higher BMI at equipment were found to leave the colony later than lighter ones, which is consistent with the findings of Arnbom, Fedak, Boyd, & McConnell (1993).

No relationship was found between BMI and buoyancy at departure, which suggests that BMI does not provide precise information on the real condition of the pups. Achieving a more accurate measure of a pup's condition would require an assessment of its body composition (percentage body fat, lean and bones tissues) at departure. However, pups appear to leave on foraging trips only when body reserves are sufficient in order to ensure adequate thermoregulation but not too great so as to veer too far away from neutral buoyancy as that would increase the cost of transport (Williams et al., 2000).

The foraging trip: three important phases

As described in previous studies (Biuw et al., 2003; McConnell et al., 2002), the change in body condition after departure allowed the delineation of three important phases in a juvenile's first trip to sea, namely: 1) departure, 2) foraging, and 3) return (Fig. 4), .

Phase 1: Deterioration of body condition

Dive duration over time increased more rapidly with increasing BMI at departure. This is consistent with previous findings (Hindell et al., 1999; Irvine et al., 2000), including a

demographic study by McMahon, New, Fairley, Hindell, & Burton (2015) which indicated that weaning mass and conditions are important factors in the survival of first-year juvenile southern elephant seals. Individuals with a high BMI may have more time to develop their physiological aptitude compared to those with a lower BMI, but animals that expend more energy early on improve their diving skills more rapidly.

The first phase of their offshore foraging trip was associated with a decrease in body condition for all juveniles. Pups of higher buoyancy at departure experienced a more rapid deterioration in body condition than the other individuals. This could be explained by the fact that more buoyant pups encounter higher energetic costs of diving compared to pups close to neutral buoyancy. Following this first period of body condition decline, the tags of eight pups stopped transmitting. This was within the first 100 days spent at sea, and all but one of them (dying within two weeks of departure) were negatively buoyant when they died. This high rate of early mortality suggests that the beginning of a pups' foraging life is particularly challenging and poses many constraints. This could provide an important mechanism for understanding the high mortality that occurs in the first year of a southern elephant seals' life (~40%, Pistorius, Bruyn, & Bester, 2011).

Phase 2: Improvement of body condition

After the first phase, among the 12 individuals surviving more than 100 days, nine were foraging successfully enough to become positively buoyant, while three remained negatively buoyant. As shown in Fig. 7, this transition may act as a signal for return to land. Remaining close to neutral buoyancy is optimal for minimizing transport costs. However, when individuals are near neutral buoyancy, small changes in density lead to large changes in buoyancy (Biuw et al., 2003). Increasing transportation costs related to increased buoyancy could trigger the decision to come back ashore to fast to not incur increasing transportation cost with increasing buoyancy while diving. This behaviour could contribute to the spatial segregation between age classes (Field, Bradshaw, Burton, Sumner, & Hindell, 2005). As individuals get older and grow in size, exceeding neutral buoyancy appears to be more and more difficult and therefore less frequent.

Seals therefore remain at sea for longer durations, allowing them to forage further away and to explore and discover new important foraging areas. Pups returning ashore positively buoyant were found to remain on land for a longer duration compared to those arriving negatively buoyant. This further supports the idea that buoyancy acts as a prompt to

return to shore to fast, and adjusting buoyancy could be one of the functions of these haul outs (Field et al., 2005).

Phase 3: A change in foraging habitat

After their first trip, three individuals (#140066, #140062 and #140077) remained on the Kerguelen plateau. Two of them did not manage to become positively buoyant during this first trip. Despite our small sample, foraging success experienced early in life appears to be influenced by a choice of two strategies: benthic vs pelagic. The diving behaviour and foraging site fidelity of immature southern elephants (<4 year old) is poorly known. Describing these would be important to the understanding of the proximate causes of the ontogenetic shifts in habitat preference occurring early in life (Chaigne, Authier, Richard, Cherel, & Guinet, 2013).

While pups that foraged in oceanic waters became positively buoyant, those that foraged benthically on the Kerguelen Plateau remained negatively buoyant despite their identical PrCA rates (Fig. 8). Several non-exclusive hypotheses could explain such differences in foraging efficiency, i.e. the ratio between energy intake and expenditure, a greater foraging cost, diet composition, and prey size and energy content.

Conclusion

This study highlights the importance of comparing juvenile diving behaviour with that of adults in order to disentangle the effect of the environment on the ontogeny of the foraging behaviour. Accelerometer data relayed by satellite allowed us to relate foraging skills and changes in body condition to changes in foraging decisions and foraging habitats. This could partially explain the ontogenetic process in habitat shift and spatial segregation in marine diving predators. Because of their smaller size, juveniles were restricted in their foraging aptitude compared to adult females. However, following seasonal environment changes, they improved their diving and foraging efficiency and showed a remarkable ability to adjust their diving behaviour according to their body condition. Future studies should ascertain the value of different habitats alongside the importance of physiological development and their impacts on mortality rates of newly-weaned deep diving marine predators. This understanding could be critical in predicting changes in population dynamics of southern elephant seals.

Acknowledgments

This study was funded by an Advanced Grant from the European Research Council as part of the EARLYLIFE program under the European Commission's Seventh Framework Programme (grant agreement FP7/2007–2013/ERC-2012-ADG_20120314; PI Dr Henri Weimerskirsch) and was supported by IPEV (program 109; PI Dr Henri Weimerskirsch).

References (1620)

Arnbom, T., Fedak, M. A., Boyd, I. L., & McConnell, B. J. (1993). Variation in weaning mass of pups in relation to maternal mass, postweaning fast duration, and weaned pup behaviour in southern elephant seals (Mirounga leonina) at South Georgia. Canadian Journal of Zoology, 71(9), 1772–1781. doi:10.1139/z93-252

Austin, D., Bowen, W. D., McMillan, J. I., & Iverson, S. J. (2006). Linking movement, diving, and habitat to foraging success in a large marine predator. Ecology, 87(12), 3095–3108. doi:10.1890/0012-9658(2006)87[3095:LMDAHT]2.0.CO;2

Bailleul, F., Authier, M., Ducatez, S., Roquet, F., Charrassin, J.-B., Cherel, Y., & Guinet, C. (2010). Looking at the unseen: combining animal bio-logging and stable isotopes to reveal a shift in the ecological niche of a deep diving predator. Ecography, 33(4), 709–719. doi:10.1111/j.1600-0587.2009.06034.x

Bailleul, F., Charrassin, J.-B., Ezraty, R., Girard-Ardhuin, F., McMahon, C. R., Field, I. C., & Guinet, C. (2007). Southern elephant seals from Kerguelen Islands confronted by Antarctic Sea ice. Changes in movements and in diving behaviour. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 54(3–4), 343–355. doi:10.1016/j.dsr2.2006.11.005

Barton, K. (2009). MuMIn: multi-model inference. R package version 1. 0. 0. Http://R-Forge. r-Project. Org/Projects/Mumin/.

Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S., Christensen, R. H. B., Singmann, H., … Green, P. (2017). lme4: Linear Mixed-Effects Models using “Eigen” and S4 (Version 1.1-14). Retrieved from https://cran.r-project.org/web/packages/lme4/index.html

Bateson, P., & Laland, K. N. (2013). Tinbergen’s four questions: an appreciation and an update. Trends in Ecology & Evolution, 28(12), 712–718. doi:10.1016/j.tree.2013.09.013

Biuw, M., McConnell, B., Bradshaw, C. J. A., Burton, H., & Fedak, M. (2003). Blubber and buoyancy: monitoring the body condition of free-ranging seals using simple dive characteristics. Journal of Experimental Biology, 206(19), 3405–3423. doi:10.1242/jeb.00583

Boyd, I. L., & Hoelzel, A. R. (2002). Energetics: consequences for fitness. Marine Mammal Biology: An Evolutionary Approach, 247–277.

Breed, G., Bowen, W., & Leonard, M. (2011). Development of foraging strategies with age in a long-lived marine predator. Marine Ecology Progress Series, 431, 267–279. doi:10.3354/meps09134

Burns, J. M. (1999). The development of diving behavior in juvenile Weddell seals: pushing physiological limits in order to survive. Canadian Journal of Zoology, 77(5), 737–747. doi:10.1139/z99-022

Butler, P. J., & Jones, D. R. (1997). Physiology of diving of birds and mammals. Physiological Reviews, 77(3), 837–899.

Carter, M. I. D., Russell, D. J. F., Embling, C. B., Blight, C. J., Thompson, D., Hosegood, P. J., & Bennett, K. A. (2017). Intrinsic and extrinsic factors drive ontogeny of early-life at-sea behaviour in a marine top predator. Scientific Reports, 7(1), 15505. doi:10.1038/s41598-017-15859-8

Castellini, M. (1996). Dreaming About Diving: Sleep Apnea in Seals. Physiology, 11(5), 208–214.

Chaigne, A., Authier, M., Richard, P., Cherel, Y., & Guinet, C. (2013). Shift in foraging grounds and diet broadening during ontogeny in southern elephant seals from Kerguelen Islands. Marine Biology, 160(4), 977–986. doi:10.1007/s00227-012-2149-5

Charrassin, J.-B., Maho, Y. L., & Bost, C.-A. (2002). Seasonal changes in the diving parameters of king penguins (Aptenodytes patagonicus). Marine Biology, 141(3), 581–589. doi:10.1007/s00227-002-0843-4

Costa, D. P., Kuhn, C. E., Weise, M. J., Shaffer, S. A., & Arnould, J. P. Y. (2004). When does physiology limit the foraging behaviour of freely diving mammals? International Congress Series, 1275, 359–366. doi:10.1016/j.ics.2004.08.058

Cox, S. L., Orgeret, F., Gesta, M., Rodde, C., Heizer, I., Weimerskirch, H., & Guinet, C. (2017). Processing of acceleration and dive data on-board satellite relay tags to investigate diving and foraging behaviour in free-ranging marine predators. Methods in Ecology and Evolution, n/a-n/a. doi:10.1111/2041-210X.12845

Crocker, D., Le Boeuf, B., & Costa, D. (1997). Drift diving in female northern elephant seals: Implications for food processing. Canadian Journal of Zoology, 75, 27–39. doi:10.1139/z97-004

Daunt, F., Afanasyev, V., Adam, A., Croxall, J. P., & Wanless, S. (2007). From cradle to early grave: juvenile mortality in European shags Phalacrocorax aristotelis results from inadequate development of foraging proficiency. Biology Letters, 3(4), 371–374. doi:10.1098/rsbl.2007.0157

Day, L., Jouma'a, J., Bonnel, J., & Guinet, C. (2017). Acoustic measurements of post-dive cardiac responses in southern elephant seals (Mirounga leonina) during surfacing at sea. Journal of Experimental Biology, 220(9), 1626–1633. doi:10.1242/jeb.146928

de Grissac, S., Bartumeus, F., Cox, S. L., & Weimerskirch, H. (2017). Early-life foraging: Behavioral responses of newly fledged albatrosses to environmental conditions. Ecology and Evolution, 7(17), 6766–6778. doi:10.1002/ece3.3210

Dukas, R., & Ratcliffe, J. M. (2009). Cognitive Ecology II. Chicago, IL: University of Chicago Press.

Field, I. C., Bradshaw, C. J. A., Burton, H. R., Sumner, M. D., & Hindell, M. A. (2005). Resource partitioning through oceanic segregation of foraging juvenile southern elephant seals (Mirounga leonina). Oecologia, 142(1), 127–135. doi:10.1007/s00442-004-1704-2

Fowler, S. L., Costa, D. P., Arnould, J. P. Y., Gales, N. J., & Kuhn, C. E. (2006). Ontogeny of diving behaviour in the Australian sea lion: trials of adolescence in a late bloomer: Ontogeny of diving in Australian sea lions. Journal of Animal Ecology, 75(2), 358–367. doi:10.1111/j.1365-2656.2006.01055.x

Gordine, S. A., Fedak, M., & Boehme, L. (2015). Fishing for drifts: detecting buoyancy changes of a top marine predator using a step-wise filtering method. Journal of Experimental Biology, 218(23), 3816–3824. doi:10.1242/jeb.118109

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. Canadian Journal of Zoology, 76(8), 1418–1424. doi:10.1139/z98-082

Halsey, L. G., Blackburn, T. M., & Butler, P. J. (2006). A comparative analysis of the diving behaviour of birds and mammals. Functional Ecology, 20(5), 889–899. doi:10.1111/j.1365-2435.2006.01170.x

Halsey, Lewis G., Butler, P. J., Blackburn, T. M., Huey, A. E. R. B., & Losos, E. J. B. (2006). A Phylogenetic Analysis of the Allometry of Diving. The American Naturalist, 167(2), 276–287. doi:10.1086/499439

Hazen, E., Maxwell, S., Bailey, H., Bograd, S., Hamann, M., Gaspar, P., … Shillinger, G. (2012). Ontogeny in marine tagging and tracking science: technologies and data gaps. Marine Ecology Progress Series, 457, 221–240. doi:10.3354/meps09857

Hindell, M. A., McConnell, B. J., Fedak, M. A., Slip, D. J., Burton, H. R., Reijnders, P. J., & McMahon, C. R. (1999). Environmental and physiological determinants of successful foraging by naive southern elephant seal pups during their first trip to sea. Canadian Journal of Zoology, 77(11), 1807–1821. doi:10.1139/z99-154

Hindell, M. A., Slip, D. J., Burton, H. R., & Bryden, M. M. (1992). Physiological implications of continuous, prolonged, and deep dives of the southern elephant seal (Mirounga leonina). Canadian Journal of Zoology, 70(2), 370–379. doi:10.1139/z92-055

Horning, M., & Trillmich, F. (1997). Ontogeny of Diving Behaviour in the Galápagos Fur Seal. Behaviour, 134(15), 1211–1257. doi:10.1163/156853997X00133

Irvine, L. G., Hindell, M. A., van den Hoff, J., & Burton, H. R. (2000). The influence of body size on dive duration of underyearling southern elephant seals (Mirounga leonina). Journal of Zoology, 251(4), 463–471. doi:10.1111/j.1469-7998.2000.tb00802.x

Jouma'a, J., Le Bras, Y., Richard, G., Vacquié-Garcia, J., Picard, B., El Ksabi, N., & Guinet, C. (2016). Adjustment of diving behaviour with prey encounters and body condition in a deep diving predator: the Southern Elephant Seal. Functional Ecology, 30(4), 636–648. doi:10.1111/1365-2435.12514

Kooyman, G. (1989). Diverse Divers: Physiology and Behaviour, Vol. 23. Pp: Berlin: Springer-Verlag, 200.

Marchetti, K., & Price, T. (1989). Differences in the Foraging of Juvenile and Adult Birds: The Importance of Developmental Constraints. Biological Reviews, 64(1), 51–70. doi:10.1111/j.1469-185X.1989.tb00638.x

McConnell, B., Fedak, M., Burton, H. R., Engelhard, G. H., & Reijnders, P. J. H. (2002). Movements and foraging areas of naïve, recently weaned southern elephant seal pups. Journal of Animal Ecology, 71(1), 65–78. doi:10.1046/j.0021-8790.2001.00576.x

McMahon, C. R., New, L. F., Fairley, E. J., Hindell, M. A., & Burton, H. R. (2015). The effects of body size and climate on post-weaning survival of elephant seals at Heard Island: Bigger seals have higher surival. Journal of Zoology, n/a-n/a. doi:10.1111/jzo.12279

Orgeret, F., Weimerskirch, H., & Bost, C.-A. (2016). Early diving behaviour in juvenile penguins: improvement or selection processes. Biology Letters, 12(8), 20160490. doi:10.1098/rsbl.2016.0490

Pistorius, P. A., Bruyn, P. de, & Bester, M. N. (2011). Population dynamics of southern elephant seals: a synthesis of three decades of demographic research at Marion Island. African Journal of Marine Science, 33(3), 523–534. doi:10.2989/1814232X.2011.637357

Ponganis, P. J. (2015, November). Diving Physiology of Marine Mammals and Seabirds. doi:10.1017/CBO9781139045490

Richard, G., Vacquie-Garcia, J., Jouma'a, J., Picard, B., Genin, A., Arnould, J. P. Y., … Guinet, C. (2014). Variation in body condition during the post-moult foraging trip of southern elephant seals and its consequences on diving behaviour. Journal of Experimental Biology, 217(14), 2609–2619. doi:10.1242/jeb.088542

Sæther, B.-E., Coulson, T., Grøtan, V., Engen, S., Altwegg, R., Armitage, K. B., … Day, E. T. (2013). How Life History Influences Population Dynamics in Fluctuating Environments. The American Naturalist, 182(6), 743–759. doi:10.1086/673497

Stearns, S. C. (1976). Life-History Tactics: A Review of the Ideas. The Quarterly Review of Biology, 51(1), 3–47.

Tinbergen, N. (1963). On aims and methods of Ethology. Zeitschrift Für Tierpsychologie, 20(4), 410–433. doi:10.1111/j.1439-0310.1963.tb01161.x

Walters, A., Lea, M.-A., Hoff, J. van den, Field, I. C., Virtue, P., Sokolov, S., … Hindell, M. A. (2014). Spatially Explicit Estimates of Prey Consumption Reveal a New Krill Predator in the Southern Ocean. PLOS ONE, 9(1), e86452. doi:10.1371/journal.pone.0086452

Williams, T. M., Davis, R. W., Fuiman, L. A., Francis, J., Le, B. J., Boeuf, … Croll, D. A. (2000). Sink or Swim: Strategies for Cost-Efficient Diving by Marine Mammals. Science, 288(5463), 133–136. doi:10.1126/science.288.5463.133

Wood, S. (2017). mgcv: Mixed GAM Computation Vehicle with Automatic Smoothness Estimation (Version 1.8-22). Retrieved from https://cran.r-project.org/web/packages/mgcv/index.html

Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2009). Mixed effects models and extensions in ecology with R. New York, NY: Springer New York. Retrieved from http://link.springer.com/10.1007/978-0-387-87458-6

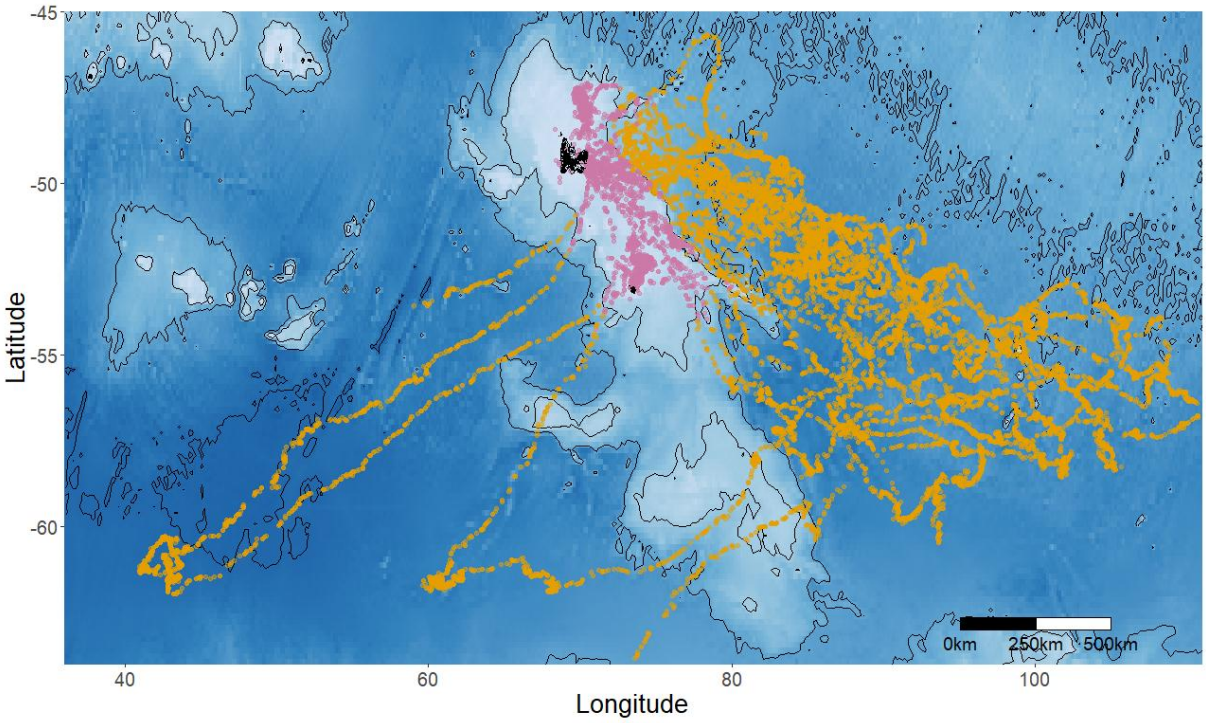


Figure 1: Post weaning foraging trips of southern elephant seal juveniles (n=20) after departure from Kerguelen Island in 2014/2015. Colours indicate benthic and epi-benthic dives on the Kerguelen plateau (purple) or pelagic dives (yellow) in the Southern Ocean. Dive locations are overlayed onto a bathymetric map where darker blue shades indicate greater depth.

Annexes

Table 1: Deployment summaries for the 20 juvenile elephant seals. BMI: Body Mass Index at departure (see supplementary material) On land: the duration spent on land before departure. Epi/Benthic Dives: the proportion of benthic or epi-benthic dives performed on the Kerguelen plateau.

Ids	Sex	Departure Date	Mass (kg)	Length (cm)	BMI	Dive Monitoring (days)	On-land (days)	Number of Dives	Epi/benthic Dives (%)
140065	M	02/12/2014	83.4	141	3.6	19.6	2	105	21
140070	M	17/12/2014	98.4	150	0.8	20.8	12	74	41
140074	M	12/12/2014	47.2	112	-2.5	27.9	6	109	33
140064	M	04/12/2014	73.4	140	-3.9	38.8	0	165	3
140061	M	21/12/2014	97	147	-1.9	72.1	18	399	13
140076	M	31/12/2014	116.4	151	5.4	82.7	25	391	12
140078	F	20/12/2014	76.6	145	-15.6	82.7	14	378	14
140067	F	08/12/2014	60.6	133	-10.8	88.2	3	539	6
140071	M	18/12/2014	92.4	148	-3.4	122.1	13	708	7
140075	F	11/12/2014	59.4	123	-2.2	142.4	5	979	8
140063	F	08/12/2014	78	142	-4.2	157.3	4	808	20
140073	F	17/12/2014	74.2	132	-2.2	173.9	12	968	9
140060	M	11/12/2014	85	140	2.0	192.1	8	1201	9
140068	F	16/12/2014	88.6	148	-5.5	196.9	11	1211	9
140069	F	19/12/2014	64.8	122	-1.3	214.3	14	1120	6
140059	F	20/12/2014	88	142	-3.9	250.9	17	1379	19
140077	F	26/12/2014	109.4	149	5.6	253.1	20	1030	10
140072	M	14/12/2014	78.8	147	-11.7	274.1	8	1662	40
140062	F	08/12/2014	61.6	130	-7.1	275.3	4	913	78
140066	M	04/12/2014	64	139	-17.1	338.1	8	1895	72

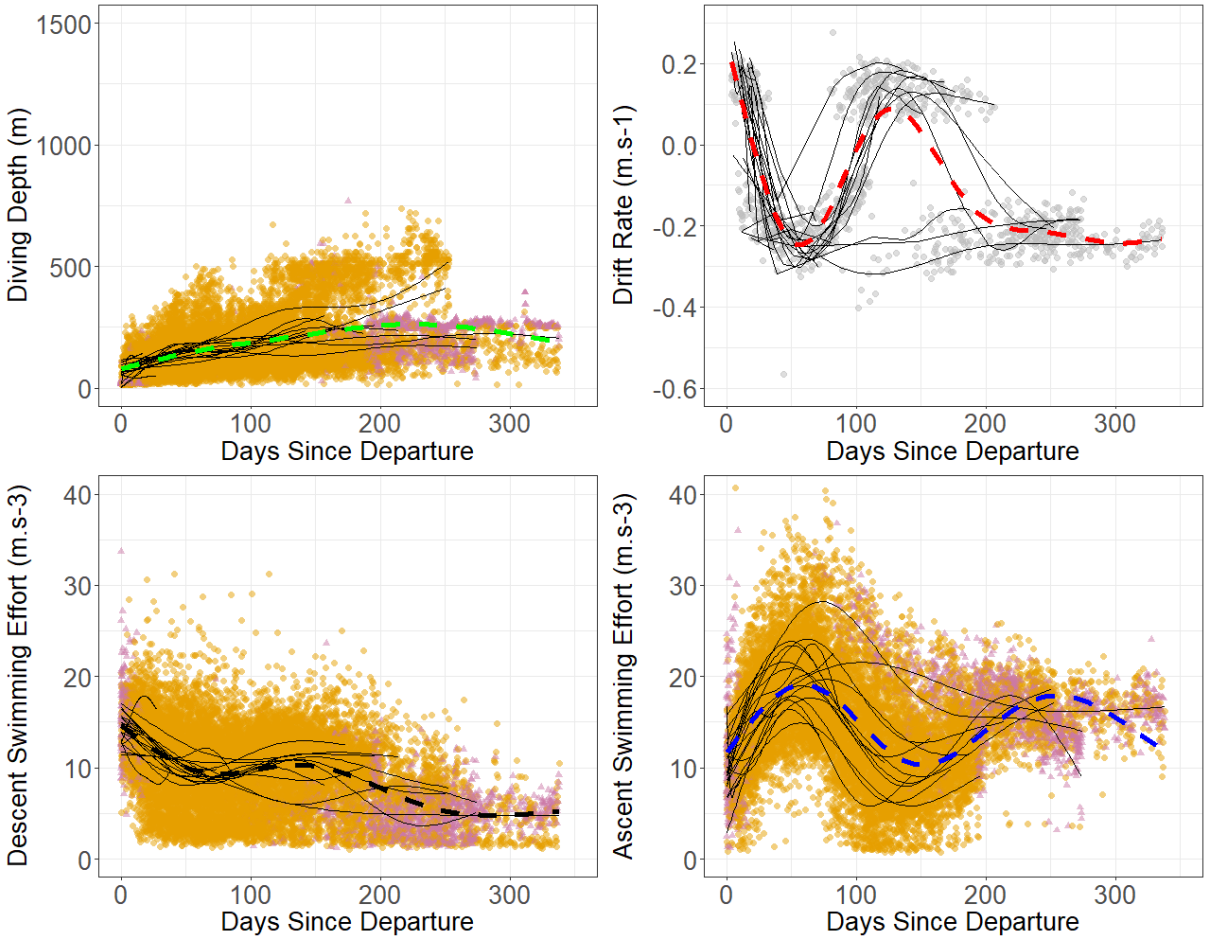


Figure 2: Evolution of diving behaviour in juveniles (n=20) over time. Dashed lines indicate the fixed part estimates from GAMMs and the thin black lines indicate the individual random effects. The orange points indicate pelagic dives and triangular purple points represent benthic and epi-benthic dives.

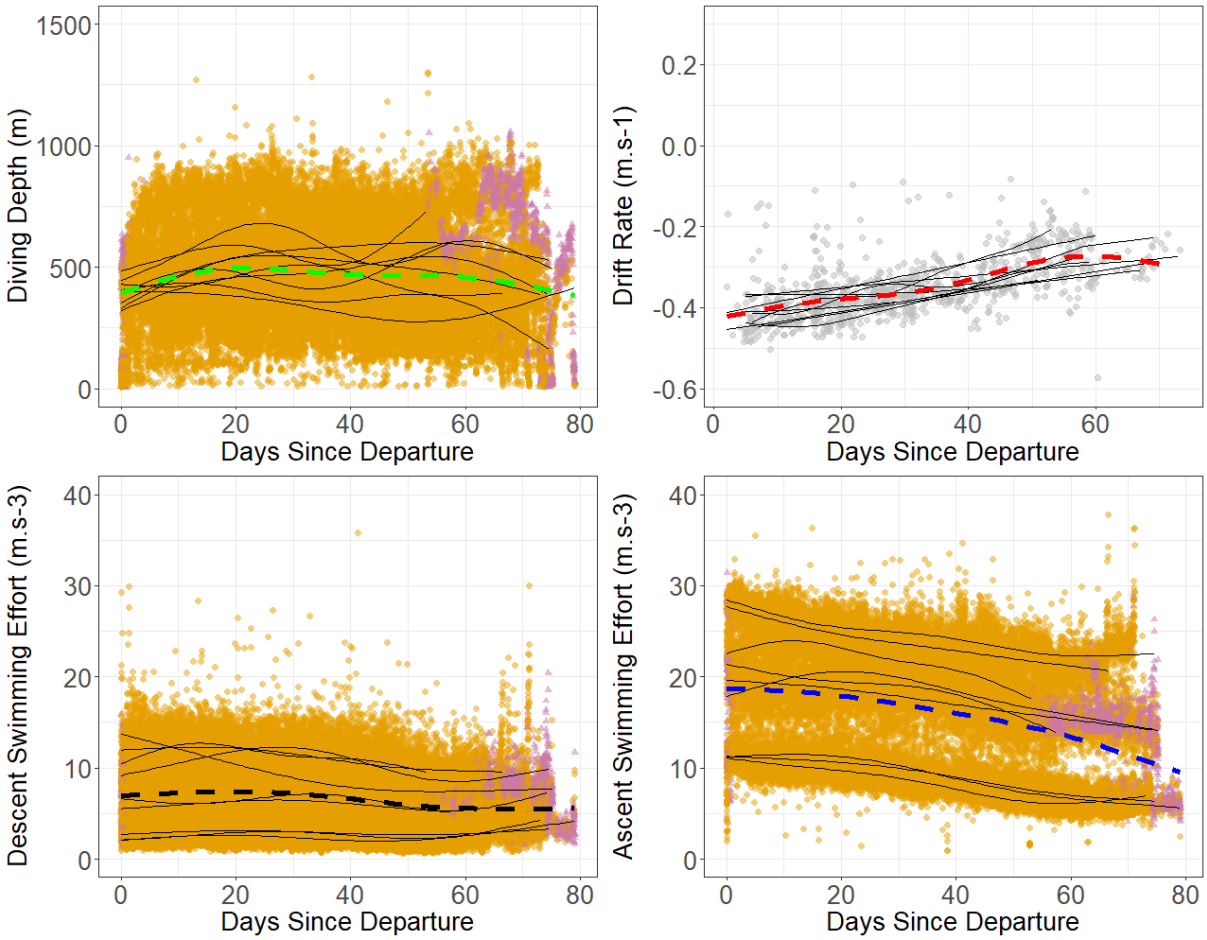


Figure 3: Evolution of diving behaviour in post-moult adult female southern elephant seals (n=9) over time. Dashed lines indicate the fixed part estimates from GAMMs and the thin black lines indicate the individual random effects. The orange points indicate pelagic dives and triangular purple points represent benthic and epi-benthic dives.

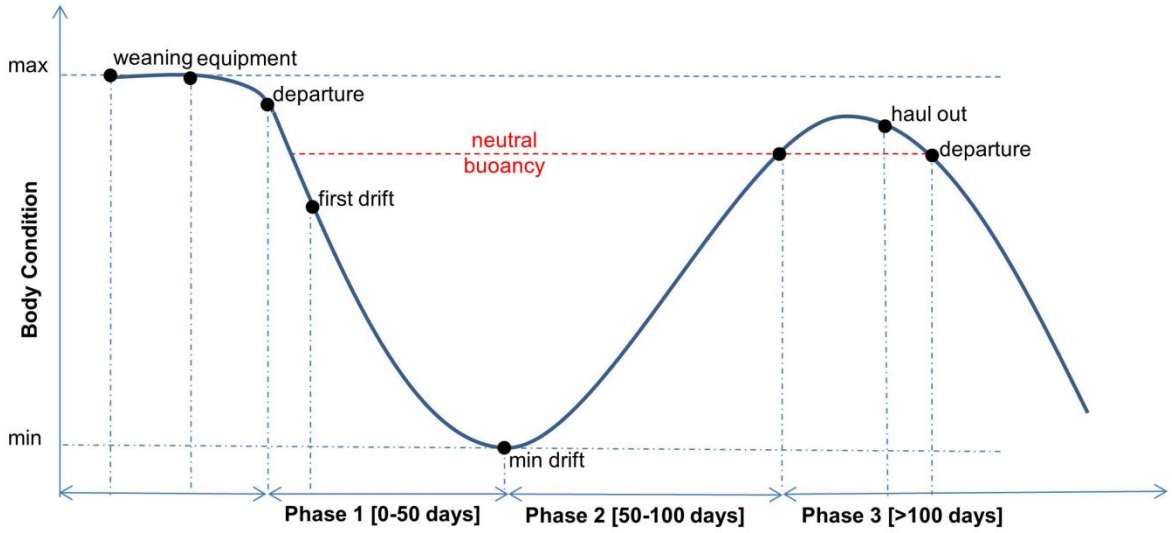


Figure 4: Schematic of the typical evolution in body condition of a juvenile through the first year at sea according to several temporal phases. Key stages, which are discussed in the results, are indicated by black dots. 'Drift' corresponds to drift rate values estimated during drift dives and considered as a proxy of the body condition.

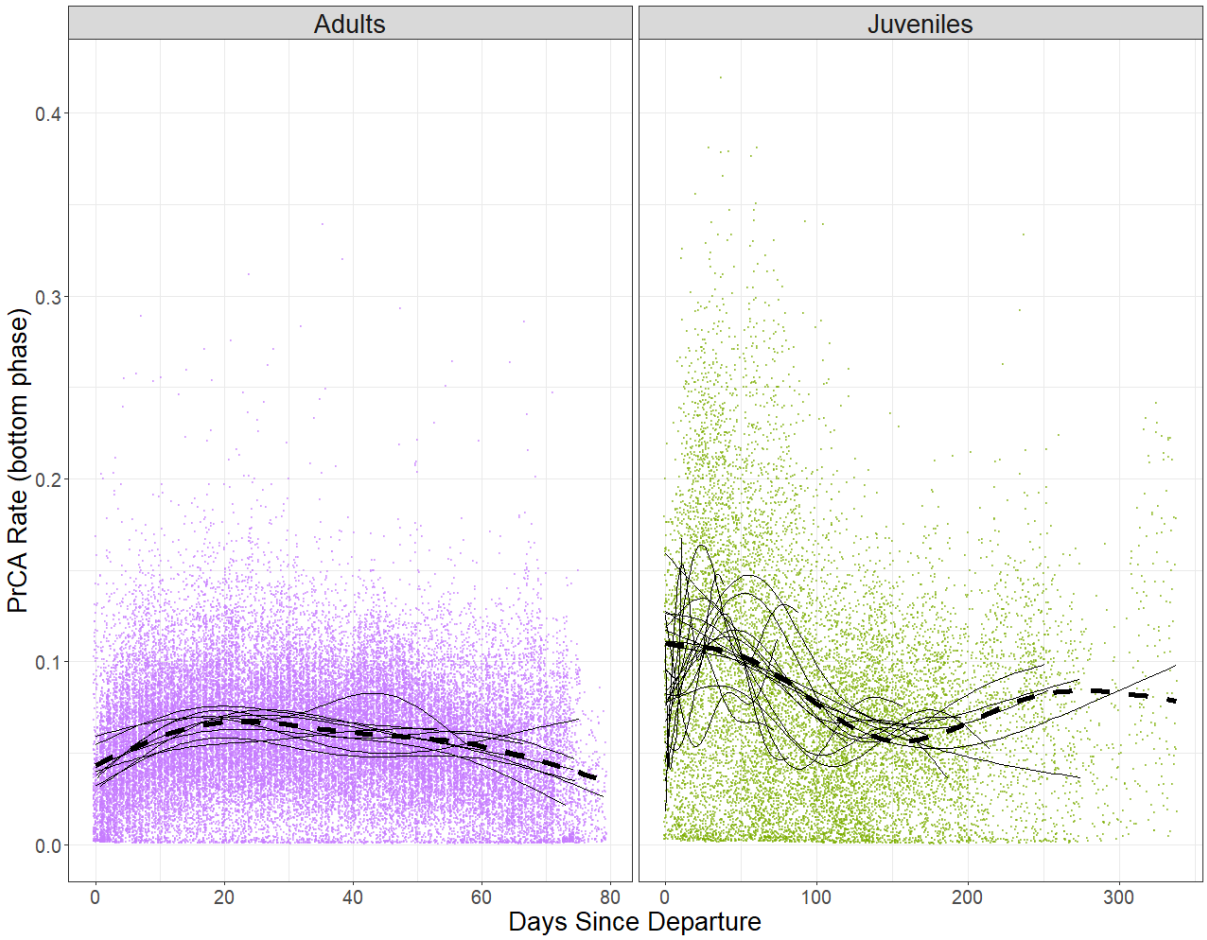


Figure 5: Comparison of the changes in Prey Catch Attempt (PrCA) over time rates of the 9 adult females (purple) and 20 juveniles (green). Dashed lines indicate the fixed part estimates from GAMMs and the thin lines the individual random effects.

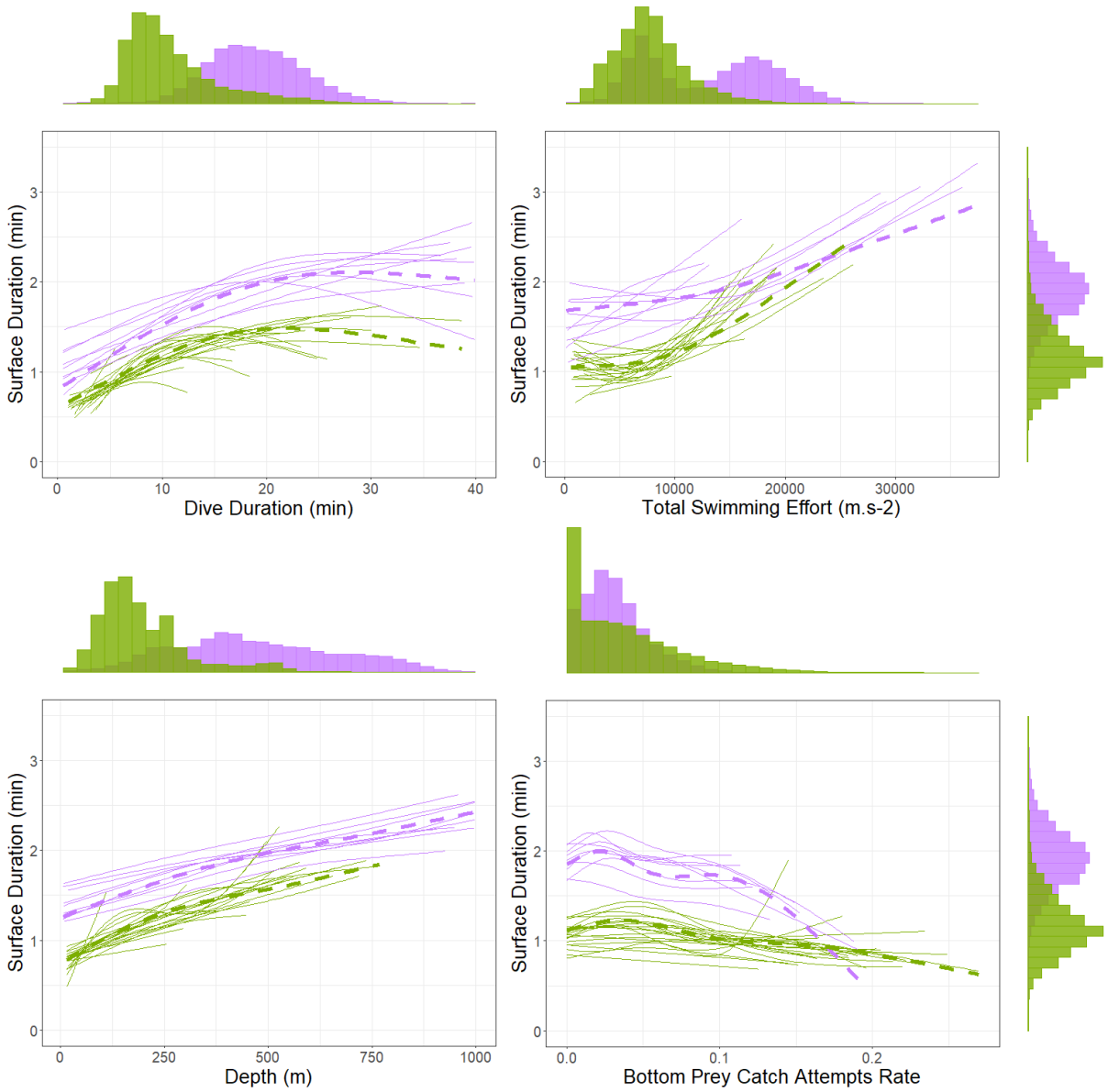


Figure 6: Comparison of surface intervals of adult females (purple) and juveniles (green). Dashed lines indicate the fixed part estimates from GAMMs and the thin lines individual random effects. Extended surface intervals (c. 1.3% of all dives; see supplementary material) were not included in the analysis.

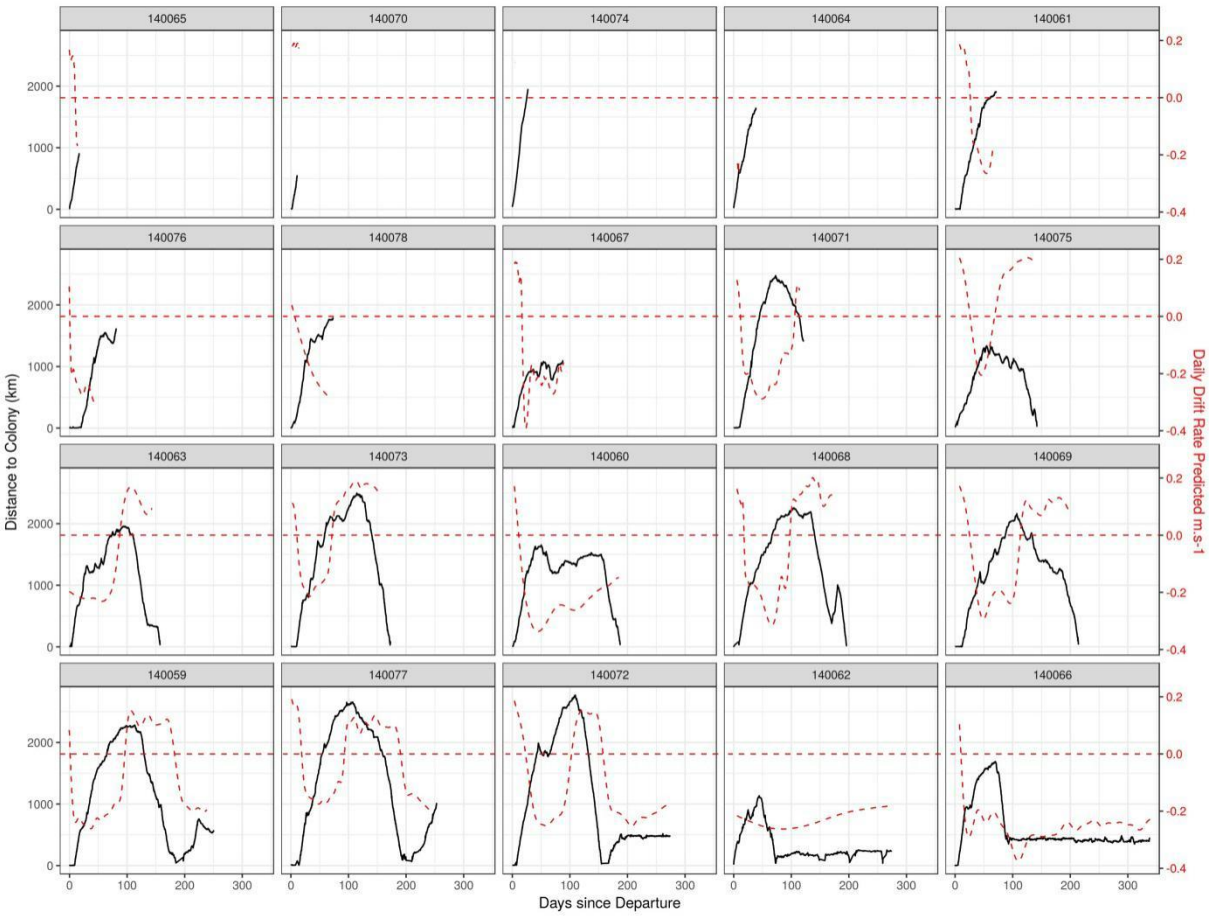


Figure 7: Relationship between distance to the colony (solid black lines) and body condition (dashed red lines) according to time for each juvenile. The horizontal red dashed line at 0 m.s-1 indicates neutral buoyancy. Figures marked with stars indicate the individuals that foraged on the Kerguelen plateau at the end of their trip.

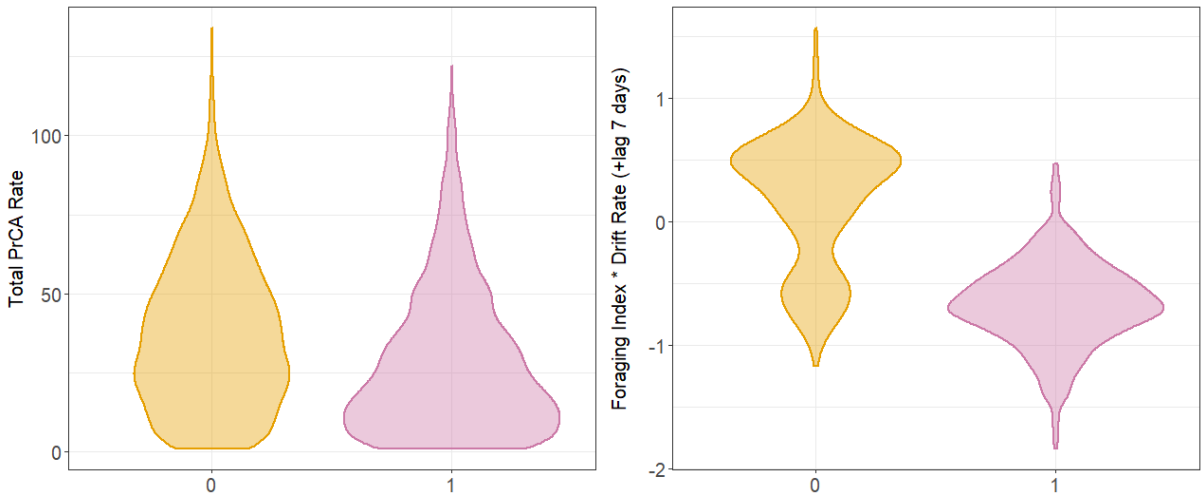


Figure 8: Comparison of oceanic (0, orange) and benthic (1, purple) foraging strategies of juveniles for 100 days since departure. The Foraging Index indicates the ratio between total prey catch attempts (PrCA) and total swimming effort. This index is multiplied by the change in body condition (drift rate) seven days later which give a proxy of a yield per unit effort (Richard et al 2016).

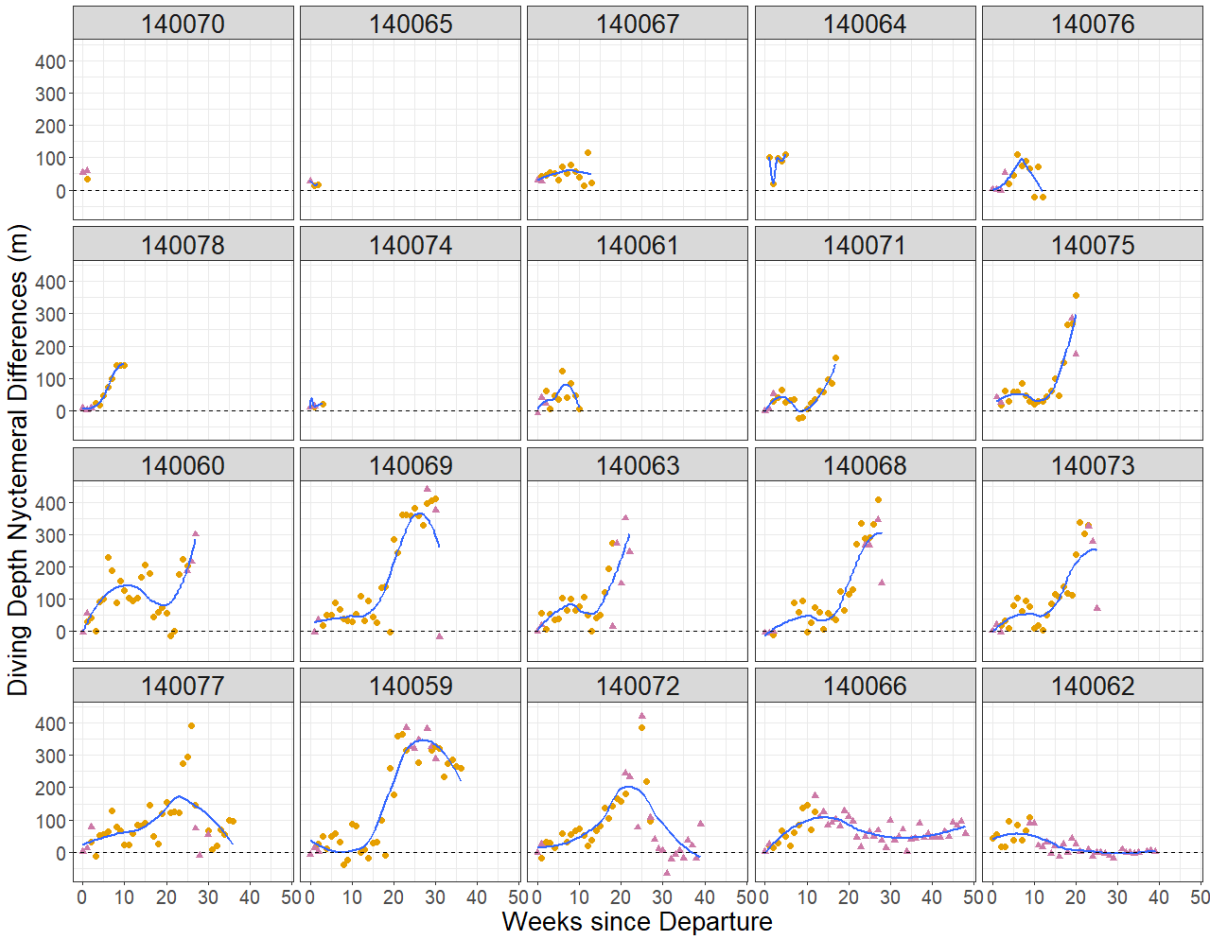


Figure 9: Differences between average day and night diving depths over time for each juvenile. Orange points indicate dives that occurred in open ocean pelagic waters, whereas purple triangles indicate dives that occurred on the Kerguelen plateau. Negative values mean that dives were deeper at night for the considered week.

Annexes

Influence of changes in body condition on the ontogeny of foraging behaviour in juvenile southern elephant seals

Florian Orgeret, Sam Cox, Henri Weimerskirch and Christophe Guinet

Supplementary Material

Body Mass Index at departure

Between 2011 and 2016, 630 pups were measured and weighed at weaning at Kerguelen Island. Assuming that their length would not change between weaning and departure to sea, and using a mean fasting duration of 6 weeks (42 days) prior to departure (McConnell, Fedak, Burton, Engelhard, & Reijnders, 2002) we calculated a predicted mass at departure following Guinet (1992):

$$Md = Mw - (0.0048 * Mw + 0.3031) * 42 \quad \text{(Eq. 1)}$$

where Md is the mass at departure (to be estimated) and Mw is the mass at weaning. We then applied a linear regression to body mass at departure and length at weaning and took the residual values from that regression as the Body Mass Index (BMI, Fig. S1). The relationship between BMI and length could then be considered as independent and thus comparable between individuals (Guinet, Roux, Bonnet, & Mison, 1998, Fig. S2). The departure dates of individuals equipped with a tag were taken as the day when they did not return to land and began to perform dives deeper than 50 m. We then calculated mass and BMI at departure following the methods as mentioned above (Table 1).

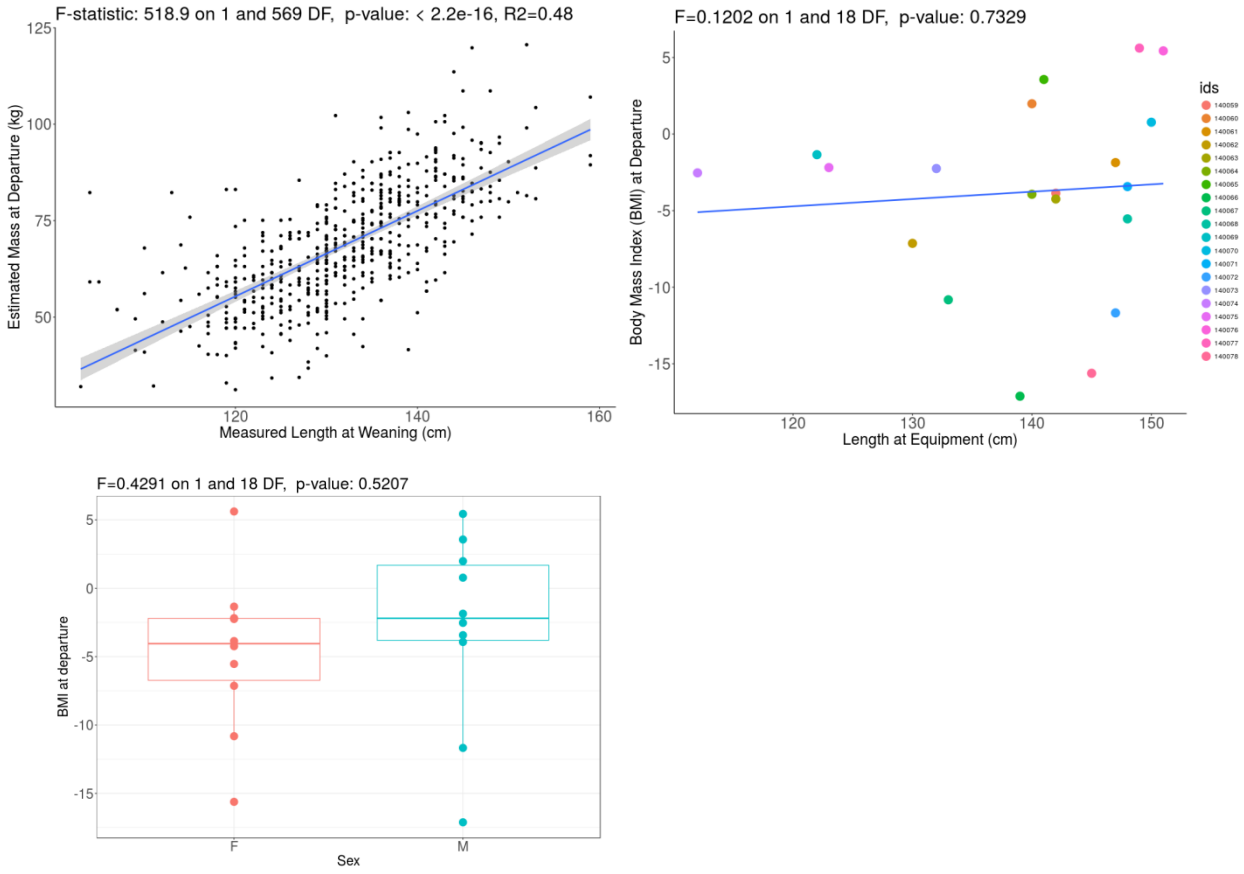


Figure S1: Top left is the linear regression allowing extraction of residuals (Body Mass Index, BMI) for each individual. The top right figure shows the relationship between the BMI and length at departure, the relationship was not significant. The boxplot of BMI, on the lower lower left, shows no significant difference between juvenile females and juvenile males.

Bathymetry

Bathymetry data were obtained from the ETOPO1 bathymetric dataset, freely downloadable from NOAA at a one degree resolution. For each dive, the spatially matched bathymetry was extracted. Dives registered at or deeper than their spatially matched bathymetry were considered benthic dives, whilst dives with maximum depths that occurred above 90% of the bathymetry were considered as epi-benthic dives (Table 1 and Figure 1). Dives performed within the 2000 m depth contour line were considered to be on the Kerguelen plateau (O'Toole et al., 2014) but were not necessarily benthic or epi-benthic (Figure 1).

Nycthemeral Dives

We used the maptools R package, (Bivand et al., 2017) to associate each dive location to its associated solar azimuth and time of day (day or night) according to the nautical twilight definition (i.e. when the sun is geometrically 12 degrees below the horizon). A mean depth

was calculated for each week since departure and used to assess differences in behaviour between night and day (nycthemeral behaviour).

As soon as they left their natal colony, juvenile seals exhibited a nycthemeral diving pattern, performing deeper dives during the day. The differences between daytime and nighttime diving depths increased over time, most markedly after 10 weeks at sea (i.e. ~2 months after departure which corresponds to the beginning of the Austral winter). This nycthemeral behaviour was less obvious, but still present for pups foraging on the Kerguelen plateau (Figure 8).

Extended Surface Intervals

Juveniles performed extended surface intervals (ESI > 3.5 min) in 1.3% (n=211) of all dives. The mean duration of these surface intervals was 8.1 ± 2.5 min with a maximum of 31.9 min. We did not find any relationship between extended surface duration and other diving parameters such as depth, dive duration, PrCA rates, swimming effort or time since departure. However, the frequency of extended surface intervals per individual increased slightly at night (6.8 ± 4.6 ESI at night vs 2.9 ± 2.2 ESI during the day, LME: $z = 4.7$ $p < 0.01$).

Other studies have described similar durations of extended surface intervals (e.g. Hindell et al., 1999; Irvine et al., 2000), even in adults (Hindell, Slip, & Burton, 1991). These surfaces intervals may be related to the maintenance of some organs than turn off during diving (e.g. kidney or liver, see Hindell, Slip, & Burton, 1991). We did not find any relationships between extended surface intervals and diving parameters, but we did discover that they occurred mostly at night, probably because elephant seals need extended rest at night to process the backlog of dives built up in the previous day (Hindell, Slip, & Burton, 1991).

Haul outs

Over the entire transmission period of the SPOT tags, juveniles performed several trips to sea. Individuals made several mid-winter haul outs, usually between June and August when they fasted on land for few days before returning to sea. The individuals who made foraging trips to the Kerguelen plateau hauled out more often than those that remained offshore in oceanic environments (Kruskall-Wallis, KW, $X^2 = 3.9$, $p = 0.049$, 2.9 ± 3.1 haul outs for neritic individuals versus 1.1 ± 0.3 for oceanic). One individual (#140066) performed as many as 10 haul outs, most of them on Heard Island, which was very close to its foraging grounds at the southern part of the Kerguelen plateau. Individuals who foraged on the Kerguelen plateau remained negatively buoyant (Figure 8), and the opposite was true of individuals performing oceanic trips. Haul out periods were also shorter for neritic individuals than oceanic individuals (2.9 ± 2.59 days vs 8.7 ± 4.4 days, KW: $X^2 = 11.6$, $p < 0.01$).

The relationship between body condition index (BMI) at equipment and departure date

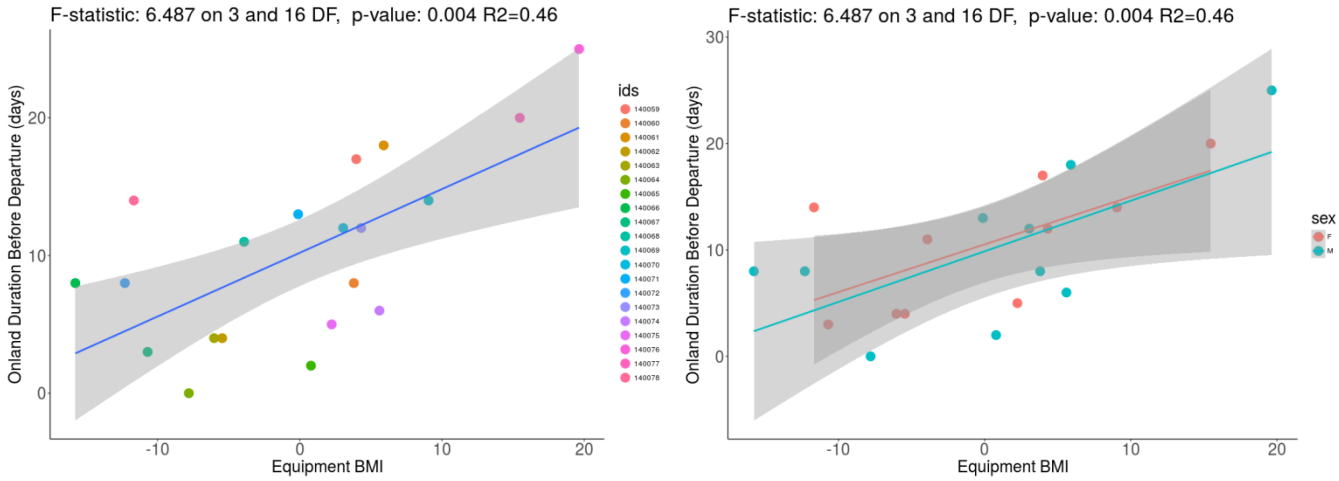


Figure S2: The relationship between time spent on land before departure and BMI estimated at equipment is significant (right) but there is no difference between male and female juveniles (left, intercept: t = -0.196, p = 0.847; slope: t = -0.042, p = 0.967).

Relationship between body condition index (BMI) at departure and drift rates (DR)

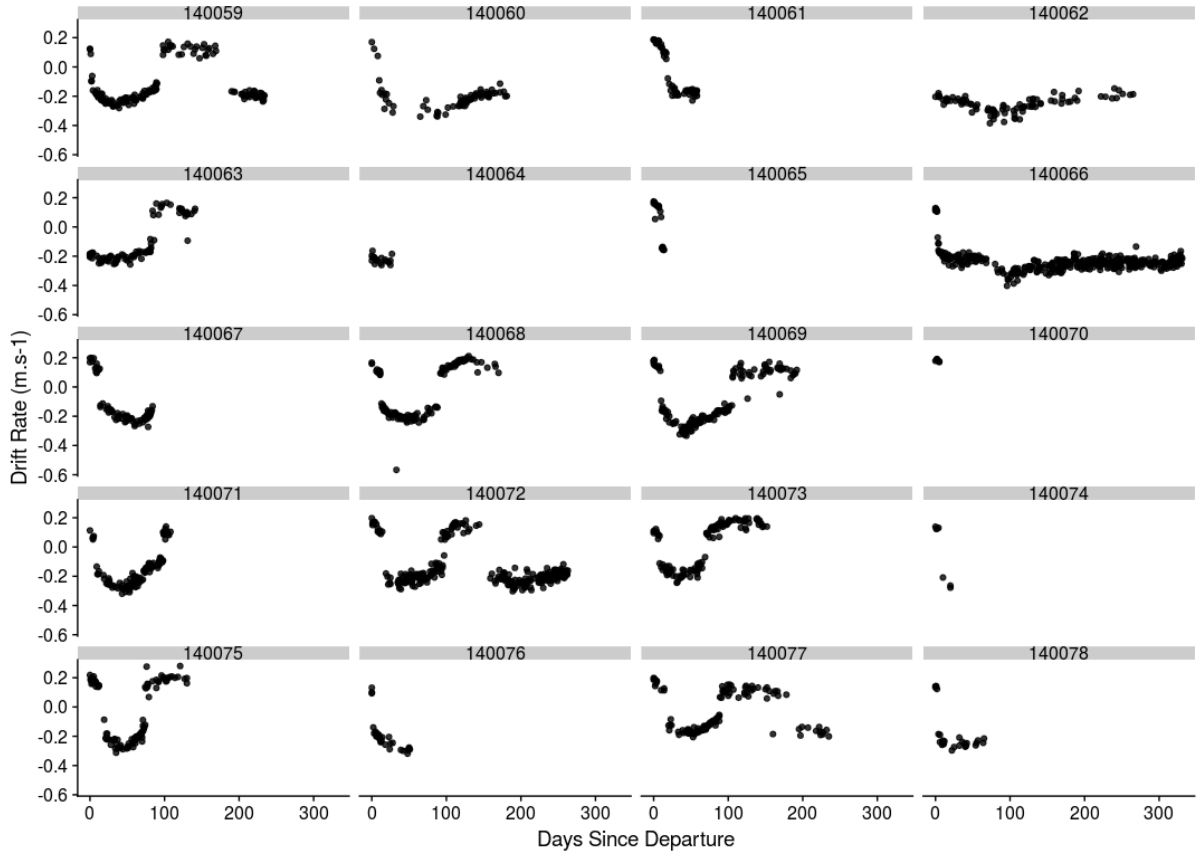


Figure S3: Drift rates time series for each juvenile estimated from the vertical speed during drift dives.

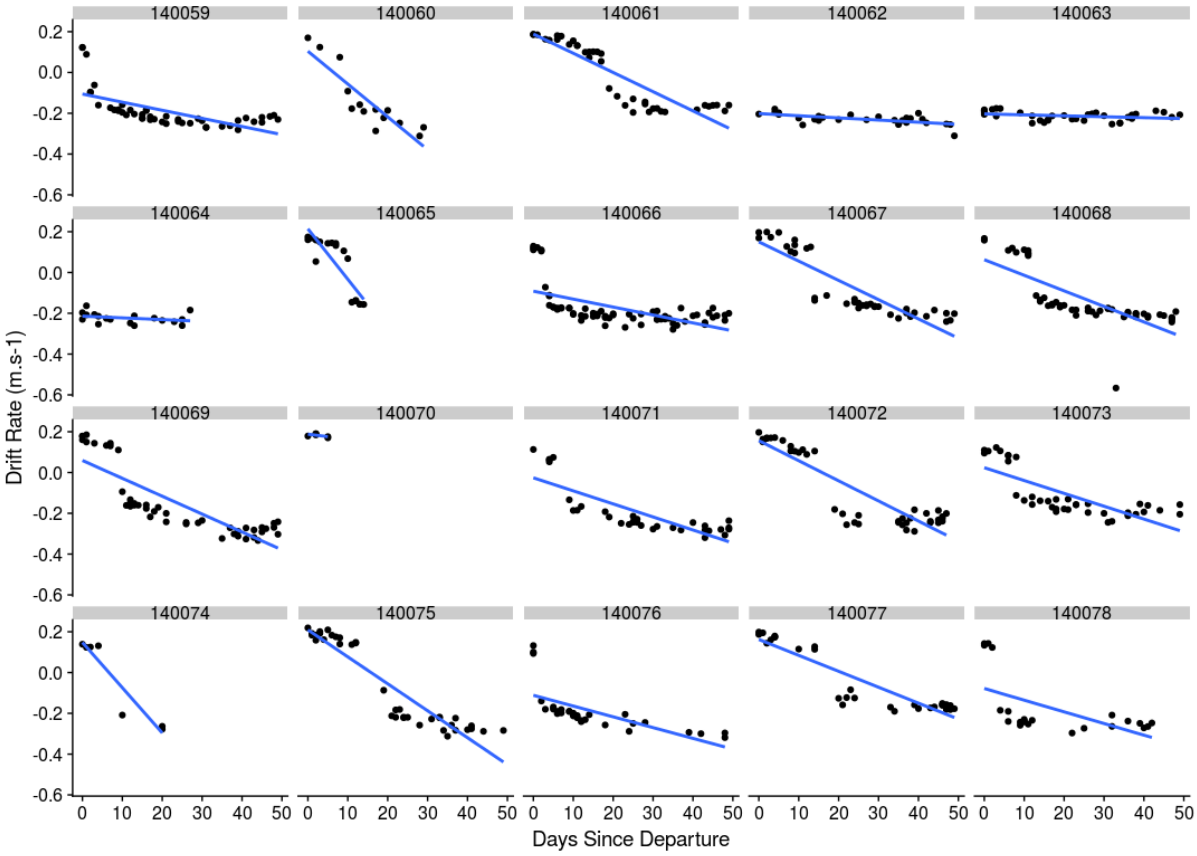


Figure S4: Random slope/intercepts linear mixed models outputs for the changes in drift rates during the first 50 days at sea for each juvenile. Black points are the raw data.

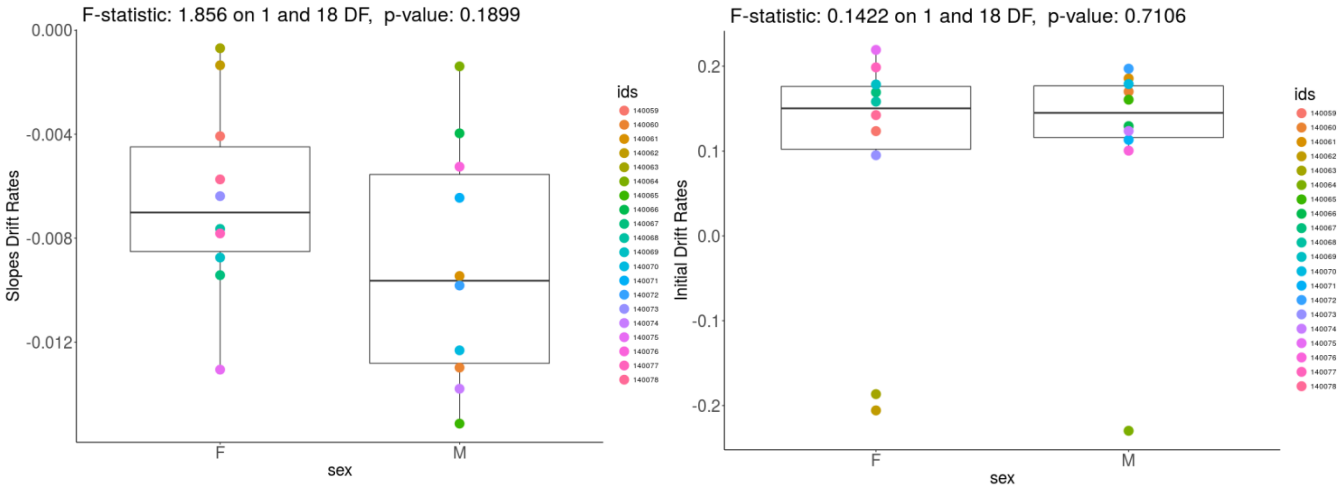


Figure S5: No differences were found between males and females when comparing drift rates slopes (left) and initial observed drift rate values (right).

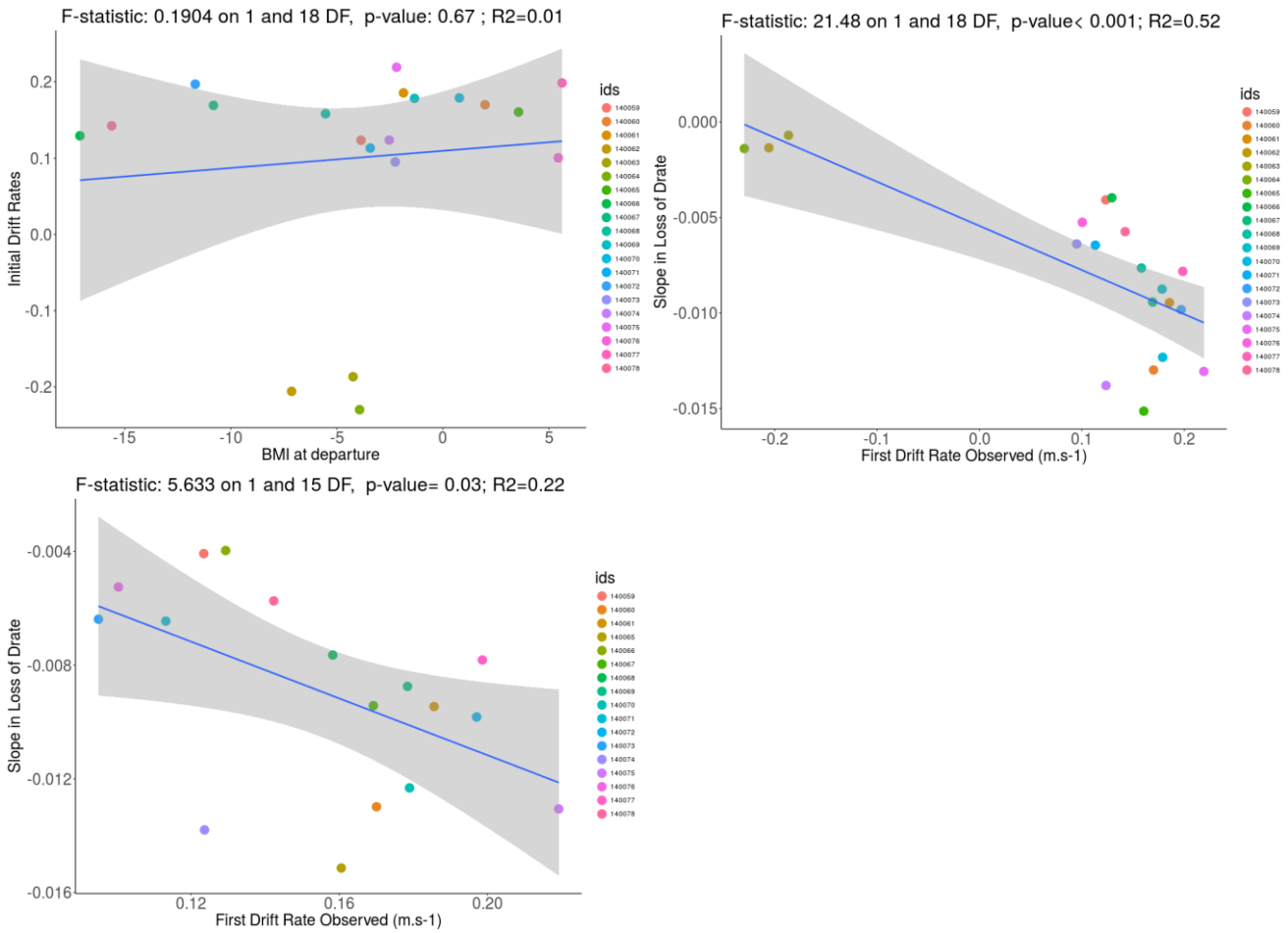


Figure S6: Initial drift rates BMI do not have a strong correlation (top left), however the slope of the changes in drift rate during the first 50 days correlates to the first drift rate values observed per individual (top right). This correlation is stronger if the three outliers (#140062, #140063 and #140064) with negative the first drift rates are removed (lower left).

Relationship between body condition index (BMI) at departure and dive duration

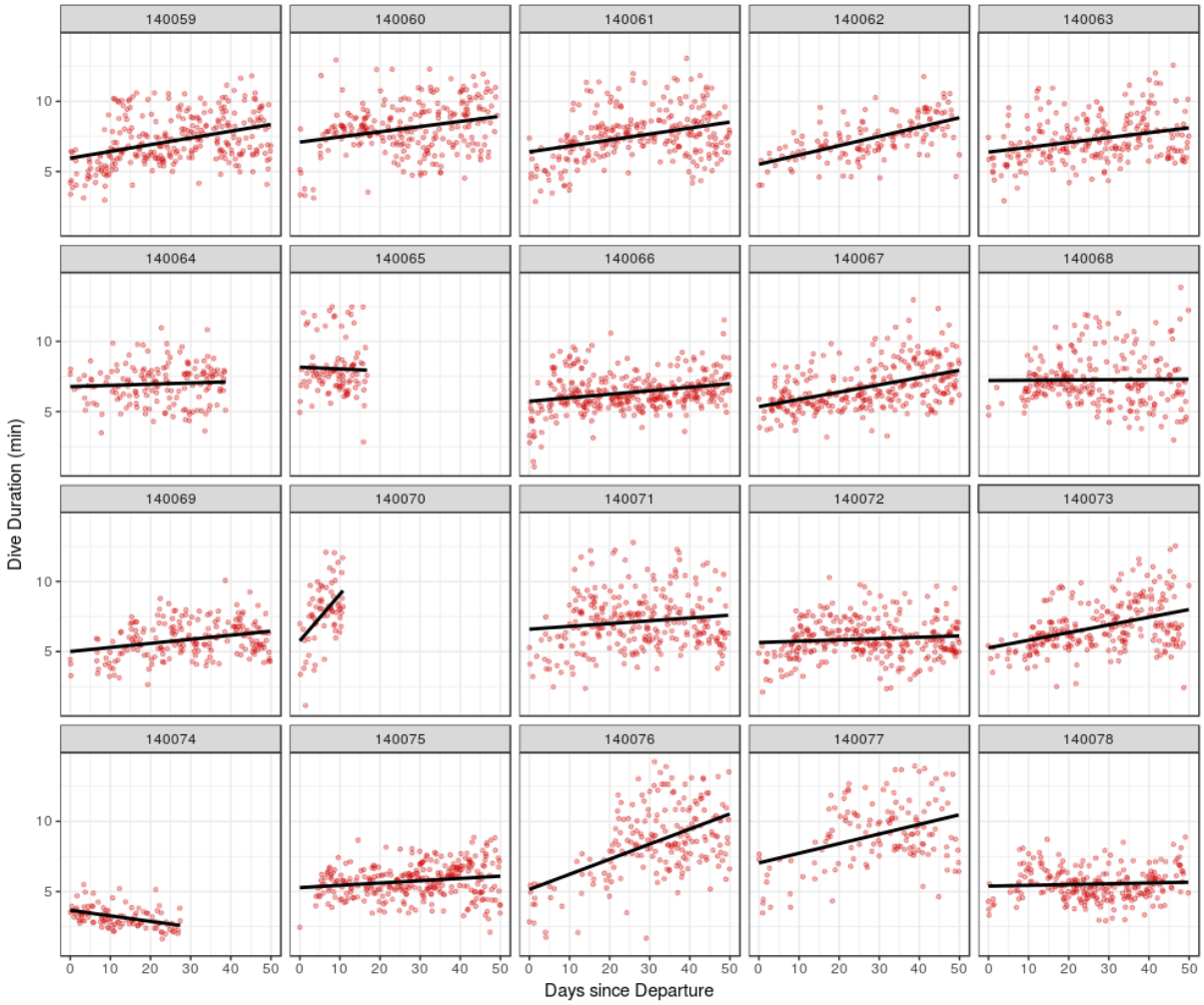


Figure S7: Random slopes/intercepts linear mixed models outputs for the changes in dive durations during the first 50 days at sea for each juvenile. Red dots are the raw data.

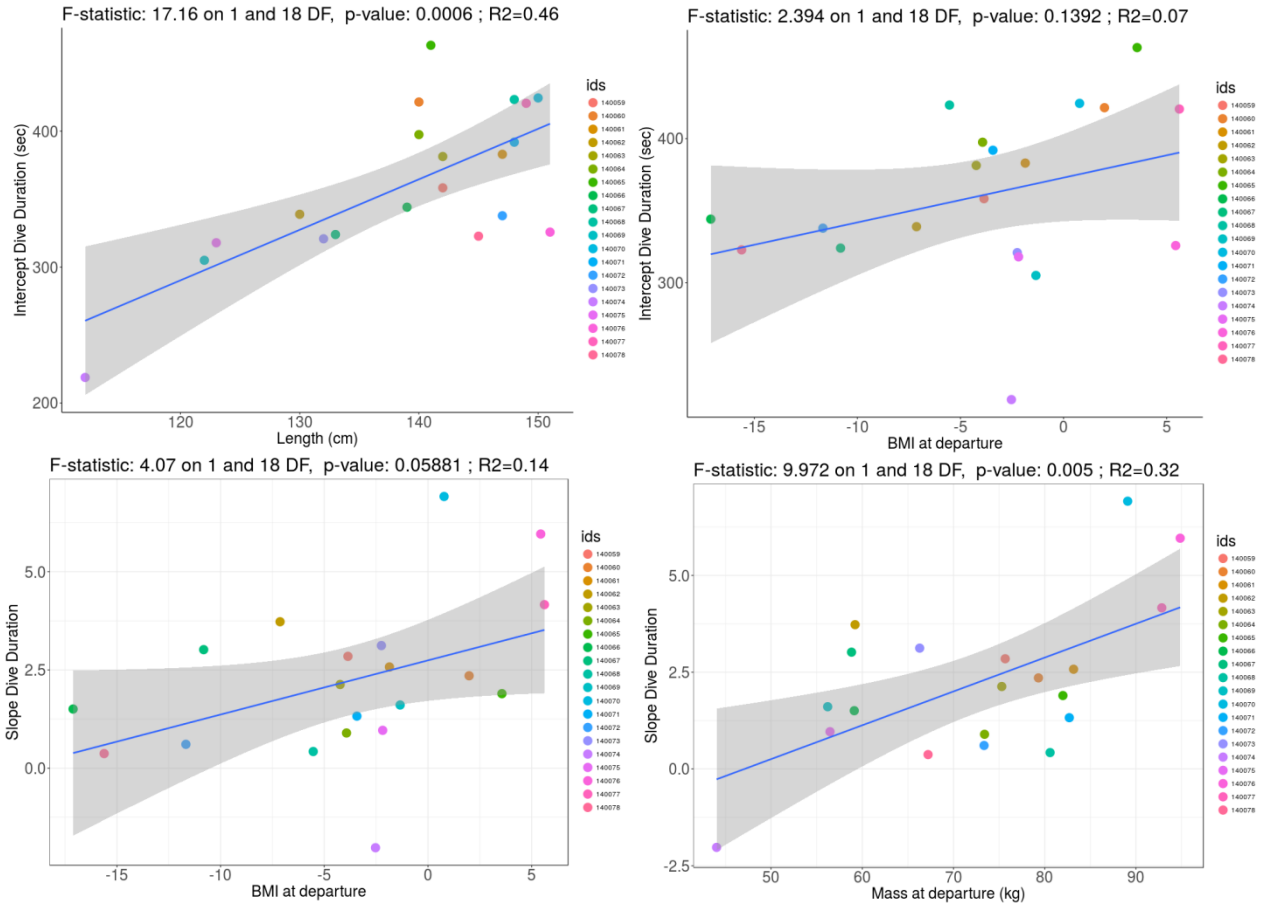


Figure S8: The duration of the first dive observed per juvenile is correlated to the body length (top left) but not to their BMI (top right). The changes in dive duration during the first 50 days is not correlated to the BMI (lower left) but is correlated to the body mass estimated at departure (lower right).

Annexes

Table S1: Summary of parameters measured for each individual (ids): initial mass (mi, in kg), departure mass (md, in kg), length at weaning (lg, in cm), onland duration before departure (onland, in days), scaled mass index (smi), body mass index (bmi), changes in drift rate the first 50 days (slope.dr, in $m.s-^{1}.day^{-1}$), first drift rate observed (first.dr, in m.s-1), changes in dive duration the first 50 days (slope.dur, in sec.day-1) and first dive duration (inter.dur, in sec)

ids	mi	md	lg	onland	sex	smi	bmi.departure	bmi.equipment	slope.dr	first.dr	slope.dur	inter.dur
140059	88.0	75.7	142.0	17.0	F	59.8	-3.9	4.0	0.0	0.1	2.8	358.3
140060	85.0	79.3	140.0	8.0	M	65.6	2.0	3.8	0.0	0.2	2.4	421.5
140061	97.0	83.2	147.0	18.0	M	59.0	-1.9	5.9	0.0	0.2	2.6	383.0
140062	61.6	59.2	130.0	4.0	F	61.8	-7.1	-5.5	0.0	-0.2	3.7	338.9
140063	78.0	75.3	142.0	4.0	F	59.5	-4.2	-6.0	0.0	-0.2	2.1	381.4
140064	73.4	73.4	140.0	0.0	M	60.7	-3.9	-7.8	0.0	-0.2	0.9	397.5
140065	83.4	82.0	141.0	2.0	M	66.3	3.6	0.8	0.0	0.2	1.9	463.2
140066	64.0	59.1	139.0	8.0	M	50.0	-17.1	-15.8	0.0	0.1	1.5	344.1
140067	60.6	58.8	133.0	3.0	F	57.2	-10.8	-10.7	0.0	0.2	3.0	324.0
140068	88.6	80.6	148.0	11.0	F	55.9	-5.5	-3.9	0.0	0.2	0.4	423.3
140069	64.8	56.2	122.0	14.0	F	71.7	-1.3	9.1	0.0	0.2	1.6	305.0
140070	98.4	89.1	150.0	12.0	M	59.3	0.8	3.1	0.0	0.2	6.9	424.5
140071	92.4	82.7	148.0	13.0	M	57.4	-3.4	-0.1	0.0	0.1	1.3	391.9
140072	78.8	73.3	147.0	8.0	M	52.0	-11.7	-12.3	0.0	0.2	0.6	337.8
140073	74.2	66.3	132.0	12.0	F	66.0	-2.2	4.3	0.0	0.1	3.1	320.8
140074	47.2	44.0	112.0	6.0	M	73.5	-2.5	5.6	0.0	0.1	-2.0	218.8
140075	59.4	56.5	123.0	5.0	F	70.2	-2.2	2.2	0.0	0.2	1.0	317.9
140076	116.4	94.9	151.0	25.0	M	61.8	5.4	19.6	0.0	0.1	6.0	325.8
140077	109.4	92.8	149.0	20.0	F	63.1	5.6	15.5	0.0	0.2	4.2	420.5
140078	76.6	67.2	145.0	14.0	F	49.7	-15.6	-11.7	0.0	0.1	0.4	322.8

Annexes

Table S2: Generalised additive mixed models (GAMMs) outputs corresponded with the time series of Figure 2 of the main manuscript (juveniles). The response variables depth, descent (Desc) and ascent (Asc), swimming effort (Sweff), and drift rates (DRs) are related to days since departure (daysdep). Individuals (ids) are in random effect.

Depth	**Parametric coefficients:**	**Estimate**	**SE**	**t**	**p-value**		**Dev.Expl**
	(Intercept)	10.587	0.243	43.56	<2e-16	***	31.20%
	Approximate significance of smooth terms:	**edf**	**Ref.df**	**F**	**p-value**		
	s(daysdep)	3.992	4	1097.25	<2e-16	***	
	s(ids)	18.81	19	78.81	<2e-16	***	
Desc Sweff	**Parametric coefficients:**	**Estimate**	**SE**	**t**	**p-value**		**Dev.Expl**
	(Intercept)	6.7186	0.1994	33.69	<2e-16	***	28.30%
	Approximate significance of smooth terms:	**edf**	**Ref.df**	**F**	**p-value**		
	s(daysdep)	3.992	4	440.4	<2e-16	***	
	s(ids)	18.34	19	51.48	<2e-16	***	
Asc Sweff	**Parametric coefficients:**	**Estimate**	**SE**	**t**	**p-value**		**Dev.Expl**
	(Intercept)	10.3776	0.4552	22.8	<2e-16	***	52.10%
	Approximate significance of smooth terms:	**edf**	**Ref.df**	**F**	**p-value**		
	s(daysdep)	3.998	4	784.5	<2e-16	***	
	s(ids)	18.762	19	189.8	<2e-16	***	
DRs	**Parametric coefficients:**	**Estimate**	**SE**	**t**	**p-value**		**Dev.Expl**
	(Intercept)	-0.0576	0.02298	-2.507	0.0123	*	59.90%
	Approximate significance of smooth terms:	**edf**	**Ref.df**	**F**	**p-value**		
	s(daysdep)	3.967	3.999	39.284	<2e-16	***	
	s(ids)	14.212	19	4.587	1.61E-14	***	

Table S3: Generalised additive mixed models outputs correspond with the time series of Figure 3 of the main manuscript (adults). Depth, descending swimming effort (Desc Sweff), ascending swimming effort (Asc Sweff), and drift rates (DRs) are related to days since departure (daysdep). Individuals (ids) are in random effect.

Depth	**Parametric coefficients:**	**Estimate**	**SE**	**t**	**p-value**		**Dev.Expl**
	(Intercept)	116.361	4.863	23.93	<2e-16	***	14.90%
	Approximate significance of smooth terms:	**edf**	**Ref.df**	**F**	**p-value**		
	s(daysdep)	3.98	4	164.7	<2e-16	***	
	s(ids)	7.99	8	850.7	<2e-16	***	
Desc Sweff	**Parametric coefficients:**	**Estimate**	**SE**	**t**	**p-value**		**Dev.Expl**
	(Intercept)	2.473	0.376	6.575	4.92E-11	***	81.40%
	Approximate significance of smooth terms:	**edf**	**Ref.df**	**F**	**p-value**		
	s(daysdep)	3.986	4	286.9	<2e-16	***	
	s(ids)	7.999	8	7440.8	<2e-16	***	
Asc Sweff	**Parametric coefficients:**	**Estimate**	**SE**	**t**	**p-value**		**Dev.Expl**
	(Intercept)	8.8791	0.9608	9.241	<2e-16	***	92.20%
	Approximate significance of smooth terms:	**edf**	**Ref.df**	**F**	**p-value**		
	s(daysdep)	3.953	3.999	3796	<2e-16	***	
	s(ids)	8	8	21524	<2e-16	***	
DRs	**Parametric coefficients:**	**Estimate**	**SE**	**t**	**p-value**		**Dev.Expl**
	(Intercept)	-0.33933	0.00864	-39.26	<2e-16	***	55.60%
	Approximate significance of smooth terms:	**edf**	**Ref.df**	**F**	**p-value**		
	s(daysdep)	3.356	3.774	206.58	<2e-16	***	
	s(ids)	7.633	8	27.43	<2e-16	***	

Annexes

Table S4: Generalised additive mixed models outputs corresponded with the time series of Figure 5 of the main manuscript. Bottom prey catch attempt rates (PrCA) are related to days since departure (daysdep). A comparison of the two life stages is included: adult post-breeding females (stadads_pb) and juveniles (stadjuvs). Individuals (ids) are in random effect.

Bottom PrCA	**Parametric coefficients:**	**Estimate**	**SE**	**t**	**p-value**		**Dev.Expl**
	(Intercept)	-1.38018	0.01	-143.5	<2e-16	***	12%
	Approximate significance of smooth terms:	**edf**	**Ref.df**	**F**	**p-value**		
	s(daysdep):stadads_pb	3.872	3.945	379.25	<2e-16	***	
	s(daysdep):stadjuvs	3.984	4	433.75	<2e-16	***	
	s(ids)	26.186	28	57.54	<2e-16	***	

Annexes

Table S5: GAMMs outputs corresponded to Figure 6 of the main manuscript. The response variable is surface interval in relation to dive duration (div.dur), total swimming effort (tot.sweff), depth, and prey catch attempts during the bottom (bott.tipca).

Dive Duration	**Parametric coefficients:**	**Estimate**	**SE**	**t**	**p-value**		**Dev.Expl**
	(Intercept)	44.631	1.232	36.23	<2e-16	***	67.30%
	Approximate significance of smooth terms:	**edf**	**Ref.df**	**F**	**p-value**		
	s(div.dur):stadads_pb	1.997	2	2162.7	<2e-16	***	
	s(div.dur):stadjuvs	1.998	2	2136.3	<2e-16	***	
	s(ids)	27.822	28	408.7	<2e-16	***	
Tot Sweff	**Parametric coefficients:**	**Estimate**	**SE**	**t**	**p-value**		**Dev.Expl**
	(Intercept)	54.076	1.685	32.09	<2e-16	***	66.10%
	Approximate significance of smooth terms:	**edf**	**Ref.df**	**F**	**p-value**		
	s(tot.sweff):stadads_pb	1.985	2	2776	<2e-16	***	
	s(tot.sweff):stadjuvs	1.998	2	1286.2	<2e-16	***	
	s(ids)	27.823	28	379.5	<2e-16	***	
Depth	**Parametric coefficients:**	**Estimate**	**SE**	**t**	**p-value**		**Dev.Expl**
	(Intercept)	67.754	1.962	34.53	<2e-16	***	70.90%
	Approximate significance of smooth terms:	**edf**	**Ref.df**	**F**	**p-value**		
	s(depth):stadads_pb	1.995	2	4811.2	<2e-16	***	
	s(depth):stadjuvs	1.983	2	2645.9	<2e-16	***	
	s(ids)	27.841	28	259.3	<2e-16	***	
Bottom PrCA	**Parametric coefficients:**	**Estimate**	**SE**	**t**	**p-value**		**Dev.Expl**
	(Intercept)	50.031	2.591	19.31	<2e-16	***	58.30%
	Approximate significance of smooth terms:	**edf**	**Ref.df**	**F**	**p-value**		
	s(bott.tipca):stadads_pb	1.902	1.99	68.91	<2e-16	***	
	s(bott.tipca):stadjuvs	1.986	2	68.66	<2e-16	***	
	s(ids)	27.889	28	826.53	<2e-16	***	

Annexes

D. Annexe 4 (Methods in Ecology and Evolution)

Processing of acceleration and dive data on-board satellite relay tags to investigate diving and foraging behaviour in free-ranging marine predators

Cox SL[1*]; Orgeret F[1]; Gesta M[1]; Rodde C[1]; Heizer I[2]; Weimerskirch H[1]; Guinet C[1]

[1] Centre d'Etudes Biologique de Chizé, U.M.R. 7372 – CNRS & Universitié de La Rochelle, Villiers-en-Bois, 79360, France

[2] Wildlife Computers, 8345 154th Ave NE, Redmond, WA 98052, USA

[*] Corresponding author: slcox417@gmail.com

Running title: Accelerometer data abstraction on-board relay tags

Word count (main text, references and figure and table captions) = 6983

ABSTRACT

1. Biologging technologies are changing the way in which the marine environment is observed and monitored. However, because device retrieval is typically required to access the high resolution data they collect, their use is generally restricted to those animals that predictably return to land. Data abstraction and transmission techniques aim to address this, although currently these are limited in scope and do not incorporate, for example, acceleration measurements which can quantify animal behaviours and movement patterns over fine-scales.

2. In this study, we present a new method for the collection, abstraction and transmission of accelerometer data from free-ranging marine predators via the Argos satellite system. We test run the technique on 20 juvenile southern elephant seals *Mirounga leonina* from the Kerguelen Islands during their first months at sea following weaning. Using retrieved archival data from nine individuals that returned to the colony, we compare and validate

abstracted transmissions against outputs from established accelerometer processing procedures.

3. Abstracted transmissions included estimates, across five segments of a dive profile, of time spent in prey catch attempt (PrCA) behaviours, swimming effort and pitch. These were then summarised and compared to archival outputs across three dive phases: descent, bottom and ascent. Correlations between the two datasets were variable but generally good (dependent on dive phase, marginal R^2 values of between 0.45 and 0.6 to > 0.9) and consistent between individuals. Transmitted estimates of PrCA behaviours and swimming effort were positively biased to those from archival processing.

4. Data from this study represents some of the first remotely transmitted quantifications from accelerometers. The methods presented and analysed can be used to provide novel insight toward the behaviours and movements of free-ranging marine predators, such as juvenile southern elephant seals, from whom logger retrieval is challenging. Future applications could however benefit from some adaption, particularly to reduce positive bias in transmitted PrCA behaviours and swimming effort, for which this study provides useful insight.

KEYWORDS

Animal biotelemetry · Accelerometers · Southern elephant seal *Mirounga leonina* · Swimming effort · Prey catch attempts · Data abstraction · ARGOS · Satellite data relaying

1. Introduction

Observing and studying animals in their natural environment is challenging, particularly for those marine species that spend long periods of time at sea ranging over vast distances. The field of biologging aims to address this through the animal attachment of miniaturised devices, capable of recording and/or relaying measures of an individual's movement,

physiology and/or surrounding environment (Fedak *et al.* 2002; Cooke *et al.* 2004; Rutz & Hays 2009). These data can then be quantified via a variety of sophisticated analyses, to provide information on an animal's at-sea ecology at an unprecedented level of detail and range of spatio-temporal scales (Shepard *et al.* 2008; Viviant *et al.* 2010; Heerah *et al.* 2014; Carter *et al.* 2016).

The advent of accelerometers in biologging studies has been key to recent developments in the field (Wilson *et al.* 2008; Brown *et al.* 2013). Since these devices measure both the orientation and movement dynamics of an animal, a range of previously unobservable behavioural metrics can now be described and analysed (Shepard *et al.* 2008; Brown *et al.* 2013). In particular, such information has revolutionised our ability to study the behaviours of diving predators, which often spend extended periods of time underwater and are thus hard to monitor. For example, prey catch attempts (PrCA) can be identified from peaks in acceleration indicative of rapid head movements (Suzuki *et al.* 2009; Naito *et al.* 2010; Viviant *et al.* 2010; Gallon *et al.* 2013; Volpov *et al.* 2015a), whilst proxies of energetic expenditure (e.g. swimming effort) can be calculated by isolating dynamic movement rates (Sato *et al.* 2003; Volpov *et al.* 2015b; Jeanniard-du-Dot *et al.* 2016a). The latter of these can additionally be used in tandem with estimations of pitch and vertical speed to give a relative measure of body condition (Aoki *et al.* 2011; Richard *et al.* 2014). However, obtaining the data collected by accelerometers generally requires device retrieval. In some instances, remote downloading via radio transmitters and mobile phone technology may be possible, although typically this still requires an individual to return to within a few kilometres of a set location (Brown *et al.* 2013). As such, whilst animals that return to land (e.g. central place foragers such as breeding pinnipeds and seabirds) are well represented in the literature, there is a paucity of studies investigating the at-sea behaviours and movements of free-ranging

individuals that remain at sea for extended periods (Hart & Hyrenbach 2009; Hazen *et al.* 2012; McIntyre 2014). In particular, information is missing from immature and juvenile stages (where a large proportion of individuals die within the first few months at sea and those that do survive often remain offshore for long periods of time and lose their loggers before returning to land), alongside seal species associated with sea-ice marginal zones - which are almost impossible to recapture for device retrieval (e.g. harp *Pagophilus groenlandicus*, hooded *Cystophora cristata* and leopard *Hydrurga leptonyx* seals).

Satellite data relay tags (using the Argos satellite system) can remotely transmit data collected by archival loggers, negating the need to retrieve devices. As such, their use has the potential to address current gaps in the literature with regards to the use of accelerometers. However, the amount of data that can be successfully communicated is limited due to, for example, the battery life of a device, an individual's behaviour (short surfacing periods that cut transmission), software specifications (processing power) and satellite platform (e.g. Argos transmission message lengths must currently be between 32 and 248 (or 256) bits; Fedak *et al.* 2002; CLS 2016). Subsequently, obtaining information equal to that acquired via tag retrieval is challenging. Data abstraction, performed via pre-transmission on-board processing, can be used to produce simplified representations of large volumes of data, thus aiding the relaying of information via satellite systems (Fedak *et al.* 2002; Photopoulou *et al.* 2015a). However, to accommodate extended deployment durations and maximise data acquisition, power requirements must be minimised. Previous implementations have included the execution of simple algorithms capable of extracting basic behavioural metrics such as the maximum depth and duration of a dive, alongside the following surface interval. Extending beyond this, broken-stick models (BSMs; Fedak *et al.* 2001; Photopoulou *et al.* 2015b) can identify key inflection points along depth profiles, providing information on a dive's shape. However, despite the unparalleled information accelerometers can provide on an individual's movement

patterns, currently there exists no method to abstract and transmit their data. This is likely due to the huge amount of data produced and predominantly complicated processing procedures required for analysis.

In this study, we present a new method for collecting, abstracting and transmitting accelerometer data from free-ranging marine predators via the Argos satellite system. We test run the technique on juvenile southern elephant seals *Mirounga leonina* from the Kerguelen Islands during their first months at sea after weaning, and validate the method using established accelerometer processing techniques applied to archival data recovered from nine individuals that returned to the colony. Few studies have investigated how the early foraging behaviours of these animals develop, despite the typically high mortality rates experienced during these times (Pistorius & Bester 2002; McMahon & Burton 2005). Information from accelerometers can help address this, and so, by selecting this free-ranging marine predator to test run our method, we also aim to obtain data that can be used in later studies to investigate ontogenetic changes in at-sea behaviours and differences between individuals that may impact survival. An overview and assessment of how simplified methods can be used to process accelerometer data into short behavioural summaries suitable for transmission is provided, so that such approaches will be applied in future studies using satellite relay systems to investigate the dive and foraging behaviours of free-ranging marine species.

2. Methods

2.1 Tag deployment

Fieldwork was conducted at Kerguelen Islands (49°20'S 70°20'E; Figure 1), Sub-Antarctic during November/December 2014. A total of 20 (10 female and 10 male) weaned juvenile southern elephant seals (age ~8-10 weeks; mean mass 79.9 ±17.7kg, mean length 39.1

±10.6cm; ± standard deviation; supplementary materials S.1) were equipped with a custom designed Argos relay satellite tag (SCOUT-DSA-296 tag, Wildlife Computers, hereafter 'DSA' tag). This weighed less than 1% of the mean mass of a pup, and was of similar design to those from investigative studies demonstrating such devices do not adversely impact mass gain and survival of equipped individuals (McMahon *et al.* 2008). Animals were captured and anesthetized (80% of tagged individuals) using 0.2-0.3ml of a 1:1 combination of tiletamine and zolazepam (Zoletil 100), injected intravenously. After cleaning the fur with acetone, the DSA tag was attached to the fur of the top of the head of a pup using quick-setting epoxy (~10 minutes; Araldite AW 2101, Ciba). All fieldwork activities were approved by the Comité Environnement et le Préfet des Terre Australes et Antarctiques Françaises**.**

2.2 Tag specifications

The DSA tag measured 86*85*29mm and weighed 192g. It composed an Argos transmitter, pressure sensor, tri-axial accelerometer and wet-dry sensor. To conserve battery life and maximise deployment periods, the pressure sensor and tri-axial accelerometer were programmed to function intermittently, such that one complete dive was sampled every ~2.25hrs. To achieve this, the tag would cease recording for two hours from the timestamp of the end of a dive. A dive was defined as a sub-surface period lasting longer than 60 seconds, during which the maximum recorded depth exceeded 15m. The beginning and end of a dive was determined via the tag's wet-dry sensor. During recording periods, the pressure sensor recorded at a rate of 1Hz (resolution of 0.5m and accuracy of +/- 1m + 1% of a reading) and the tri-axial accelerometer at 16Hz (resolution of $0.05ms^{-2}$). Data corresponding to sampled dives were archived and then processed on-board to create a 'per dive' summary (see details below), which was later transmitted via the Argos satellite system while the tag was at the surface. In addition, the tag also recorded the time from the end of a sampled dive (when the wet-dry sensor first registered as dry following a dive) to the subsequent first depth

measurement that exceeded 10m to give the surface interval. The tag transmitted each dive summary a maximum of 12 times, with a minimum interval of 45 minutes between each uplink attempt. At least one Argos location was obtained each day from resulting transmissions.

2.3 Pre-transmission and archival processing methods

Pre-transmission data abstraction involved a series of tailored processing algorithms, developed specifically for the low power computing environment of the satellite data relay tag from established techniques typically used (and validated) for the processing of archived accelerometer data from pinnipeds (e.g. Viviant *et al.* 2010; Gallon *et al.* 2013; Guinet *et al.* 2014; Richard *et al.* 2014; Volpov *et al.* 2015a; Jeanniard-du-Dot *et al.* 2016b; Jouma'a *et al.* 2016). In some instances, this required considerable modification of the original established processing algorithms, alongside the use of set thresholds. Because we did not have prior access to juvenile southern elephant seal accelerometer data (nor that from other small pinnipeds), these were developed using outputs from adult female southern elephant seals (e.g. using data from Richard *et al.* 2014; Vacquie-Garcia *et al.* 2015). Post-hoc validation was then completed by comparing transmitted data summaries to outputs from original established accelerometer processing methods applied to archival data from nine individuals that returned to the colony. Details of the two techniques are outlined below.

2.3.1 Dive segmentation: broken stick models (BSMs)

The start of a dive was identified on-board the DSA tag using a wet-dry sensor. Dive events were identified from the archival data as periods when the tag exceeded a depth of 5m (in place of 0m to avoid interference from near surface measurement noise) for at least 60 seconds. To account for a small amount of sensor drift with time, prior to this, recursive

filtering and smoothing across set quantiles was used to apply a zero offset correction to the time series of archival depth measurements (see Luque & Fried 2010). No depth correction was performed on-board the DSA tag. In both pre-transmission data abstraction and post-hoc archival processing, each dive was then split into five segments by identifying the four most characteristic inflection points of the profile (inclusive of the maximum depth) via BSMs (Fedak *et al.* 2001). From these, the total duration and initial and final depths of each segment were recorded.

2.3.2 Detection of Prey Catch Attempt (PrCA) behaviours

The time spent in PrCA behaviours was summed across each segment in both pre-transmission data abstraction and post-hoc archival processing. This involved the identification of rapid body and head movements, which have been found to be good indicators of PrCA behaviours across a range of marine species (Viviant *et al.* 2010; Carroll *et al.* 2014; Ydesen *et al.* 2014; Volpov *et al.* 2015a).

2.3.2.1 Pre-transmission abstraction method

Using accelerations measured along the three axes, magnitude in acceleration $magA$ was calculated as:

$$magA_i = \sqrt{x_i^2 + y_i^2 + z_i^2}$$

eqn. 1

Change in $magA$ over one second was then determined by summing the absolute values of the finite backward differences of 16 successive $magA$ values, resulting in a per second $varS$ value, that gave a measure of change comparable to the variance of a one second sampling period (but required less computing power to calculate):

$$varS = \sum_{i=2}^{16} abs(magA_i - magA_{i-1})$$

eqn. 2

A running average, across a window of 11 seconds, was then applied to the time series vector of $varS$ values to produce a per second average of change in acceleration as $varA$. A PrCA behaviour occurred when $varS_i \geq varA_i + thresV$, where $thresV$ is a user selectable threshold. For this study, a value of 5ms^{-2} was used (see supplementary materials S.2).

2.3.2.2 Post-hoc established archival method

Dynamic accelerations (from flipper strokes and rapid head movements) were isolated from gravitational forces along each of the three axes using a 3rd order high-pass digital Butterworth filter of 2.64Hz (Viviant *et al.* 2010; Guinet *et al.* 2014). For each axis, standard deviations in acceleration were calculated over a moving window of 1.5 seconds which were then grouped into two, 'low' and 'high', states using k-means clustering. PrCA behaviours occurred when the moving window standard deviation values from all three axes were in a 'high' state (Figure 2; Viviant *et al.* 2010; Guinet *et al.* 2014; Vacquie-Garcia *et al.* 2015).

2.3.3 Swimming effort

Estimations of swimming effort were summed across each segment in both pre-transmission data abstraction and post-hoc archival processing. These were then divided by the total duration of a segment to give a per second average (Jouma'a *et al.* 2016).

2.3.3.1 Pre-transmission abstraction method

Accelerations from the y (lateral) axis were high-pass filtered using a 2nd order IIR Butterworth filter with a 3dB cut-off set at 0.2Hz. This threshold had no upper limit (as is typically used; Richard *et al.* 2014; Jouma'a *et al.* 2016) to allow for an expected upwards

shift in the frequency range of stroke movements with changes in juvenile body condition and size (Sato *et al.* 2007; Aoki *et al.* 2011; Richard *et al.* 2014). The absolute total of these accelerations was then taken as the swimming effort.

2.3.3.2 Post-hoc established archival method

Swimming effort was estimated by isolating and summing flipper stroke rates and movement intensities (Sato *et al.* 2003; Richard *et al.* 2014; Jouma'a *et al.* 2016). Accelerations from the lateral (y) axis were filtered using a 3rd order band pass Butterworth filter, centred on the second peak in power intensity as identified from the power spectral density of the signal (between 0.49Hz to 2.05Hz; supplementary materials S.3). Swimming effort was then calculated as the absolute sum of peaks (and troughs) of flipper stroke accelerations with absolute amplitudes/intensities of at least 0.2ms^{-2} (supplementary materials S.4; Richard *et al.* 2014).

2.3.4 Pitch

Pitch was averaged across the first and last segments in pre-transmission data abstraction (because the descent and ascent phases of a dive should correspond to these respectively), and across all segments in post-hoc archival processing. In both scenarios, each of the three accelerometer axes were filtered using a low-pass filter of 0.2Hz. Pitch was then calculated following Tuck (2007) as:

$$pitch = arctan\left(\frac{x}{\sqrt{(y^2+z^2)}}\right)$$

eqn. 3

2.6 Comparative analyses between transmitted abstracted and retrieved archival data

Because behavioural differences across descent, bottom and ascent phases may impact the performance of on-board processing algorithms (and thus quality of transmitted data),

comparative analyses between the abstracted and retrieved archival data were conducted separately for each of these phases (see supplementary materials S.5 for details on how dive phases were assigned). For both datasets, all data corresponding to a particular dive phase were either averaged or summed to provide a single comparative value (see details in supplementary materials S.6 - which also outlines how archival and transmitted datasets were matched alongside pre-analytical data cleaning protocols). Of note, for pitch estimates, descent and ascent values from transmitted datasets were based upon the first and last segments of a dive, whilst archival values comprised data from all segments corresponding to a dive phase. This was so we could assess if pitches from the first and last segments of a dive were representative of those from the entire descent and ascent phases.

To allow for, and assess inter-individual differences in the performance of data abstraction algorithms, linear regressions were fitted using a mixed modelling framework from the nlme package (Pinheiro & Bates 2014) in R. Across all analyses, transmitted data were fitted as the response variable, and retrieved archival data as the explanatory variable. To validate the on-board processing methods used to implement the BSM and delineate individual dives, models were first fitted to make comparisons between estimations of depth inflection points (bottom phase only), phase duration and vertical speed (for descent and ascent phases only – see supplementary materials S.6 for details of how these were calculated). Models were then fitted for time spent in PrCA behaviours, swimming effort and pitch (for descent and ascent phases only). To aid comparability between model parameters, all data were standardised prior to model input (subtract mean and divide by standard deviation of combined archival and transmitted estimates to retain 1:1 expectation). Across all analyses, a random effect (intercept and/or slope) of individual was included if this lowered the Akaike information criterion (AIC; Zuur *et al.* 2009). Pseudo r-squared (R^2) values were used to assess

correlations between abstracted and archival data, and were calculated according to Nakagawa & Schielzeth (2013) and Johnson (2014), using the MuMIn package (Barton 2015) in R. Marginal R^2 values correspond to only the fixed component of a model whilst conditional R^2 values correspond to the entire model (composed of both fixed and random effects). In addition, the root mean square error (RMSE) was calculated for the fitted values of the model versus the retrieved archival outputs, alongside the transmitted estimates versus retrieved archival outputs (using both standardised and raw datasets). Finally, because archival datasets included a record of second resolution detections of PrCA behaviours from the on-board processing algorithms, confusion matrices were constructed (using the SDMTools package in R; Van der Wal *et al.* 2014) and used to assess how well these classifications reflected those from established archival methods (this analysis included all retrieved archival data, including dives that were not transmitted).

3. Results

3.1 Overview of transmitted data

Useable data were transmitted from all 20 equipped individuals for a total (after data cleaning) of 16,034 dives across 3023.4 days of sampling (Figures 1 and 3; individual specifics in supplementary materials S.1). The number of dives transmitted per individual ranged from 74 to 1895, and averaged 5.58 ±2.35 (± standard deviation) dives per day. Sampling periods per individual (time from the first transmitted dive to the end of the last dive) ranged from 19.6 days to 338.1 days (Figure 3). 42.2% (6772) of transmitted dives and 42.6% (1288.46) of sampling days came from 11 individuals from which tags were not retrieved (Figures 1 and 3). Selected plots of obtained information are shown in Figure 4.

3.2 Comparison to retrieved archival data

For the nine individuals from whom tags were retrieved, only 47.1% of sampled dives were transmitted (a total of 10,562 out of 22,420 before cleaning).

3.2.1 Depths, durations and vertical speeds

Transmitted depth inflection points, phase durations and vertical speeds showed negligible signs of bias, were strongly correlated with archival estimates (marginal R^2 values greater than 0.9) and had small RMSE's (Figure 5 and Table 1). Depth corrections applied to archival datasets varied from -9m to -0.5m and averaged -4.4 ±2.4m.

3.2.2 PrCA behaviours

Transmitted times spent in PrCA behaviours were positively biased to those from archival processing during bottom phases (when RMSE's were also highest; Figure 6 and Table 1). Bias during descent and ascent phases was negligible. However, marginal R^2 values of 0.65 during bottom phases were at least 28.6% higher than those observed for descent and ascent phases (which were 0.46 and 0.52 respectively). Performance metrics from confusion matrices varied with dive phase, with no one phase consistently displaying favourable values (Table 2).

3.2.3 Swimming effort

Transmitted swimming efforts were positively biased compared to archival estimates (Figure 6 and Table 1). The influence of this bias was more pronounced during the bottom phase of a dive. Transmitted and archival swimming efforts were more strongly correlated during descent and ascent phases, and had marginal R^2 values which were at least 15.3% higher than those of bottom phases (0.85 and 0.86 versus 0.73 respectively). This reflected lower levels of variation in the data (Figure 6.e). RMSE's were highest during the bottom phase of a dive (Table 1).

3.2.4 Pitch

Compared to archival estimates, transmitted pitches were negatively biased for descent phases and positively biased during ascent phases, due to a systematic over-estimation in the angles of descent and ascent (Figure 6 and Table 1). This bias was more pronounced during descent phases. Correlations between transmitted and archival pitches were weaker during descent phases, which had marginal R^2 values that were 32.4% less than those for ascent phases (0.60 versus 0.89 respectively). RMSE's were highest during descent phases.

3.2.5 Algorithm performance across individuals

Standard deviations of individual parameter estimates from the random component of models comparing transmitted and archival estimates of depth, phase duration, vertical speed, PrCA behaviours, swimming effort, and pitch, alongside small conditional R^2 values (all less than 0.04 – representing an increase of, at most, 7.1% from marginal R^2 values) reflect little variation between individuals in biases from transmitted estimates and correlations with archival data (Table 1, Figures 5 and 6).

4. Discussion

In this study we present a new method for remotely obtaining quantifiable measurements of marine predator behaviours via the combined use of accelerometers, time-depth recorders and the Argos satellite system. Using juvenile southern elephant seals as a case study, we show that through the use of an intermittent sampling regime, detailed snapshots of an individual's behaviour can be collected over deployment periods exceeding several months to almost a year. Although only 45% of these dives were successfully transmitted (likely due to surfacing times and satellite availability), information was received from over five dives per individual per day. Dependent on dive phase, corresponding estimates of depth based metrics, PrCA behaviours, swimming effort, and descent and ascent pitches were generally comparable to

those obtained via the detailed analysis of retrieved archival data, although for some parameters improvements could be made.

4.1 Depths, durations and vertical speeds

Transmitted estimates of phase durations, vertical speeds and depth inflection points showed negligible signs of bias and were strongly correlated to corresponding archival outputs, thus validating the performance of the on-board BSM, alongside the use of the wet-dry sensor to delineate the start and end of dives. Moreover, these results suggest the effect of sensor drift was small, which is reiterated by the small size of the zero offset depth correction applied to archival datasets (averaging < 3% of average inflection point depths, and never more than 6% - 9m).

4.2 PrCA behaviours

Estimates of PrCA behaviours from transmitted data included a number of false detections and misclassifications (Table 2), and were positively biased during bottom phases. This likely stemmed from the misidentification of erratic movements and/or signal noise as PrCA behaviours, possibly because the $5ms^{-2}$ detection threshold used in on-board processing algorithms was too low. To obtain similar algorithm performance to that from adult datasets, a threshold of $7ms^{-2}$ would be required (see supplementary materials S.7 versus S.2). Further improvements could also be made by increasing the length of the time window over which *varA* is calculated (see methods), which increased true positive rates (supplementary materials S.8) and possibly reflects the sensitivity of the current algorithm to small spikes in acceleration during periods of relative calm. Nonetheless, future studies may benefit from the use of a more flexible approach that negates the need for prior knowledge of PrCA behaviours in algorithm development, and allows for potential changes in the magnitudes of PrCA

movements as individuals develop their foraging abilities and grow. However, potential alternatives need to work on a dive by dive basis (so cannot incorporate two-state clustering methods), and have minimal computing power requirements. One such solution could be to use the distributions of acceleration standard deviations/variances to identify outlying extreme events (e.g. those out with the limit of a normal distribution or above a multiple number of standard deviations above the mean). Whilst developing such improvements would benefit from more in-depth validation via the use of animal attached videography (Watanabe & Takahashi 2013; Volpov *et al.* 2015a) or further accelerometer measurements (e.g. from jaw attachments; Viviant *et al.* 2010), the techniques applied to archival data to provide a baseline validation reference in this study have been demonstrated sufficient for the identification of PrCA behaviours across a number of studies (Viviant *et al.* 2010; Carroll *et al.* 2014; Ydesen *et al.* 2014; Volpov *et al.* 2015a).

Correlations between transmitted and archival estimates of time spent PrCA behaviours during bottom phases were good (~0.65), and variation in algorithm performance between individuals minimal (Table 1). This is in contrast with comparative outputs from descent and ascent phases (with marginal R^2 values < 0.55). However, transmitted times spent in PrCA behaviours during bottom phases were positively biased and had increased RMSE's, whilst confusion matrix performance metrics displayed mixed results. An increase in the presence of foraging behaviours other than prey capture (e.g. prey chase and handling alongside searching; Heerah *et al.* 2014; Volpov *et al.* 2015a) during the bottom phase of a dive may drive false detection rates and misclassifications in a manner that correlates well with true detections. Whilst false detections and misclassifications were decreased across descent and ascent phases, simultaneous decreases in the strength of correlations between transmitted and archival phase tallies suggests that these detections occur more randomly, and so should be treated with caution and possibly excluded from further analyses. This should not

substantially influence inferences made, since the contribution of information from descent and ascent phases on overall foraging effort estimates is low (across archival data 87% of all PrCA behaviours occurred during bottom phases, which is comparable to that reported in other studies of pinnipeds; Gallon *et al.* 2013; Heerah *et al.* 2014; Viviant *et al.* 2016). Whilst on-board detections of PrCA behaviours showed some inconsistencies to those from archival techniques, the strength and consistency (across individuals) of correlations between outputs from the two at the dive phase scale suggest these data can be tentatively used to examine how foraging effort varies across the tagged individuals.

4.3 Swimming effort

Across all dive phases, transmitted swimming efforts were positively biased to those from archival data in a manner that increased with the swimming effort measurement itself (i.e. small transmitted swimming efforts were less positively biased than large values). This overestimation likely reflected the summing of all stroke associated (y-axis) accelerations in on-board processing, rather than the isolation and averaging of individual amplitudes and rates (as in archival processing). Moreover, during bottom phases, the variance of positive bias in transmitted estimates increased with swimming effort (a trend that was consistent across all individuals; supplementary materials S.9), suggesting other movements (e.g. rolling, turning and rapid head jerks) were included in calculations and not sufficiently removed by the filtering process applied during on-board processing. Indeed, whilst descent and ascent phases typically involve directed swimming behaviours to and from prey patches at depth, concentrated foraging activity during the bottom phase of a dive increases the likelihood of the inclusion of these behaviours in swimming effort calculations (Gallon *et al.* 2013; Heerah *et al.* 2014; Viviant *et al.* 2016). This may be because the bottom limit of the band pass filter was too low and there was no upper limit. Indeed, addressing these points

improved the strength of correlations with archival estimates (supplementary materials S.10). Nonetheless, the consistency (across individuals) and strength of correlations between transmitted and archival estimates from descent and ascent phases suggests these swimming efforts can be used with confidence to, for example, make inferences about changes in body condition (e.g. using the methods described in Biuw *et al.* 2003; Richard *et al.* 2014). Swimming efforts from bottom phases should however be treated with caution.

4.4 Pitch

Bias in transmitted pitches was stronger during descent than ascent phases, which reflects differences in the proportions of these phases composed of more than one segment (25.5% versus 13.7% respectively after dives with shallow first or last segments were removed; see supplementary materials S.6 & S.11). In both instances, an overestimation in the angle of descent and/or ascent suggests that, where these phases are composed of more than one segment, the segment not incorporated into on-board processing algorithms is less steep than the first and last segments used (e.g. the ascent phase in Figure 2). Nonetheless, these differences are generally small and consistent across all measurements (and individuals; Table 1). Whilst the first and last segment pitches of a dive can be treated tentatively as representative of descent and ascent pitches respectively, dives where these phases are composed of more than one segment could be excluded from subsequent analyses to increase reliability (e.g. in the calculation of descent swimming speeds to infer body condition; Biuw *et al.* 2003; Richard *et al.* 2014).

5. Conclusions

In this study we have presented a new approach for remotely obtaining detailed information from accelerometers on the sub-surface behaviour of a free-ranging marine predator in its natural environment. Whilst outputs from these methods were comparable to those requiring

device retrieval, improvements could be made, for which our study provides valuable insight. The data acquired represent some of the first quantifications of the fine-scale movements of juvenile southern elephant seals during their first at-sea foraging trip immediately following weaning. Consistencies in algorithm performance across individuals suggest these outputs can be used to address a number of exciting and novel questions regarding ontogenetic behavioural changes and suspected survival rates. In particular, changes in descent swimming speeds and ascent swimming efforts (Biuw *et al.* 2003; Richard *et al.* 2014) can be used as a proxy for body condition, and compared to indices of foraging effort (i.e. time spent in PrCA behaviours) to assess foraging performance (Richard *et al.* 2016). The methods explored in this study are applicable to a diversity of other species including pinnipeds, cetaceans, seabirds (e.g. penguins) and possibly large fish (for which it is almost impossible to recapture individuals to recover high resolution archival data), and can be used to quantify previously unobservable behaviours and movements across entire geographical ranges. This includes individuals from a variety of age classes and life history stages, alongside those that die whilst at sea and would otherwise be impossible to observe. Subsequent gains in knowledge will significantly contribute to our understanding of the at-sea ecology of free-ranging marine predators alongside how marine ecosystems function.

6. Acknowledgements

This study was funded by a European Research Council Advanced Grant as part of the program EARLYLIFE under the European Community's Seven Framework (grant agreement FP7/2007–2013/ERC-2012-ADG_20120314; PI Dr Henri Weimerskirsch), and was supported by the IPEV program 109 (PI Dr Henri Weimerskirsch). We would like to thank J. Laborie and Martin Delpuech for field tag recovery, alongside Yves Le Bras, Joffrey Jouma'a, Baptiste Picard, Gaétan Richard and especially Matthieu Authier for analytical input. We

would also like to thank one anonymous reviewer and Theoni Photopoulou for useful comments on earlier versions of the manuscript.

7. Author contributions

CG and IH were involved in the SCOUT-DSA-296 tag algorithm design. All authors were involved in the conception of ideas and methodological design. FO, HW and CG collected the data. SLC, MG and CR analysed the data. SLC led the writing of the manuscript. All authors contributed critically to the drafts and gave final approval for publication.

8. Data accessibility

Matlab and R codes and scripts used to process the transmitted and archival datasets are available at github accounts "SamLCox" and "SESman" under doi's 10.5281/zenodo.809385, 10.5281/zenodo.809383, 10.5281/zenodo.809387 and 10.5281/zenodo.809182. Data used in the comparative analyses of the abstracted transmissions and retrieved archives is available under doi 10.5061/dryad.vv107.

9. References

Aoki, K., Watanabe, Y.Y., Crocker, D.E., Robinson, P.W., Biuw, M., Costa, D.P., Miyazaki, N., Fedak, M.A. & Miller, P.J.O. (2011). Northern elephant seals adjust gliding and stroking patterns with changes in buoyancy: validation of at-sea metrics of body density. *The Journal of Experimental Biology*, **214**, 2973–2987.

Barton, K. (2015). *MuMIn*. R package.

Biuw, M., McConnell, B., Bradshaw, C.J. & Fedak, M. (2003). Blubber and buoyancy: monitoring the body condition of free-ranging seals using simple dive characteristics. *Journal of Experimental Biology*, **206**, 3405–3423.

Brown, D.D., Kays, R., Wikelski, M., Wilson, R. & Klimley, A.P. (2013). Observing the unwatchable through acceleration logging of animal behavior. *Animal Biotelemetry*, 1:20.

Carroll, G., Slip, D., Jonsen, I. & Harcourt, R. (2014). Supervised accelerometry analysis can identify prey capture by penguins at sea. *The Journal of Experimental Biology*, **217**, 4295–4302.

Carter, M.I.D., Bennett, K.A., Embling, C.B., Hosegood, P. & Russell, D.J.F. (2016). Navigating uncertain waters: a critical review of inferring foraging behaviour from location and dive data in pinnipeds. *Movement Ecology*, **4**.

CLS. (2016). Argos user's manual: worldwide tracking and environmental monitoring by satellite.

Cooke, S.J., Hinch, S.G., Wikelski, M., Andrews, R.D., Kuchel, L.J., Wolcott, T.G. & Butler, P.J. (2004). Biotelemetry: A mechanistic approach to ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, **19**, 334–343.

Fedak, M.A., Lovell, P. & Grant, S.M. (2001). Two approaches to compressing and interpreting time-depth information as collected by time-depth information and satellite-linked data recorders. *Marine Mammal Science*, **17**, 94–110.

Fedak, M., Lovell, P., McConnell, B. & Hunter, C. (2002). Overcoming the constraints of long range radio telemetry from animals: getting more useful data from smaller packages. *Integrative and Comparative Biology*, **42**, 3–10.

Gallon, S., Bailleul, F., Charrassin, J.B., Guinet, C., Bost, C.A., Handrich, Y. & Hindell, M. (2013). Identifying foraging events in deep diving southern elephant seals, *Mirounga leonina*, using acceleration data loggers. *Deep-Sea Research II*, **88**–**89**, 14–22.

Guinet, C., Vacquie-Garcia, J., Picard, B., Bessigneul, G., Le Bras, Y., Dragon, A.C., Viviant, M., Arnould, J.P.Y. & Bailleul, F. (2014). Southern elephant seal foraging success in

relation to temperature and light conditions: insight into prey distribution. *Marine Ecology Progress Series*, **499**, 285–301.

Hart, K.M. & Hyrenbach, K.D. (2009). Satellite telemetry of marine megavertebrates: the coming of age of experimental science. *Endangered Species Research*, **10**, 9–20.

Hazen, E.L., Maxwell, S.M., Bailey, H., Bograd, S.J., Hamann, M., Gaspar, P., Godley, B.J. & Shillinger, G.L. (2012). Ontogeny in marine tagging and tracking science: tecnhologies and data gaps. *Marine Ecology Progress Series*, **457**, 221–240.

Heerah, K., Hindell, M., Guinet, C. & Charrassin, J.B. (2014). A new method to quantify within dive foraging behaviour in marine predators. *PLoS ONE*, **9**, e99329.

Jeanniard-du-Dot, T., Guinet, C., Arnould, J.P.Y., Speakman, J.R. & Trites, A.W. (2016a). Accelerometers can measure total and activity-specific energy expenditures in free-ranging marine mammals only if linked to time activity budgets. *Functional Ecology*.

Jeanniard-du-Dot, T., Trites, A.W., Arnould, J.P.Y., Speakman, J.R. & Guinet, C. (2016b). Flipper strokes can predict energy expenditure and locomotion costs in free-ranging northern and Antarctic fur seals. *Scientific Reports*, **6**, 33912.

Johnson, P.C.D. (2014). Extensions of Nakagawa & Schielzeth's *R*^2[GLMM] to random slopes models. *Methods in Ecology and Evolution*, **5**, 944–946.

Jouma'a, J., Le Bras, Y., Richard, G., Vacquie-Garcia, J., Picard, B., Ksabi, N.E. & Guinet, C. (2016). Adjustment of diving behaviour with prey encounters and body condition in a deep diving predator: the Southern Elephant Seal. *Functional Ecology*, **30**, 636–648.

Luque, S.P. & Fried, R. (2010). Recursive filtering for zero offset correction of diving depth time series with GNU R package diveMove. *PLoS ONE*, **6**, e15850.

McIntyre, T. (2014). Trends in tagging of marine mammals: a review of marine mammal biologging studies. *African Journal of Marine Science*, **36**, 409–422.

McMahon, C.R. & Burton, H.R. (2005). Climate change and seal survival: evidence for environmentally mediated changes in elephant seal, *Mirounga leonina*, pup survival. *Proceedings of the Royal Society B*, **272**, 923–928.

McMahon, C.R., Field, I.C., Bradshaw, C.J.A., White, G.C. & Hindell, M.A. (2008). Tracking and data-logging devices attached to elephant seals do not affect individual mass gain or survival. *Journal of Experimental Biology*, **360**, 71–77.

Naito, Y., Bornemann, H., Takahashi, A., McIntyre, T. & Plotz, J. (2010). Fine-scale feeding behaviour of Weddell seals revealed by a mandible accelerometer. *Polar Science*, **4**, 309–316.

Nakagawa, S. & Schielzeth, H. (2013). A general and simple method for obtaining R2 from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution*, **4**, 133–142.

Photopoulou, T., Fedak, M.A., Matthiopoulos, J., McConnell, B. & Lovell, P. (2015a). The generalized data management and collection of protocol for Conductivity-Temperature-Depth Satellite Relay Data Loggers. *Animal Biotelemetry*, **3**, 1–10.

Photopoulou, T., Lovell, P., Fedak, M.A., Thomas, L. & Matthiopoulos, J. (2015b). Efficient abstracting of dive profiles using a broken-stick model. *Methods in Ecology and Evolution*, **6**, 278–288.

Pinheiro, J. & Bates, D.M. (2014). *nlme: Linear and nonlinear mixed effects models*. R package.

Pistorius, P. & Bester, M.N. (2002). Juvenile survival and population regulation in southern elephant seals at Marion Island. *African Zoology*, **37**, 35–41.

Richard, G., Cox, S.L., Picard, B., Vacquie-Garcia, J. & Guinet, C. (2016). Southern elephant seals replenish their lipid reserves at different rates according to foraging habitat. *PLoS ONE*, **11**, e0166747.

Richard, G., Vacquie-Garcia, J., Jouma'a, J., Picard, B., Génin, A., Arnould, J.P.Y., Bailleul, F. & Guinet, C. (2014). Variation in body condition during the post-moult foraging trip of southern elephant seals and its consequences on diving behaviour. *The Journal of Experimental Biology*, **217**, 2609–2619.

Rutz, C. & Hays, G.C. (2009). New frontiers in biologging science. *Biology Letters*, **5**, 289–292.

Sato, K., Mitani, Y., Cameron, M.F., Siniff, D.B. & Naito, Y. (2003). Factors affecting stroking patterns and body angle in diving Weddell seals under natural conditions. *The Journal of Experimental Biology*, **206**, 1461–1470.

Sato, K., Watanuki, Y., Takahashi, A., Miller, P.J.O., Tanaka, H., Kawabe, R., Ponganis, P.J., Handrich, Y., Akamatsu, T., Watanabe, Y., Mitani, Y., Costa, D.P., Bost, C.A., Aoki, K., Amano, M., Trathan, P., Shapiro, A. & Naito, Y. (2007). Stroke frequency, but not swimming speed, is related to body size in free-ranging seabirds, pinnipeds and cetaceans. *Proceedings of the Royal Society B*, **274**, 471–477.

Shepard, E.L.C., Wilson, R.P., Quintana, F., Laich, A.G., Liebsch, N., Albareda, D.A., Halsey, L.G., Gleiss, A., Morgan, D.T., Myers, A.E., Newman, C. & Macdonald, D.W. (2008). Identification of animal movement patterns using tri-axial accelerometry. *Endangered Species Research*, **10**, 47–60.

Suzuki, I., Naito, Y., Folkow, L.P., Miyazaki, N. & Blix, A.S. (2009). Validation of a device for accurate timing of feeding events in marine animals. *Polar Biology*, **32**, 667–671.

Tuck, K. (2007). *Tilt sensing using linear accelerometers*. Freescale Semiconductor.

Vacquie-Garcia, J., Guinet, C., Dragon, A.C., Viviant, M., Ksabi, N.E. & Bailleul, F. (2015). Predicting prey capture rates of southern elephant seals from track and dive parameters. *Marine Ecology Progress Series*, **541**, 265–277.

Annexes

Van der Wal, J., Falconi, L., Januchowski, S., Shoo, L. & Storlie, C. (2014). *SDMTools*. R package.

Viviant, M., Jeanniard-du-Dot, T., Monestiez, P., Authier, M. & Guinet, C. (2016). Bottom time does not always predict prey encounter rate in Antarctic fur seals. *Functional Ecology*.

Viviant, M., Trites, A.W., Rosen, D.A.S., Monestiez, P. & Guinet, C. (2010). Prey capture attempts can be detected in Steller sea lions and other marine predators using accelerometers. *Polar Biology*, **33**, 713–719.

Volpov, B.L., Hoskins, A.J., Battaile, B.C., Viviant, M., Wheatley, K.E., Marshall, G., Abernathy, K. & Arnould, J.P.Y. (2015a). Identification of prey captures in Australian fur seals (*Arctocephalus pusillus dorifeus*) using head-mounted accelerometers: field validation with animal-born video cameras. *PLoS ONE*, **10**, e0128789.

Volpov, B.L., Rosen, D.A.S., Trites, A.W. & Arnould, J.P.Y. (2015b). Validating the relationship between 3-dimensional body acceleration and oxygen consumption in trained Stellar sea lions. *Journal of Computational Physiology*, **185**, 695–708.

Watanabe, Y.Y. & Takahashi, A. (2013). Linking animal-borne video to accelerometers reveals prey capture variability. *Proceedings of the National Academy Science*, **110**, 2199–2204.

Wilson, R.P., Shepard, E.L.C. & Liebsch, N. (2008). Prying into the intimate details of animal lives: use of a daily diary on animals. *Endangered Species Research*, **4**, 123–137.

Ydesen, K.S., Wisniewska, D.M., Hansen, J.D., Beedholm, K., Johnson, M. & Madsen, P.T. (2014). What a jerk: prey engulfment revealed by high-rate, super-cranial accelerometry on a harbour seal (*Phoca vituline*). *The Journal of Experimental Biology*, **217**, 2239–2243.

Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A. & Smith, G.M. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer.

Annexes

Table 1. Modelling results from linear mixed effects models used to assess correlations between abstracted (response) and archival (explanatory) estimates for (a) depth associated and (b) accelerometry data. Intercept and slope values close to 0 and 1 respectively reflect stronger correlations/likeness between the two data types than those far from 0 and 1. Intercept and slope standard deviation values of each model's random component (R. intercept and R. slope) are reported to evaluate inter-individual differences in algorithm performances. Pseudo R^2 values show the amount of variation accounted for by the fixed component of the model (marginal R^2; R^2_m). and the amount of variation accounted for by random component of the model (R^2_c (conditional R^2) - R^2_m). Root mean square errors are shown for the fitted values of the model versus the retrieved archival data ($RMSE_{mod}$), and the transmitted estimates versus retrieved archival data ($RMSE_{data}$; standardised out with brackets and raw within brackets).

	Intercept	Slope	R. intercept	R. slope	R^2_m	R^2_c- R^2_m	$RMSE_{mod}$	$RMSE_{data}$
(a) <u>Depth associated data comparison</u>								
Phase duration								
Descent phase	0.01	0.97	-	-	0.949	-	0.03	0.11 (20.84 s)
Bottom phase	0.01	0.99	0.01	0.01	0.978	<0.001	0.01	0.17 (31.87 s)
Ascent phase	0.00	0.93	0.03	0.04	0.904	0.002	0.05	0.14 (25.86 s)
Vertical speed								
Descent phase	0.06	0.93	0.03	0.02	0.914	0.004	0.03	0.08 (0.10 ms^{-1})
Bottom phase	-	-	-	-	-	-	-	-
Ascent phase	-0.03	0.91	0.02	0.02	0.922	0.003	0.06	0.09 (0.11 ms^{-1})
Depth								
Descent phase	-	-	-	-	-	-	-	-
Bottom phase	-0.02	1.00	0.01	-	0.993	<0.001	0.02	0.09 (9.69 m)
Ascent phase	-	-	-	-	-	-	-	-
(b) <u>Accelerometry data comparison</u>								
PrCA								
Descent phase	-0.08	0.69	0.06	0.12	0.462	0.016	0.10	0.21 (3.19 s)
Bottom phase	0.36	0.69	0.11	0.05	0.650	0.012	0.52	0.91 (13.98 s)
Ascent phase	0.00	0.75	0.09	0.16	0.521	0.037	0.13	0.23 (3.51 s)
Swimming effort								
Descent phase	3.92	4.13	0.33	0.33	0.858	0.016	1.32	1.33 (8.99 ms^{-3})
Bottom phase	5.00	5.04	0.76	0.79	0.734	0.038	1.86	1.93 (13.00 ms^{-3})
Ascent phase	3.43	3.57	0.38	0.47	0.846	0.035	1.76	1.79 (11.20 ms^{-3})
Pitch								
Descent phase	-0.26	0.72	0.09	0.10	0.599	0.020	0.05	0.12 (3.78^o)
Bottom phase	-	-	-	-	-	-	-	-
Ascent phase	0.11	0.90	0.03	0.03	0.886	0.003	0.04	0.11 (2.83^o)

Annexes

Table 2. Performance metrics from confusion matrices of predicted (transmitted) and actual (archival) PrCA behaviour detections. Values below show the mean of all individuals ± the standard deviation, with the best performing dive phase(s) highlighted in bold.

Performance metric	Description	Decent phase	Bottom phase	Ascent p
True positive rate	True positive/actual positive	0.569 ±0.022	0.574 ±0.025	**0.632 ±(**
False positive rate	False positive/actual negative	**0.013 ±0.001**	0.031 ±0.003	**0.013 ±(**
Specificity	True negative/actual negative	**0.987 ±0.001**	0.969 ±0.003	**0.987 ±(**
Precision	True positive/predicted positive	0.255 ±0.061	**0.489 ±0.063**	0.391 ±(
Misclassification	(False positive + false negative)/total	**0.016 ±0.002**	0.051 ±0.008	0.018 ±(
Accuracy	(True positive + true negative)/total	**0.984 ±0.002**	0.949 ±0.008	0.982 ±(
Prevalence	Actual positive/total	0.008 ±0.003	**0.050 ±0.013**	0.013 ±(

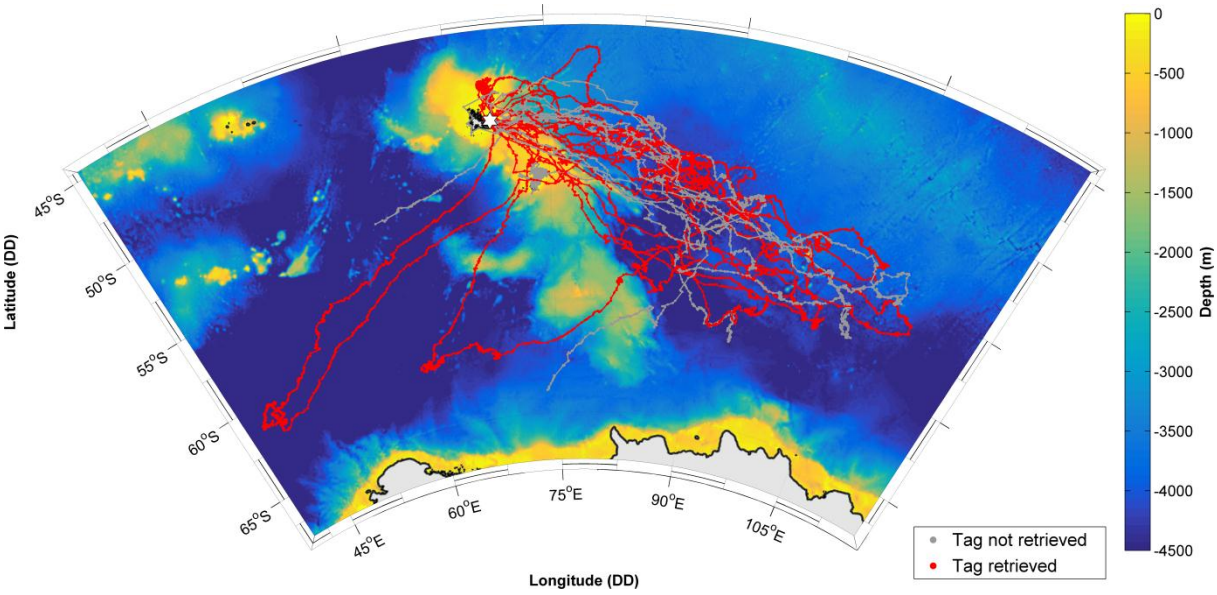


Figure 1. Recorded tracks of each individual. In grey, those from which tags were not retrieved and in red, those from which tags were retrieved. The deployment site at Kerguelen Islands is indicated by the white star.

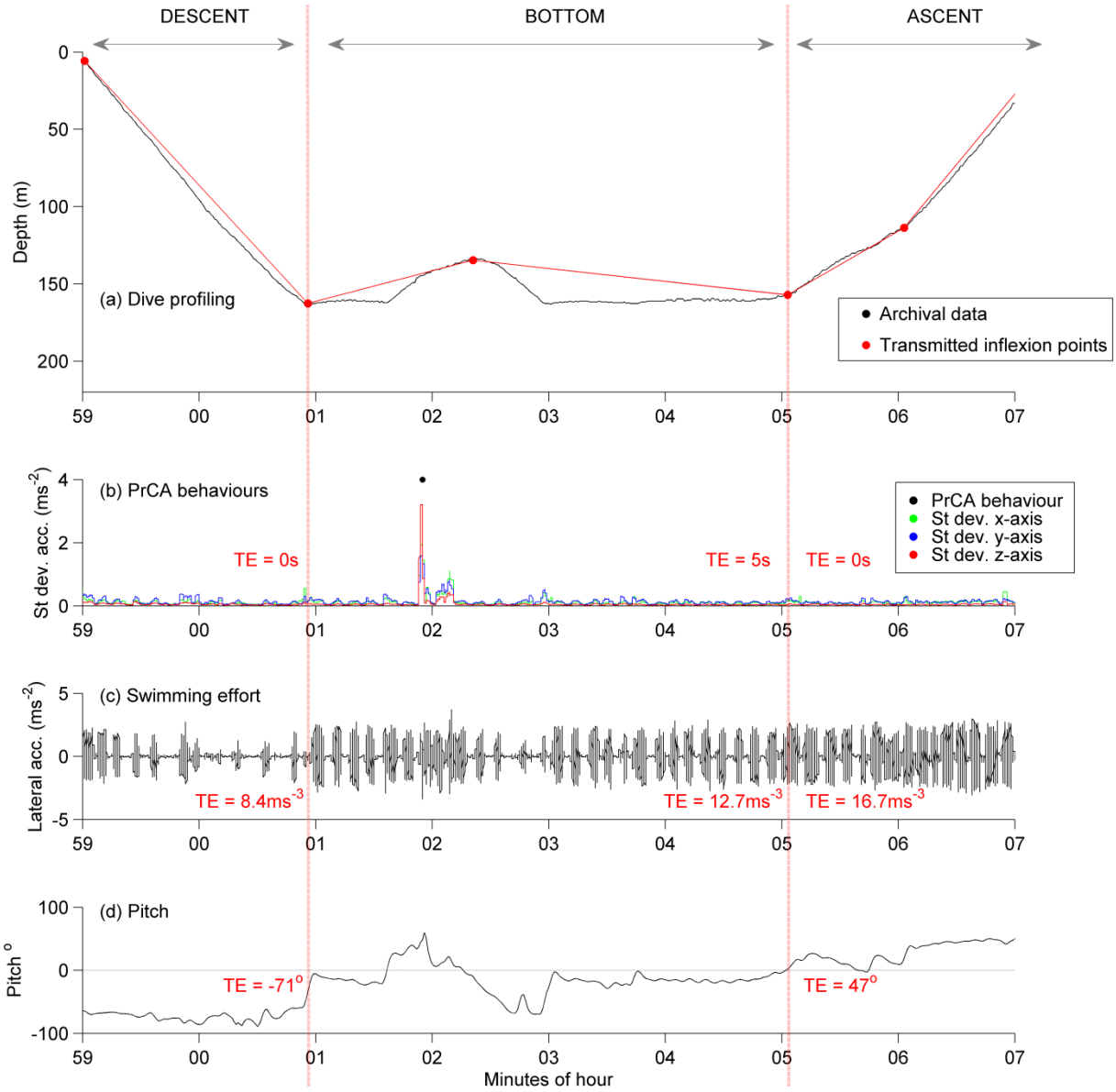


Figure 2. Overview of DSA tag data measurements from one example dive, illustrating the high resolution archives prior to summarizing for comparison to segment abstractions from transmitted data. Red dotted partitions from left to right correspond to descent, bottom and ascent dive phases. From top to bottom: (a) depth measurements from archival data in black and reconstructions from transmitted inflection points in red (determined via brokenstick models, and used in estimations of inflection depths, phase durations and vertical speeds) , (b) standard deviations in acceleration from archival data along the three axes (green = x, blue = y and z = red) – black markers show identified prey catch attempt (PrCA) behaviours, (c) filtered lateral (y) accelerations from archival data showing stroke amplitudes and rates (used to estimate swimming effort) and (d) pitches from archival data. Red text (b:d) indicates corresponding transmitted estimates (TEs) for each dive phase.

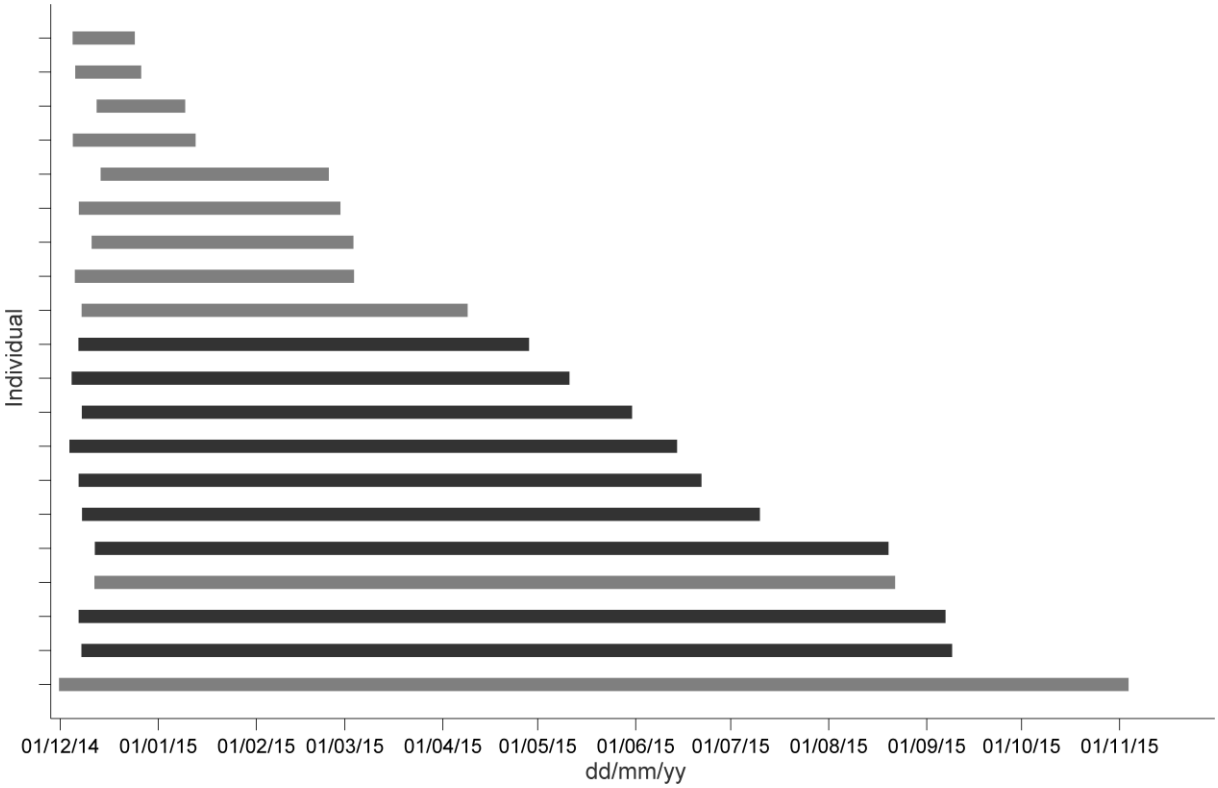


Figure 3. Light (tag not retrieved) and dark (tag retrieved) grey bars mark the period from when the first dive was recorded by each tag to the end of the last dive recorded.

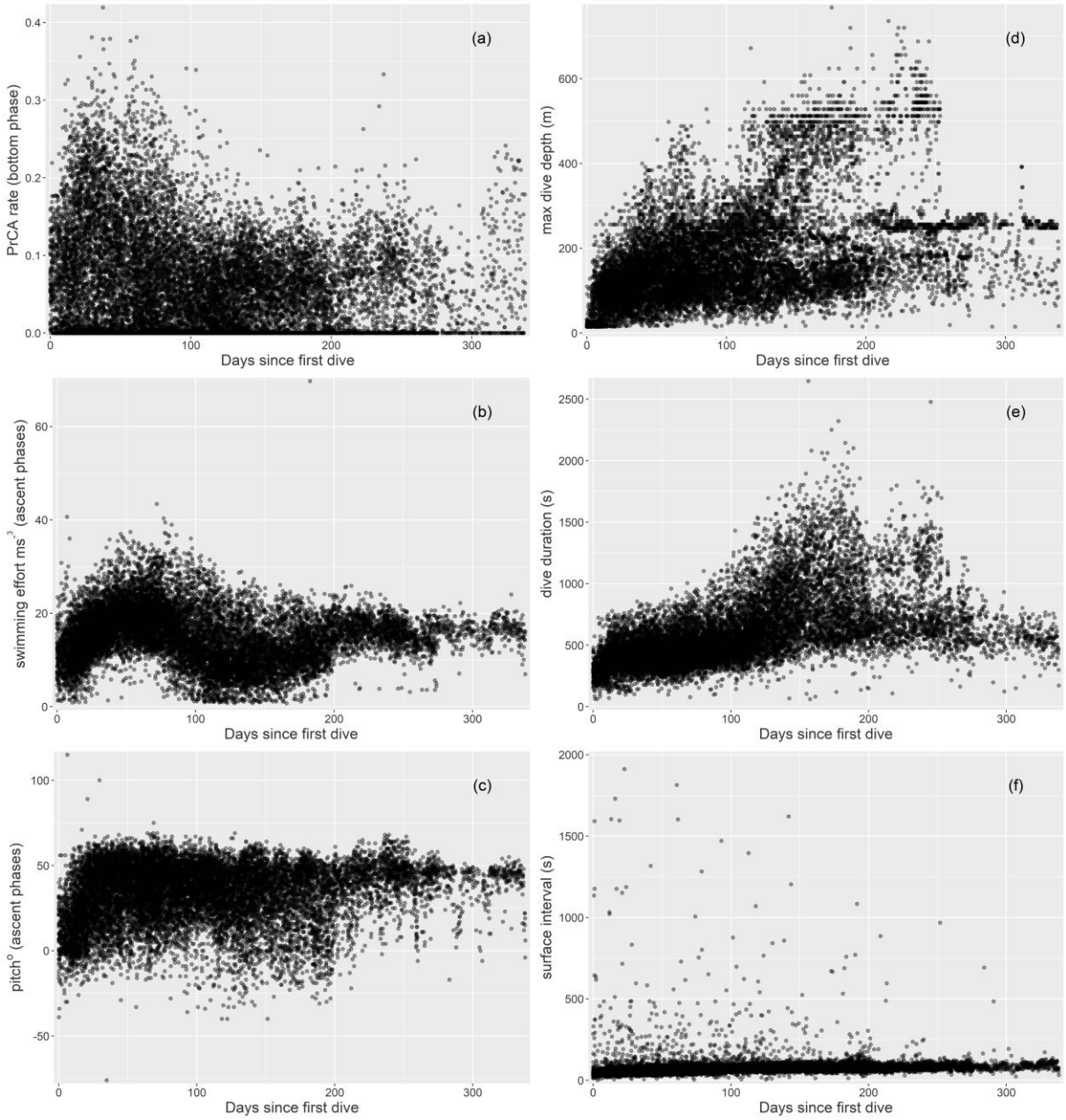


Figure 4. Example data transmitted by DSA tags across deployments lasting upwards of 300 days. Data is pooled from all individuals for: (a) prey catch attempt (PrCA) behaviour rates during bottom phases (time spent in PrCA behaviours scaled by duration), (b) per second average swimming efforts during ascent phases, (c) average pitches during ascent phases, (d) maximum dive depths, (e) dive durations and (f) surface intervals.

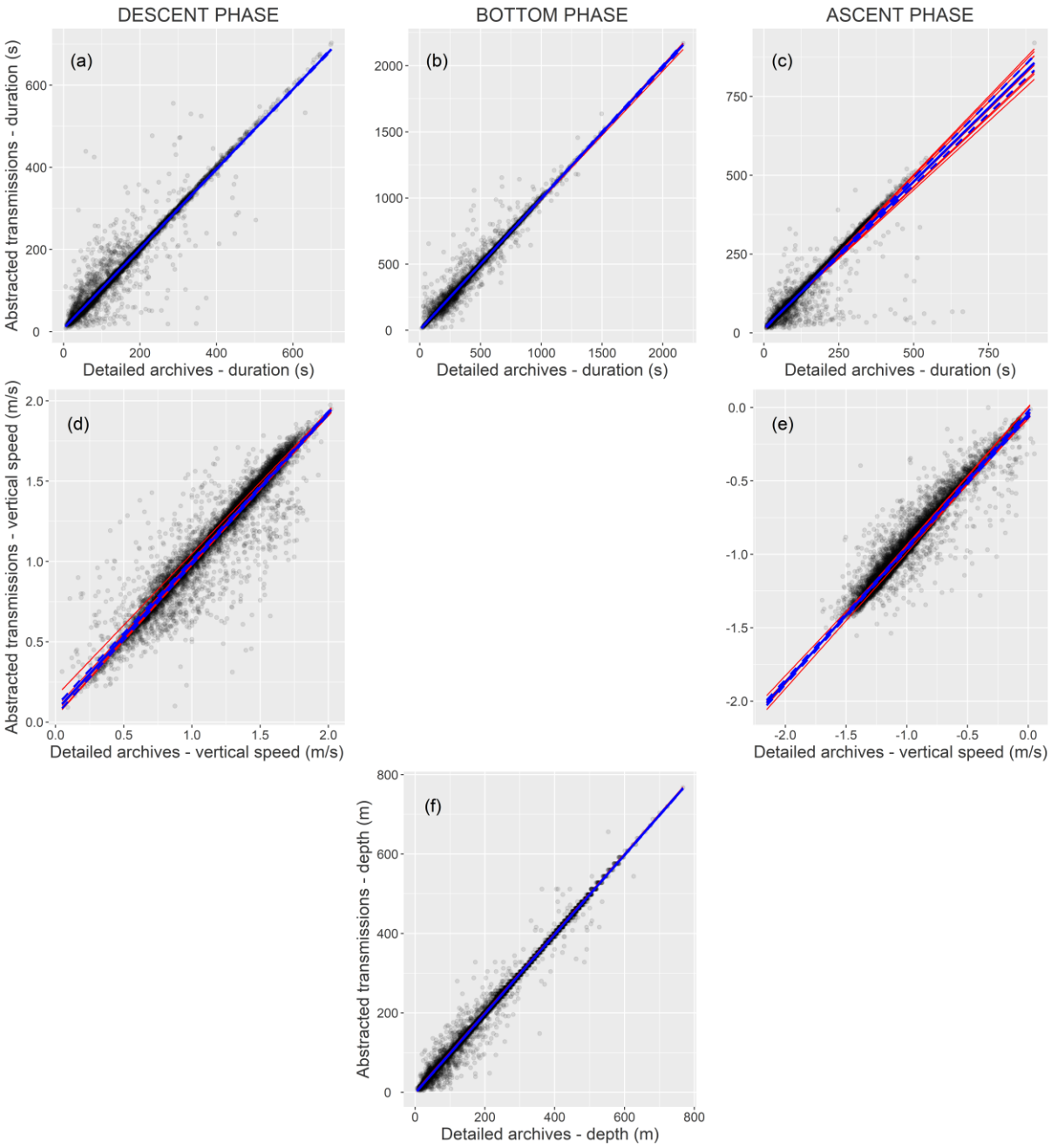


Figure 5. Comparisons between depth-based outputs from abstracted transmissions and detailed archives. Each red line represents the intercept-slope output for an individual, the blue line the population mean (95% confidence intervals in dashed blue lines), and black points the raw data. Columns from left to right correspond to descent (a & d), (2) bottom (b & f) and ascent (c & e) phases. Rows, from top to bottom, correspond to phase durations (a:c), vertical speeds (d & e), and inflection point depths (f).

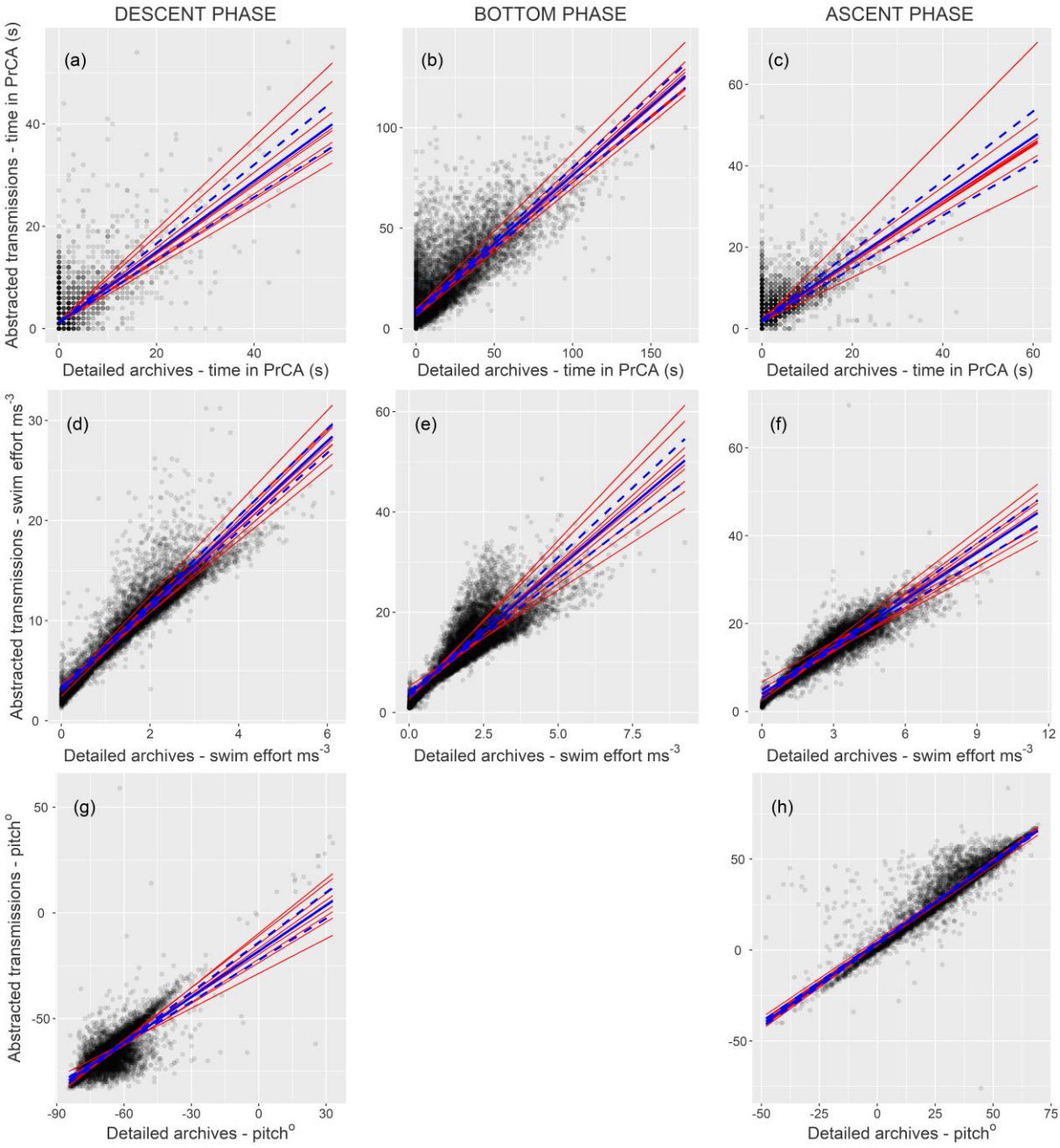


Figure 6. Comparisons between accelerometer based outputs from abstracted transmissions and detailed archives. Each red line represents the intercept-slope output for an individual, the blue line the population mean (95% confidence intervals in dashed blue lines), and black points the raw data. Columns, from left to right, correspond to descent (a, d & g), bottom (b & e) and ascent (c, f & h) phases. Rows, from top to bottom, correspond to time in prey capture attempt (PrCA) behaviours (a:c), swimming effort (d:f) and pitch (g & h).

E. Annexe 5 (in prep.)

Investigating high mortality rates in a juvenile free-ranging marine predator and links to dive and foraging ability

Cox SL[1*+]; Authier M[2]; Orgeret F[1]; Weimerskirch H[1]; Guinet C[1]

[1]Centre d'Etudes Biologique de Chizé, UMR 7372 - CNRS & Universitié de La Rochelle, Villiers-en-Bois, 79360, France

[2]Observatoire PELAGIS, UMS 3462 - Universitié de La Rochelle & CNRS, 5 allées de l'Océan, 17000 La Rochelle, France

[*]Corresponding author: slcox417@gmail.com

[+]Current address of corresponding author: UMR MARBEC, Station Ifremer Séte, Avenue Jean Monnet – CS 30171, 34203, Séte, France

ABSTRACT

1. High juvenile mortality rates are typical of many long-lived marine vertebrate predators. Insufficient dive and foraging ability are thought to be key drivers of this, which for many species, need to develop rapidly as individuals quickly transition from full parental care and provisioning to complete independence. However, direct links to survival outcome are sparse. This is predominantly due to the difficulties of remotely observing the fine-scale behaviours of free-ranging marine animals that may not return to land.

2. In this study, we conduct exploratory investigations of the potential factors influencing early mortality in juvenile southern elephant seals *Mirounga leonina*. 20 post-weaning pups were equipped with (1) a new generation satellite relay data tag, capable of recording and remotely transmitting fine-scale behavioural movements, and (2) a location transmitting only tag (so that mortality events could be distinguished from device failures). Individuals were followed for the entire duration of their first trip at sea (either until mortality or return to land). Two analyses were conducted. First, time series data on the behavioural movements and encountered environmental conditions of each non-surviving pup were individually compared to the concurrent averages of grouped survivors. Second, potential common causes of mortality across the sample population were investigated using Cox's proportional hazard regression and penalised shrinkage techniques.

3. Nine individuals died (two females and seven males) and 11 survived (eight females and three males). All but one individual died before starting the return phase of their first trip at sea. Causes of death were variable, although common factors across the sample population included increased horizontal travel speeds, decreased development in dive and forage ability, and habitat type visited (lower sea surface temperatures and decreased eddy kinetic energy).

4. For long lived marine vertebrate predators, such as the southern elephant seal, the first few months of life following independence represent a critical period, when small deviations in

behaviour from the norm appear sufficient to increase mortality risk. Survival rates may subsequently be particularly vulnerable to changes in climate and environment, which will have concomitant consequences on the demography and dynamics of populations.

KEYWORDS: SURVIVAL ANALYSES · JUVENILE MORTALITY · SOUTHERN ELEPHANT SEAL · *Mirounga leonina* · FORAGING ECOLOGY · EARLY LIFE

1. Introduction

For long lived marine vertebrate predators, insufficient dive and foraging ability are thought to be key drivers of high mortality during juvenile and immature stages (Daunt et al. 2007; Orgeret et al. 2016). In many species these abilities need to develop rapidly, as individuals quickly transition from full parental care and provisioning to complete independence (Reiter et al. 1978; Costa 1991; Breed et al. 2013). The first trip made at sea alone may thus prove a critical time for survival: juveniles need advanced dive and foraging abilities to be able to exploit the large and heterogeneous environments they typically inhabit (Riotte-Lambert and Weimerskirch 2013; Orgeret et al. 2016; Carter et al. 2017; de Grissac et al. 2017). This may include physiological capability and foraging efficiency, alongside knowledge of habitats and prey distributions. Moreover, during this time, perturbations in environmental conditions may have disproportionate impacts on fitness, as individuals are already pushing their capabilities as far as they will go, and so have little room left to adapt (Burns 1999). Indeed, in the early years of life following the transition to independence, survival rates may increase with age as individuals advance their dive and foraging ability and thus become less sensitive to such factors (Pistorius and Bester 2002; Oro et al. 2010; McMahon et al. 2015).

Much of what is known about the factors impacting first year survival stems from studies linking re-sightings data to measures of an individual's condition at departure from its natal site. For example, in pinnipeds, increased girth, length, weight and level/quality of parental provision affect first year survival (Hall et al. 2001; Baker 2008; McMahon et al. 2015): these features likely relate to initial dive capabilities, development and subsequent restrictions on foraging ability (Hindell et al. 1999; Irvine et al. 2000). Juvenile survival rates have also been linked to climatic indices (e.g. El Nino Southern Oscillation), which can reflect changes in the availability and distribution of resources and either impact the quality of parental provisioning during lactation (and thus initial pup condition), or reduce prey availability to juveniles post-weaning (Beauplet et al. 2005; McMahon and Burton 2005). Alternatively, this may be linked to increases in extreme weather events (e.g. storm). However, beyond such broad scale correlations there is a sparsity of studies that describe and quantify the fine-scale dive and foraging capabilities of juvenile marine predators in relation to survival (Hazen et al. 2012, but see Daunt et al. 2007; Orgeret et al. 2016). Obtaining the behavioural measurements needed to investigate such processes has been limited by the far and free ranging nature of these first trips at sea, alongside low returns rates (either due to mortality or true dispersal, which also confounds mortality detection and may be further complicated by tag failures; Hays et al. 2007; Shillinger et al. 2012).

Over the last two decades, bio-logging technologies have substantially increased our ability to observe the fine scale movements of many marine species, allowing inferences to be made on their behaviour and physiology (Hart and Hyrenbach 2009; Shillinger et al. 2012). Recent

advances in data abstraction and transmission techniques mean device retrieval is no longer obligatory to obtain the information these instruments record (Fedak et al. 2002; Cox et al. 2017), making these methods suitable for examining the early foraging strategies of free-ranging juveniles (Shillinger et al. 2012; Cox et al. 2017). For example, for pinniped species, it is now possible to remotely track a suite of dive and foraging metrics such as prey catch attempt (PrCA) rates, swimming effort, dive shape and surface interval (Photopoulou et al. 2015; Cox et al. 2017). Coupled with double tagging techniques, which allow for the estimation of mortality events over fine temporal scales (Hays et al. 2007; Drymon and Wells 2017), biologging data can provide unprecedented information on an individual's behaviour right up until the moment of death.

Here, we present results from a unique dataset obtained via a new generation of satellite relay data tags capable of recording and remotely transmitting the fine-scale behavioural movements of 20 juvenile southern elephant seals *Mirounga leonina* during their first trip at sea following weaning. We use this data to conduct exploratory investigations of the potential factors influencing the occurrence of mortality events. Specifically we (1) individually compare time series data on behavioural movements and encountered environmental conditions of non-surviving individuals, to concurrent averages of the surviving group, and (2) statistically assess potential common causes of mortality across the sample population.

Southern elephant seals are long-lived and wide-ranging meso-predators: the environments they exploit (circumpolar Southern Ocean distribution) are heterogeneous, vast, and subject to climatic variation (Hindell et al. 2016). Females can spend up to 80% of their lifetime at sea (McIntyre et al. 2010) and only come on land to moult and breed. Females are capital breeders and give birth to a single pup between September and November, at the beginning of the austral summer (Hindell and Burton 1988). Following a short period (~22 days) of full maternal provisioning (lactation and suckling), pups are weaned and abandoned at the natal colony (Guinet 1991; Arnbom et al. 1993). They then undergo a period of fasting that may last a few days to several weeks (Arnbom et al. 1993), after which they depart for their first trip at sea, where they learn to forage independently without external input. Post-weaning survival rates are low (~40-60% but sometimes dropping below 30%; McMahon et al. 1999, 2015; Pistorius and Bester 2002), and considered a strong determinant of overall population fitness (McMahon et al. 2005). At the time of departure for their first trip at sea, weaned pups are already of sufficient size (~40-+140kg, mean ~80-100kg; Arnbom et al. 1993) such that they can be safely equipped with bio-logging devices that will stay attached for several months (McMahon et al. 2008).

2. Methods

2.1 Tag deployment

Fieldwork was conducted at the Kerguelen Islands (49^{o} 20' S, 70^{o} 20' E), Sub-Antarctic during November/December 2014. A total of 20 (10 female and 10 male) weaned (less than 3 months old) juvenile southern elephant seals (mean mass = 79.9 ±17.7kg, mean length = 139.1 ±10.6cm; ± standard deviation) were equipped with (1) a custom designed Argos relayed satellite tag (SPLASH10-F-2961-DSA tag, Wildlife Computers, hereafter 'DSA' tag)

and (2) a smart position transmitting tag (SPOT 293A, Wildlife Computers, hereafter 'SPOT' tag). Animals were captured and anesthetized (80% of tagged individuals) using a 1:1 combination of tiletamine and zolazepam (Zoletil 100), injected either intramuscularly or intravenously. Using quick-setting epoxy (Araldite AW 2101, Ciba), after cleaning the fur with acetone, the DSA tag was then attached to the fur of the top of the head of a pup, and the SPOT tag to the centre back of a pup.

2.2 Tag specifications

The DSA tag measured 86*85*29mm and weighed 192g. The tag comprised an Argos transmitter, pressure sensor (1Hz sampling rate at resolution of 0.5m and accuracy of +/- 1m + 1% of a reading), tri-axial accelerometer (16Hz sampling rate), thermistor (1Hz sampling rate at resolution of 0.1^{o}C and accuracy of +/- 0.1C) and wet-dry sensor. These functioned intermittently such that one complete dive (max depth > 15m and duration > 60 seconds) was sampled every ~2.25hrs. Collected measurements were then processed on-board to provide a 'per dive' summary which was later transmitted (alongside an Argos derived location) via the Argos satellite system when the tag was at the surface. This included the depths and durations of five brokenstick segments of a dive, alongside the total swimming effort and the total time spent in PrCA behaviours across each segment, and for the first and last segments only, pitch. In addition, the surface interval between the sampled dive and the next dive was also transmitted, alongside surface temperature (taken at 2m). An in-depth description of on-board processing algorithms and the functionality of the DSA tag can be found in (Cox et al. 2017). The Argos only transmitting SPOT tag measured 72*54*24mm and weighed 119g. The tag was programmed to transmit location (determined via the Argos satellite system) several times per day, such that at least one Argos location was obtained each day.

2.3 Survival estimates

Using the transmitted Argos locations from the DSA and SPOT tags, the survival of each individual was estimated using the absolute difference in time between the dates of the last transmissions of the two tags. From this, two discrete groups were identified (Figure XX1.a). The first represented those individuals whose tags had ceased to transmit within a short time period of one another (less than 30hrs; which likely reflected a death), whilst the second represented those individuals with a large temporal gap between the dates of last tag transmissions (greater than 528hrs/22 days), reflecting either the retrieval of the DSA tag on return to the colony or its possible failure (the SPOT tag always 'out-transmitted' the DSA tag).

2.4 Argos location filtering

Obtained Argos location data were not equally positioned in time and were or varying quality (specified location class errors; www.argos-system.com). As such, all data were processed through a hierarchical first difference correlated random walk state-space model (SSM), using the R package 'bsam' (Jonsen et al. 2005; Jonsen 2016; Jonsen et al. 2017). Two Monte Carlo Markov chains of 150000 iterations, with a burn in of 150000 samples and thinning of 100 to reduce within chain auto-correlation, were run to obtain filtered location estimates at a temporal resolution of one hour. The quality of the fit of the SSM for each individual was assessed visually (through plots of observed Argos and SSM estimated locations), whilst

convergence of the Markov chain Mote Carlo algorithm was confirmed via visual observation of traceplots alongside Gelman, Brooks and Rubin diagnostics (Brooks and Gelman 1998).

2.5 Pre-analytical data preparation

To investigate causes of mortality we generated several metrics representative of (1) an individual's morphology and departure information, (2) horizontal movement patterns, (3) fine-scale acceleration and dive based foraging behaviours, (4) change in body condition, and (5) encountered environmental conditions (Table XX1).

2.5.1 Morphology and departure information

Causes of mortality and survival rates were investigated for females and males. Departure dates, weights and initial drift rates (indicative of body condition – see details under "*Body condition*" below) were also estimated. Departure dates were taken as the day when an individual commenced a straight trajectory away from Kerguelen Island. This occurred between 0 and 25 days after tag deployment. Departure weights were estimated using the weight of an individual taken at tag deployment following Guinet (1994) as: $weight_{(t)} = weight_{(t-1)} - (0.0048(weight_{(t-1)}) + 0.3031)$, where t is time in days running from the day after deployment to the day of departure. For individuals that left Kerguelen on the same day as tag deployment, the deployment weight was the departure weight. Initial drift rates were taken as the drift rate extrapolated to the day of departure (see details under "*Body condition*" below on how this was estimated).

2.5.2 Horizontal movement metrics

Because interactions with oceanic currents can distort the observed trajectories of an individual (Gaspar et al. 2006), prior to the generation of movement metrics, at-sea horizontal swimming behaviours were corrected to remove the influence of ocean currents. Sea surface current velocities were taken from the delayed time all-sat-merged Global Ocean Gridded Absolute Geostrophic Velocities Anomalies L4 product, obtained via the Archiving Validation and Interpretation of Satellite and Oceanographic data portal at a daily basis with a spatial resolution of 0.25^{o} (AVISO; www.avico.altimetry.fr). Real juvenile swim directions and speeds were then calculated by decomposing each hourly step of a track into its net velocity components, (east-west) and (north-south) (Gaspar et al. 2006; Cotté et al. 2007).

For each individual, the daily maximum corrected speed observed across a single hourly period was extracted alongside the total corrected distance travelled (in km). To ensure the number of hourly locations for the entire 24 hour per day was consistent, the first and last days of each track were excluded (as the first and last filtered SSM locations (based on the times of the first and last Argos location transmissions) typically occurred in the middle of the day). To assess if there were differences between how individuals orientated themselves with regards to ocean currents, the daily circular mean deviation of the real heading of each individual from concurrent ocean current direction was also calculated. To simplify subsequent statistical analyses (due to the circular nature of directional measurements), these values were then rescaled so as bearings 180 to 360 ran from 180 (against ocean currents) to 0 (with ocean currents).

2.5.3 Transmitted acceleration and dive summaries

The information yielded from transmitted acceleration and dive summaries produced an array of potential investigatory metrics representative of each individual's dive and foraging capabilities (Cox et al. 2017). For each dive performed by each individual, the maximum dive depth was taken alongside the total dive duration. Surface intervals were scaled by dive duration, as were times spent in PrCA behaviours to give a per-dive PrCA rate. The descent, bottom and ascent phases of a dive were then identified following Cox et al. (2017). The first and last segments of a dive were always assigned to descent and ascent phases respectively. Out with this, the bottom phase ran from the first segment at which the vertical speed dropped below $0.42ms^{-1}$ to the first segment where the vertical speed dropped below $-0.76ms^{-1}$. Segments prior to the bottom phase were grouped into the descent phase, and those after to the ascent phase. For each dive performed by each individual the bottom duration scaled by the total dive duration was then taken. In addition, the average swimming effort required to transit to and from the bottom, hunting phase (Heerah et al. 2014; Volpov et al. 2015), of a dive was estimated as the sum of the swimming efforts of the descent and ascent phases divided by the total duration of these phases.

2.5.4 Body condition

Southern elephant seals regularly perform resting dives where individuals cease active movement and "drift" in the water column (Biuw et al. 2003; Mitani et al. 2010; Gordine et al. 2015). Vertical movement during these inactive periods can be used to make inferences on an individual's buoyancy, which in turn reflects body composition (ratio of high-density lean to low-density lipid tissue; Biuw et al. 2003), and so body condition. Animals that are positively buoyant should be in 'better' condition than those that are negatively buoyant. To identify drift dives and thus vertical movement rates, we used a modified step-wise filtering process similar to that described in Biuw *et al.*, (2003) and Gordine *et al.*, (2015). Following this, to obtain daily drift rate estimates (as drift dives are not always performed on a daily basis), we used Function Data Analysis (Yang et al. 2016). For each individual, a daily drift rate was estimated which was then used to calculate the daily change in drift rate.

2.5.5 Environmental conditions

To investigate the impact of storms on juvenile survival, wind and wave data were extracted from the ERA-interim global atmospheric reanalysis (Dee et al. 2011), via the European Centre for Medium range Weather Forecasting (ECMWF) data portal (www.ecmwf.int/datasets). The spatial and temporal resolution of this data was 0.75^{o} and 3 hours respectively. For each individual, the daily maximum closest spatio-temporally matched wind and wave conditions encountered were extracted.

In addition, information on the fine-scale bio-physical habitats encountered by each individual, that may be associated with enhanced/reduced prey availability and quality (Richard et al. 2016), was also obtained. Sea surface temperature was taken as that recorded by the DSA tag. For each individual for each day, the mean temperature of all measurements was calculated. Current data from aviso (as specified above) was used to calculate a simple index of total kinetic energy (m^2/s^2; TKE). The maximum spatio-temporally matched values encountered by each individual per day were extracted.

2.6 Data analyses

Due to our small sample size and a high expected level of variability in the data (i.e. individuals may die for different or similar reasons), investigations toward the causes of early mortality were predominantly exploratory in nature. Prior to all analyses, we verified that sampling bias (i.e. variation in the number of dives transmitted by the DSA devices through time and between individuals) was not an issue.

2.6.1 Temporal patterns in survival in relation to departure from Kerguelen Islands

Kaplan Meier curves were constructed to assess the distribution and probability of mortality events with time since an individual left Kerguelen Islands. For non-survivors, the last date at which both tags were transmitting was used as the date of death. For surviving individuals, time series data were right-censored to the date at which an individual returned to Kerguelen Islands. For one surviving individual that did not return to Kerguelen Islands, and instead spent an extended period of time within the shelf waters around Heard Island, a censoring date corresponding to the average return date to Kerguelen Islands of the other surviving individuals was used. Survival functions were then generated using the survival package in R (Therneau and Lumley 2017).

2.6.2 Individual comparisons between behaviours and encountered environmental conditions of non-surviving pups and those of grouped survivors

For each day, for each explanatory variable for which time series data were available (Table XX1), we calculated the daily median of the entire surviving group, alongside the 2.5%, 25%, 75% and 97.5% quantiles. Each concurrent mean daily value of each non-surviving individual was then plotted against these estimates. This allowed us to visually assess behavioural patterns and environmental conditions encountered in relation to time since departure (and ontogenetic processes), and the time of death (i.e. were behaviours consistently different between surviving and non-surviving individuals or did a change occur in the days and/or weeks immediately prior to death).

2.6.3 Assessment of potential common causes of mortality across the sampled population

To assess common causes of mortality across the entire sampled population, a two-step modelling approach was applied, similar to that used in joint distribution modelling frameworks (e.g. Henderson et al. 2000) albeit modified so a range of parameter estimation techniques could be applied. First, for each explanatory variable for which time series data were available (either at a daily or dive scale; Table XX1), univariate linear mixed effects models (LMMs) were used to extract the intercept and slope for each individual. These were fitted as random intercept-slopes models via the nlme package in R (Pinheiro and Bates 2014). The time variable (days since departure) was standardised such that the intercept would represent the average of an explanatory variable across the series, and the slope the change through time. Parameter estimates for each individual were then extracted as the corresponding intercept and slope from the random component of the model with the population level coefficient (intercept or slope) subtracted (so as to standardise the data). Because eight out of nine of the individuals that died did so during the outward portion of

their first trip at sea, all data from surviving individuals were filtered so that only samples taken before the distal point of the first trip of each individual were included in analyses to ensure temporal comparability.

Due to the noisy and high-dimensional (i.e. small sample size and a large number of potential predictors) nature of our study, three different methods were used to assess how each of the summarised explanatory variable's time series affected survival (alongside sex and departure date, weight and initial body condition – see Table XX1). Predictors were selected when least two methods agreed on its importance. First, Cox proportional hazards regression models (Cox ph; Cox 1972) were fitted via the survival package in R (Therneau and Lumley 2017). Cox ph models are non-parametric and assess how candidate predictors influence the hazard rate of a particular event happening (here death). A positive estimate for an explanatory variable reflects an increased hazard rate and thus negative influence on survival. Models were fitted for each candidate variable one at a time (alongside variables sex, and departure weight, date and initial condition; Table XX1). Significance against a null model was tested for using one-way analysis of variance. The proportionality assumption was checked using the Schoenfeld residuals test (Grambsch and Therneau 1994).

The second and third methods considered all candidate variables in tandem with 'shrinkage' techniques, which are both well suited to high-dimensional studies, and can be tuned to deal with collinearity (Tibshirami 1997; Zou and Hastie 2005; Pavlou et al. 2016). Such methods work by shrinking a priori all regression coefficients towards zero and letting the data speak to identify the strongest signals (*i.e.* non-zero coefficients). The first of these was implemented using the glmnet package in R (Friedman et al. 2017), which fits a Cox ph model regularized by an elastic net penalty (Friedman et al. 2010; Simon et al. 2011). An optimal shrinkage penalty of 0.317 was selected by 8-folds cross validation (Simon et al. 2011).

The second shrinkage based analysis used the regularized Horseshoe prior (Piironen & Vehtari 2017). Survival time was modelled with a normal distribution (on a log scale), which corresponds to a non-monotonic hazard, which is plausible. After leaving Kerguelen, pups must forage to sustain themselves but have some energy capital from maternal milk (pups can triple in body mass in the 3 weeks period between birth and weaning): mortality hazard can be expected to increase after weaning. However, as pups learn to forage, mortality hazard is expected to eventually decrease. The advantage of the regularized Horseshoe is to have explicit control on the prior for the number of non-null predictor variables, which was set to 10. The model was implemented in Stan (Carpenter et al. 2017).

3. Results

Of the 20 pups, nine died (two females and seven males) and 11 survived (eight females and three males) until at least the end of their first trip at-sea following weaning (Figure XX1). All individuals bar two (one that survived and one that died, both of which headed south-west) headed in a south-eastward direction upon departing Kerguelen Islands (Figure XX2). No broad scale spatial segregation was apparent between others surviving and non-surviving pups

3.1 Overall temporal patterns in survival in relation to departure from Kerguelen Islands

All mortality events occurred between 8.6 and 112 days after the departure from Kerguelen Islands (mean = 54 ±33.5 days, ± = standard deviation; Figures XX1 & XX3) at a straight-line distance of between 521 and 2468 km (mean = 1534.3 ±604.4 km) from the natal colony. In all but two individuals this happened before (i.e. at) the distal point of a trip (Figures XX1 & XX2). For the two individuals that commenced the return phases of their trips, death occurred 0.2 (1.7 km) and 49 days (1084.4 km) after reaching their recorded distal points. Of the individuals that survived, return to Kerguelen Islands occurred between 138.2 and 202.2 days after departure (mean = 169.5 ±20.14 days), between April and July (Figure XX1). The distal points of these trips occurred between 44 and 105 days after departure (mean = 81.2 ±24.4 days) at distances of between 1131.0 and 2771.6 km (mean = 2036.9 ±534.4 km) from the natal colony. Overall, weanling survival rates during their first trip at sea were 55% (males 30% and females 70%).

3.2 Individual comparisons between behaviours and encountered environmental conditions of non-surviving pups and those of grouped survivors

Comparisons of behaviours and encountered environmental conditions of non-surviving pups to daily means of all grouped survivors both suggested marked differences at times and a large heterogeneity (Table XX2).

For four non-survivors (IDs: 140061, 140074, 140076 and 140078) periods of decreased dive and foraging ability were noted. This was particularly prominent for the lightest individual at departure (pup 140074, Table XX2). Specifically, maximum daily dive depths and durations alongside mean bottom times and PrCA rates were particularly low (Figure XX4). This was accompanied by increased daily mean surface intervals, total ascent and descent swimming efforts alongside total daily distances travelled and maximum swim speeds (Figure XX4). For pups 140061, 140076 and 140078, whilst behavioural indices indicative of dive and foraging ability were generally consistent with those of the surviving group, prolonged periods with decreased PrCA rates were observed (Figures XX5 & XX6). For individual 140076 this was most prominent in the weeks immediate to death and was accompanied by an increase in daily travel distances, maximum swim speeds and daily mean total descent and ascent swimming efforts (Figure XX5). For individual 140078, maximum daily dive durations were in the lower range of that observed in surviving pups (Figure XX6). Moreover, in the weeks immediate prior to death a decrease in bottom duration was observed alongside a slight increase in daily maximum dive depths. In addition, surface intervals were sometimes increased as were daily mean total descent and ascent swimming efforts (Figure XX6).

For individual 140071, whilst persistent differences in dive and foraging ability to the surviving group were not particularly obvious, in the days immediately prior to death a distinct change in behaviour was evident (Figure XX7, Table XX2). This included a sharp peak in maximum daily dive depths and durations, that were substantially increased compared to both those performed by this individual previously, and those of the surviving group for this comparative time period in overall development. These were accompanied by extreme surface intervals followed by a distinct drop off in daily mean PrCA rates and total ascent and descent swimming efforts (Figure XX7).

Whilst distinct differences in drift rates were not evident from graphical inspection (suggesting no mean difference in body condition between survivors and non-survivors), all individuals bar two (IDs: 140070 and 140071) died when their drift rates were negative (indicative of decreased body condition; Figure XX8). For pup 140070, whilst this individual died when its drift rate was positive, mortality occurred within the first 2 weeks at sea, when the majority of individuals had positive drifts rates following recent weaning.

Finally, six of the nine pups that died foraged predominantly in waters cooler than those generally visited by surviving individuals (Figure XX9, Table XX2). For three of these individuals (and an additional one that remained in waters of SSTs similar to those visited by survivors), maximum TKE values were also reduced.

3.3 Assessment of potential common causes of mortality across the sampled population

Eight explanatory variables were selected by at least two out of the three methods implemented (Table XX3). In all instances, magnitude and sign agreement was good.

Male survival was lower. Survival decreased with increased average daily maximum speeds and distances travelled. These results were consistent across all methods (Table XX3). A positive influence of an increase in dive duration through time on survival was identified by the Cox ph anova and the elastic net analysis, but was one of the weaker predictors from the horseshoe analysis (relatively small parameter estimate and high shrinkage; Table XX3). The four other explanatory variables deemed to impact survival were identified by both the elastic net and horseshoe analyses, but yielded p-values from the Cox ph anova that were above the 0.05 cut off (although note these were all between 0.06 and 0.15). There was a positive influence on mortality occurence of a change through time in PrCA rates The opposite was observed with swim effort. Here, individuals with swim efforts that increased through time were more likely to die than those whose swim effort did not (or did so less). Finally, individuals that typically visited waters characterised by increased SSTs and max TKE estimates were more likely to survive than those with decreased average daily means.

4. Discussion

Capitalizing on double tagging methods coupled to new techniques in data abstraction and transmission, we investigated fine scale behaviour up until the day of death in juvenile (0-1 year old) southern elephant seals. To our knowledge, this is the first time such data have been obtained from a far and free ranging marine predator with high mortality rates. We provide novel insight towards the causes of early mortality, which we suggest result from a mix of reduced dive and forage ability alongside habitat quality and possible predation.

4.1 Overall survival rates and sex dependency

Despite our small sample size, survival rates were similar to published estimates for 0-1st year southern elephant seals (McMahon et al. 1999; Pistorius and Bester 2002; McMahon et al. 2015). In addition, males were twice as likely to die compared to females, which is congruent with previous studies on southern elephant seals (McMahon et al. 2003) or other pinniped species (e.g. grey seals; Hall et al. 2001). This sex difference may stem from differences in the development of dive and forage ability during early years (Carter et al. 2017).

4.2 Initial condition at departure

In contrast to previous findings (Hall et al. 2001; McMahon et al. 2003; Baker 2008; McMahon et al. 2015), we did not find departure condition (i.e. weight, date (better condition individuals may leave later; Arnbom et al. 1993; Hindell et al. 1999) or initial drift rate) to be indicative of future survival outcome. This may be reflective of a small sample size and/or the range of weights/initial departure conditions (see Table XX2). For example, the maximum estimated departure weight in our sample was 96.1kg, but studies investigating such patterns often include individuals with departure weights in excess of 135kg (McMahon et al. 2000, 2003). However, of all the non-surviving individuals, the pup that exhibited the most prominent difference in dive and foraging ability to that of the surviving group was also the lightest of the study (individual 140074; Figure XX4; weight at departure estimated as 44.6kg versus mean of all pups at 79.9 ±17.7kg).

4.3. Changes in condition at sea and temporal patterns in mortality

Across the majority of individuals (surviving and non-surviving), following departure from Kerguelen Islands there was a marked decrease in body condition (Figure XX8), which support the assumption of an increased mortality hazard due to starvation for example. All pups experienced a prolonged period of negative buoyancy during the outward phase of their first trip at sea. While we did not detect direct links between body condition (either initial or change through time) and survival outcome, all but one pup that died did so during this time. For the 11 that survived, all but three individuals returned to positive buoyancy before return to Kerguelen Islands. During early life, when negatively buoyant, individuals are possibly more vulnerable to the adverse consequences of fatigue and starvation. Moreover, during the outward phase of the first trip at sea, the rapid development of dive and foraging skills is crucial as fat reserves gained from maternal provision diminish (McConnell et al. 2002). The one pup (140071) that died whilst positively buoyant during the return phase of its first trip at sea (Figure XX8) was performing well right up until a few days prior to death. Here, an abrupt change in behaviour was observed, where a series of fast movements and extended dives . The exact mechanisms driving this behaviour can only be speculated, but may relate to injury via a predation event, causing the individual to exhibit first a series of fast moving escape behaviours, followed by fatigue and eventual death. Potential predators of juvenile elephant seals in the region include killer whales *Orcinus orca* and sleeper sharks *Somniosus antarcticus* (Van den Hoff and Morrice 2007; Pistorius et al. 2012). Alternatively, this individual may have dived beyond its physiological capability (a dive of 600m was extreme relative to developmental stage).

4.3. Dive and foraging ability

Individuals that experienced early mortality appeared to exhibit slower development in a number of indices indicative of dive capability. For example, a decrease in the increase in dive duration through time was linked to reduced survival, as was an increase in swimming effort through time (i.e. individuals may use more energy to do less). This pattern appeared most prominent in individuals 140067, 140074, 140076 and 140078. Increases in dive duration through time are a key component of marine diving predator ontogeny, as juveniles

begin life with capabilities that are significantly reduced compared to adults (Burns 1999; Orgeret et al. 2016; Carter et al. 2017). Our observations support this, and suggest failure to develop in a timely manner increases mortality risk.

In addition, non-surviving individuals exhibited faster horizontal movements patterns compared to surviving ones, which may betray a reduced foraging ability. Upon the location of profitable foraging grounds, animals tend to reduce travel speeds and increase turning angles, so as to focus efforts in areas where prey are more likely to be encountered (i.e. area restricted search - ARS; Fauchald and Tveraa 2003). PrCA rates increased when distances travelled decreased (Figure XX10): increased mortality with increased average travel speeds could be related to failure to locate and/or exploit sufficient resources. Moreover, for four individuals, PrCA rates were reduced compared to concurrent rates of the surviving group, either continually, periodically, at the beginning of a trip, or just prior to death. This was particularly pronounced when plotted cumulatively (i.e. taking the additive mean PrCA rate per day; Figure XX10), which might further suggest that even if an individual manages to increase its PrCA rate after a period when it is low, it cannot 'catch up' on what it lost. We also found that those individuals that decreased their average PrCA rates through time had a better survival outcome than those that didn't, or did so to a lesser extent. In general, this was not accompanied by further decreases in body condition, and in some cases coincided with a positive change in body condition (Figure XX8 – from around day 50 onwards). Such observations may be related to changes in diet composition and/or an improvement in foraging ability. For example, in contrast to older individuals that feed predominantly on fish and squid (Slip 1995), juvenile southern elephant seals have a high proportion of crustaceans (e.g. krill) in their diet (Walters et al. 2014; Lubcker et al. 2017). In addition, the size of other preys (e.g. squid) are smaller in younger individuals (Slip 1995; Field et al. 2007). As their foraging skills improve, diet composition may change as individuals are able to expand/select/switch to other, possibly more nutrient rich prey sizes and/or types, thus requiring less preys to be caught (Field et al. 2007; Chaigne et al. 2013; Walters et al. 2014). Alternatively, earlier PrCA rates may include a large number of unsuccessful attempts, which would decrease in frequency as individuals hone their capture techniques.

4.4 Encountered environmental conditions

Non-surviving juvenile southern elephant seals from Kerguelen Islands tended to encounter waters of lower temperature and reduced TKE compared to the surviving group. PrCA rates were reduced in waters of lower SST (and to a lesser extent with lower max TKE values; Figure XX10). Whilst confounding processes (such as changes in foraging success and/or prey quality through time) suggest increased PrCA rates are not necessarily directly linked to better foraging (see also Richard et al. 2016), combined with increased survival rates these patterns suggest habitats associated with increased SSTs and TKE estimates are more suitable for foraging southern elephant seals during this time in their development.

Across the spatial domain visited by our tracked southern elephant seal pups, areas of higher SST and increased TKE correspond roughly to the southern edge of the polar front, where dynamic habitats associated with frontal zones and eddy edges are more likely to be found (Bost et al. 2009). Across the southern ocean, both juvenile and adult southern elephant seals forage within such regions (Field et al. 2004; Dragon et al. 2010; Tosh et al. 2012; Cotté et al.

2015). Frontal zones and eddies can represent profitable foraging locations, where increased prey availability and abundance may be found (Bost et al. 2009): these habitats may be particularly important in early life, as juveniles need to compensate reduced dive and foraging ability (Burns 1999). Our results support this, and suggest that failure to locate such regions increases mortality risk. All but two pups (one survivor and one non-survivor) departed Kerguelen in a south eastward direction, and broad spatial distributions between the surviving and non-surviving groups were similar with no evidence of distinct segregation. This suggests differences in habitat use result from fine-scale processes.

5. Conclusions

The first few months following independence represent a particularly critical time in the life cycle of long lived marine vertebrate predators such as the southern elephant seal. Results from this study support previous assertions that juvenile mortality rates during this period are high, and driven, at least partly, by insufficient development of dive and foraging ability. In addition, the habitat type encountered, as depicted by SST and TKE, also appears to be important to survival outcome. In all instances, it appears that individuals need only deviate slightly from the norm to increase their mortality risk. As such, survival rates in juvenile southern elephant seals (and possibly other long lived marine vertebrate predators) may be particularly vulnerable to even small changes in climate and environment, which will have concomitant consequences on their demography and population dynamics.

6. Acknowledgements

This study was funded by a European Research Council Advanced Grant as part of the program EARLYLIFE under the European Community's Seven Framework (grant agreement FP7/2007–2013/ERC-2012-ADG_20120314; PI Dr Henri Weimerskirsch), and was supported by the IPEV program 109 (PI Dr Henri Weimerskirsch).

7. References

Arnbom, T., M. A. Fedak, I. L. Boyd, and B. J. McConnell. 1993. Variation in weaning mass of pups in relation to maternal mass, postweaning fast duration, and weaned pup behaviour in southern elephant seals (*Mirounga leonina*) at South Georgia. Can. J. Zool. **71**: 1772–1781.

Baker, J. D. 2008. Variation in the relationship between offspring size and survival provides insight into causes of mortality in Hawaiian monk seals. Endanger. Species Res. **5**: 55–64.

Beauplet, G., C. Barbraud, M. Chambellant, and C. Guinet. 2005. Interannual variation in the post-weaning and juvenile survival of subantarctic fur seals: influence of pup sex, growth rate and oceanographic conditions. J. Anim. Ecol. **74**: 1160–1172.

Biuw, M., B. McConnell, C. J. Bradshaw, and M. Fedak. 2003. Blubber and buoyancy: monitoring the body condition of free-ranging seals using simple dive characteristics. J. Exp. Biol. **206**: 3405–3423.

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

Breed, G. A., W. D. Bowen, and M. L. Leonard. 2013. Behavioural signature of intraspecific competition and density dependence in colony-breeding marine predators. Ecol. Evol. **3**: 3838–3854.

Brooks, S. P., and A. Gelman. 1998. General methods for monitoring convergence of iterative simulations. J. Comput. Graph. Stat. **7**: 434–455.

Burns, J. 1999. The development of diving behaviour in juvenile Weddel seals: pushing physiological limits in order to survive. Can. J. Zool. **77**: 737–747.

Carter, M. I. D., D. J. F. Russell, C. B. Embling, C. J. Blight, D. Thompson, P. Hosegood, and K. A. Bennett. 2017. Intrinsic and extrinsic factors drive ontogeny of early-life at-sea behaviour in a marine top predator. Sci. Rep. **7**: 15505.

Chaigne, A., M. Authier, P. Richard, Y. Cherel, and C. Guinet. 2013. Shift in foraging grounds and diet broadening during ontogeny in southern elephant seals from Kerguelen Islands. Mar. Biol. **160**: 977–986.

Costa, D. P. 1991. Reproductive and foraging energetics of high latitude penguins, albatrosses and pinnipeds: implications for life history patterns. Am. Zool. **31**: 111–130.

Cotté, C., F. d'Ovidio, A. C. Dragon, C. Guinet, and M. Lévy. 2015. Flexible preference of southern elephant seals for distinct mesoscale features within the Antarctic Circumpolar Current. Prog. Oceanogr. **131**: 46–58.

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

Cox, D. R. 1972. Regression models and life-tables. J. R. Stat. Soc. Ser. B Methodol. **34**: 187–220.

Cox, S. L., F. Orgeret, M. Gesta, C. Rodde, I. Heizer, H. Weimerskirch, and C. Guinet. 2017. Processing of acceleration and dive data on-board satellite relay tags to investigate diving and foraging performance in free-ranging marine predators. Methods Ecol. Evol.

Daunt, F., V. Afanasyev, A. Adam, J. P. Croxall, and S. Wanless. 2007. From cradle to early grave: juvenile mortality in European shags Phalacrocorax aristotelis results from inadequate development of foraging proficiency. Biol. Lett. **3**: 371–374.

Dee, D. P., S. M. Uppala, A. J. Simmons, P. Berrisford, P. Poli, and S. Kobayashi. 2011. The ERA-Interim reanalysis: configuration and performance of the data assimilation system. Q. J. R. Meteorol. Soc. **137**: 553–597.

Dragon, A., P. Monestiez, A. Bar-Hen, and C. Guinet. 2010. Linking foraging behaviour to physical oceanographic structures: Southern elephant seals and mesoscale eddies east of Kerguelen Islands. Prog. Oceanogr. **87**: 61–71.

Drymon, J. M., and R. J. D. Wells. 2017. Double tagging clarifies post-release fate of great hammerheads (*Sphyrna mokarran*). Anim. Biotelemetry **5**: 28.

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

Fedak, M., P. Lovell, B. McConnell, and C. Hunter. 2002. Overcoming the constraints of long range radio telemetry from animals: getting more useful data from smaller packages. Integr. Comp. Biol. **42**: 3–10. doi:10.1093/icb/42.1.3

Field, I. C., C. J. A. Bradshaw, H. R. Burton, and M. A. Hindell. 2004. Seasonal use of oceaographic and fisheries management zones by juvenile southern elephant seals (*Mirounga leonina*) from Macquarie Island. Polar Biol. **27**: 432–440.

Field, I. C., C. J. A. Bradshaw, J. Van den Hoff, H. R. Burton, and M. A. Hindell. 2007. Age-related shifts in the diet composition of southern elephant seals expand overall foraging niche. Mar. Biol. **150**: 1441–1452.

Friedman, J., T. Hastie, N. Simon, J. Qian, and R. Tibshirami. 2017. glmnet: Lasso and Elastic-Net Regularized Generalized Linear Models,.

Friedman, J., T. Hastie, and R. Tibshirami. 2010. Regularization paths for generalized linear models via coordinate descent. J. Stat. Softw. **33**: 1–22.

Gaspar, P., J.-Y. Georges, S. Fossette, A. Lenoble, S. Ferraroli, and Y. Le Maho. 2006. Marine animal behaviour: neglecting ocean currents can lead us up the wrong track. Proc. R. Soc. B **273**: 2697–2702.

Gordine, S. A., M. Fedak, and L. Boehme. 2015. Fishing for drifts: detecting buoyancy changes of a top marine predator using a step-wise filtering method. J. Exp. Biol. **218**: 3816–3824.

Grambsch, P. M., and T. M. Therneau. 1994. Proportional hazards tests and diagnostics based on weighted residuals. Biometrika **81**: 515–526.

de Grissac, S., F. Bartumeus, S. L. Cox, and H. Weimerskirch. 2017. Early-life foraging: behavioural responses of newly fledged albatrosses to environmental conditions. Ecol. Evol. **in press**.

Guinet, C. 1991. Growth from birth to weaning in the southern elephant seal (Mirounga leonina). J. Mammal. **72**: 617–620.

Guinet, C. 1994. Poids a la naissance et croissance des éléphants de mer austraux. Quelles informations nous apportent-ils sur le milieu marin? Recl. Médecine Vét. **170**: 105–110.

Hall, A. J., B. McConnell, and R. J. Barker. 2001. Factors affecting first-year survival in grey seals and their implications for life history strategies. J. Anim. Ecol. **70**: 138–149.

Hart, K. M., and K. D. Hyrenbach. 2009. Satellite telemetry of marine megavertebrates: the coming of age of experimental science. Endanger. Species Res. **10**: 9–20.

Hays, G. C., C. J. A. Bradshaw, M. C. James, P. Lovell, and D. W. Sims. 2007. Why do Argos satellite tags deployed on marine animals stop transmitting. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. **349**: 52–60.

Hazen, E. L., S. M. Maxwell, H. Bailey, S. J. Bograd, M. Hamann, P. Gaspar, B. J. Godley, and G. L. Shillinger. 2012. Ontogeny in marine tagging and tracking science: technologies and data gaps. Mar. Ecol. Prog. Ser. **457**: 221–240.

Heerah, K., M. Hindell, C. Guinet, and J. B. Charrassin. 2014. A new method to quantify within dive foraging behaviour in marine predators. PLoS ONE **9**: e99329. doi:10.1371/journal.pone.0099329

Henderson, R., P. Diggle, and A. Dobson. 2000. Joint modelling of longitudinal measurements and event time data. Biostatistics **1**: 465–480.

Hindell, M. A., and H. R. Burton. 1988. Seasonal haul-out patterns of the southern elephant seal (*Mirounga leonina L.*), at Macquarie Island. J. Mammal. **69**: 81–88.

Hindell, M. A., B. J. McConnell, M. A. Fedak, D. J. Slip, H. R. Burton, P. J. H. Reijnders, and C. R. McMahon. 1999. Environmental and physiological determinants of sucessful foraging by naive southern elephant seal pups during their first tirp to sea. Can. J. Zool. **77**: 1807–1821.

Hindell, M. A., C. R. McMahon, M. N. Bester, and others. 2016. Circumpolar habitat use in the southern elephant seal: implications for foraging success and population trajectories. Ecosphere **7**: e01213.

Hooker, S. K., A. Fahlman, M. J. Moore, and others. 2012. Deadly diving? Physiological and behavioural management of decompression stress in diving mammals. Proc. R. Soc. Biol. Sci. **279**: 1041–1050.

Irvine, L. G., M. A. Hindell, J. van den Hoff, and H. R. Burton. 2000. The influence of body size on dive duration of underyearling southern elephant seals (*Mirounga leonina*). J. Zool. **251**: 463–471.

Jonsen, I. 2016. Joint estimation over multiple individuals improves behavioural state inference from animal movement data. Sci. Rep. **6**: 20625.

Jonsen, I., S. Bestley, S. Wotherspoon, M. Sumner, and J. M. Flemming. 2017. Bayesian State-Space Models for Animal Movement (bsam),.

Jonsen, I. D., J. M. Flemming, and R. A. Myers. 2005. Robust state-space modelling of animal movement data. Ecology **86**: 2874–2880.

Lubcker, N., R. R. Reisinger, W. C. Oosthuizen, P. J. Nico de Bruyn, A. van Tonder, P. A. Pistorius, and M. N. Bester. 2017. Low trophic level diet of juvenile southern elephant seals

Mirounga leonina from Marion Island: a stable isotope investigation using vibrissal regrowths. Mar. Ecol. Prog. Ser. **577**: 237–250.

McConnell, B., M. Fedak, H. R. Burton, G. H. Engelhard, and P. J. H. Reijnders. 2002. Movements and foraging areas of naive, recently weaned southern elephant seal pups. J. Anim. Ecol. **71**: 65–78.

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

McMahon, C. R., H. R. Burton, and M. N. Bester. 1999. First-year survival of southern elephant seals, *Mirounga leonina*, at sub-Antarctic Macquarie Island. Polar Biol. **21**: 279–284.

McMahon, C. R., H. R. Burton, and M. N. Bester. 2000. Weaning mass and the future survival of juvenile southern elephant seals, *Mirounga leonina*, at Macquarie Island. Antarct. Sci. **12**: 149–153.

McMahon, C. R., H. R. Burton, and M. N. Bester. 2003. A demographic comparison of two southern elephant seal population. J. Anim. Ecol. **72**: 61–74.

McMahon, C. R., I. C. Field, C. J. A. Bradshaw, G. C. White, and M. A. Hindell. 2008. Tracking and data-logging devices attached to elephant seals do not affect individual mass gain or survival. J. Exp. Biol. **360**: 71–77.

McMahon, C. R., M. A. Hindell, H. R. Burton, and M. N. Bester. 2005. Comparison of southern elephant seal populations, and observations of a population on a demographic knife-edge. Mar. Ecol. Prog. Ser. **288**: 273–283.

McMahon, C. R., L. F. New, E. J. Fairley, M. A. Hindell, and H. R. Burton. 2015. The effects of body size and climate on post-weaning survival of elephant seals at Heard Island. J. Zool. **297**: 301–308.

Mitani, Y., R. D. Andrews, K. Sato, A. Kato, Y. Naito, and D. P. Costa. 2010. Three-dimensional resting behaviour of northern elephant seals: drifting like a falling leaf. Biol. Lett. **6**: 163–166.

Orgeret, F., H. Weimerskirch, and C. A. Bost. 2016. Early diving behaviour in juvenile penguins: improvement or selection processes. Biol. Lett. **12**: 20160490.

Oro, D., R. Torres, C. Rodriguez, and H. Drummond. 2010. Climatic influence on demographic parameters of a tropical seabird varies with age and sex. Ecology **91**: 1205–1214.

Pavlou, M., G. Ambler, S. Seaman, M. De Iorio, and R. Z. Omar. 2016. Review and evaluation of penalised regression methods for risk prediction in low-dimensional data with few events. Stat. Med. **35**: 1159–1177.

Photopoulou, T., P. Lovell, M. A. Fedak, L. Thomas, and J. Matthiopoulos. 2015. Efficient abstracting of dive profiles using a broken-stick model. Methods Ecol. Evol. **6**: 278–288. doi:10.1111/2041-210X.12328

Pinheiro, J., and D. M. Bates. 2014. nlme: Linear and nonlinear mixed effects models,.

Pistorius, P. A., M. A. Meyer, R. R. Reisinger, and S. P. Kirkman. 2012. Killer whale predation on subantarctic fur seals at Prince Edward Island, Southern Indian Ocean. Polar Biol. **35**: 1767–1772.

Pistorius, P., and M. N. Bester. 2002. Juvenile survival and population regulation in southern elephant seals at Marion Island. Afr. Zool. **37**: 35–41.

Reiter, J., N. L. Stinson, and B. J. Le Boeuf. 1978. Northern elephant seal development: the transition from weaning to nutritional independence. Behav. Ecol. Sociobiol. **3**: 337–367.

Richard, G., S. L. Cox, B. Picard, J. Vacquie-Garcia, and C. Guinet. 2016. Southern elephant seals replenish their lipid reserves at different rates according to foraging habitat. PLoS ONE **11**: e0166747. doi:10.1371/journal.pone.0166747

Riotte-Lambert, L., and Weimerskirch. 2013. Do naive juvenile seabirds forage differently from adults? Proc. R. Soc. B **280**: 20131434.

Shillinger, G. L., H. Bailey, S. J. Bograd, and others. 2012. Tagging through the stages: technical and ecological challenges in observing life histories through biologging. Mar. Ecol. Prog. Ser. **457**: 165–170.

Simon, N., J. Friedman, T. Hastie, and R. Tibshirani. 2011. Regularization paths for Cox's proportional hazards model via coordinate descent. J. Stat. Softw. **39**: 1–13.

Slip, D. J. 1995. The diet of southern elephant seals (*Mirounga leonina*) from Heard Island. Can. J. Zool. **73**: 1519–1528.

Therneau, T. M., and T. Lumley. 2017. survival,.

Tibshirami, R. 1997. The LASSO method for variable selection in the Cox model. Stat. Med. **16**: 385–395.

Tosh, C. A., J. Steyn, H. Bornemann, J. Ven den Hoff, B. S. Stewart, J. Plotz, and M. N. Bester. 2012. Marine habitats of juvenile southern elephant seals from Marion Island. Aquat. Biol. **17**: 71–79.

Van den Hoff, J., and M. G. Morrice. 2007. Sleeper sharks (*Somniosus antarcticus*) and other bite wounds observed on southern elephant seals (*Mirounga leonina*) at Macquarie Island. Mar. Mammal Sci. **42**: 239–247.

Volpov, B. L., A. J. Hoskins, B. C. Battaile, M. Viviant, K. E. Wheatley, G. Marshall, K. Abernathy, and J. P. Y. Arnould. 2015. Identification of prey captures in Australian fur seals (*Arctocephalus pusillus dorifeus*) using head-mounted accelerometers: field validation with animal-born video cameras. PLoS ONE **10**: e0128789. doi:10.1371/journal.pone.0128789

Walters, A., M. A. Lea, J. Van den Hoff, I. C. Field, P. Virtue, S. Sokolov, M. H. Pinkerton, and M. A. Hindell. 2014. Spatially explicit estimates of prey consumption reveal a new krill predator in the southern ocean. PLoS ONE **9**: e86452.

Zou, H., and T. Hastie. 2005. Regularization and variable selection via the elastic net. J. R. Stat. Soc. Ser. B Stat. Methodol. **67**: 301–320.

Annexes

Table XX1. Metrics used in analytical investigations of mortality causes representative of (a) morphology and departure information (one value each per individual), (b) horizontal movement patterns (estimated daily across an individual's entire trip), (c) fine-scale acceleration and dive based foraging behaviours (estimated at the scale of each individual dive transmitted for an individual throughout its at-sea trip), (d) body condition (estimated daily), and (e) encountered environmental conditions (estimated daily across an individual's entire trip).

Variable name	Description
(a) Morphology and departure information	
Sex	Sex of individual (male/female)
Departure date	Date at which individual commenced the outward phase of its first trip of at-sea following weaning.
Departure weight	Departure weight (kg) estimated following Guinet (1994).
Departure drift rate	Departure drift rate (ms^{-1}) taken as an indicator of departure condition.
(b) Horizontal movement metrics	
Max speed	The daily maximum current corrected speed (ms^{-1}) occurring between two hourly filtered SSM locations.
Distance swam	The total current corrected distance swam (km) across a 24 hour period.
Current deviation	The daily mean difference between corrected swimming current direction and the direction of ocean currents (^{o}).
(c) Acceleration and dive summaries	
Dive depth	The maximum depth attained during a dive (m).
Dive duration	The total duration of a dive (s).
Scaled surface interval	The surface interval divided by the total duration of a dive (s)
PrCA rate	The total time spent in prey catch attempt (PrCA) behaviours divided by the total duration of a dive (s)
Scaled bottom duration	The total bottom duration divided by the total duration of a dive (s)
Swim effort	The total swimming efforts of the descent and ascent phases of a dive divided by the total corresponding durations of these phases (ms^{-3}).
(d) Change in body condition	
Drift rate change	The change in drift rate between adjacent days (ms^{-1}).
(e) Environmental conditions	
Max wind	The maximum wind speed (ms^{-1}) encountered by an individual each day.
Max wave height	The maximum wave height (m) encountered by an individual each day.
Sea surface temperature	The daily mean surface temperature (^{o}C) recorded by each individual's tag.
Max TKE	The maximum encountered total kinetic energy (TKE) taken as $0.5({u_{current}}^2 + {v_{current}}^2)$.

Table XX2. Observations from individual by individual visual comparisons for each non-surviving individual against the surviving group, alongside departure weights, initial condition and length of time at sea prior to death.

	140061	140064	140065	140067	140070	140071	140074	140076	140078
Sex	M	M	M	F	M	M	M	M	F
Departure weight (kg)	83.7	73.4	82.0	59.4	89.3	83.0	44.6	96.1	67.5
Departure drift rate (ms^{-1})	0.17	-0.19	0.18	0.18	0.17	0.12	0.14	0.10	0.19
Days since departure at time of death	64	40	18	86	9	112	29	62	69
Max speed	-	-	-	-	-	-	Upper range	Rise at end	-
Distance swam	-	-	Upper range	-	-	Peak & drop at end	Upper range	Rise at end	-
Current deviation	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Dive depth	-	-	-	-	Upper range	Distinct peak at end with severe drop off	Distinctly lower	Increased at beginning	Increased at end
Dive duration	-	-	Upper range	-	Upper range	Distinct peak at end with severe drop off	Distinctly lower	Increased at beginning	Lower range except one day a few days prior to death
Scaled surface interval	-	Slightly higher at end	-	-	-	Extreme positive value prior to death	Distinctly higher	-	Several increased periods
PrCA rate	Long period in lower range	-	-	Upper range	-	Drop off last day	Distinctly decreased	Decreased at end	Decreased at start
Scaled bottom duration	-	-	-	-	-	-	Decreased	-	Slightly decreased at end
Swim effort	Lower range	Lower range	Upper range	Upper range – more so at end	Lower range	Upper range at start. Small peak and sharp drop off at end	Distinctly increased	Slight increase at end	Upper range
Drift rate change	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Max wind	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Max wave height	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Sea surface temperature	Lower range	Lower range at start	Lower range	Higher range	-	-	Lower range	Lower range at end	Lower range
Max TKE	Lower range at end	-	Lower range	-	-	Lower range at end	-	Lower range at end	-
Drift rate	-	-	-	-	-	-	-	-	-

1

Table XX3. Results from the three approaches used to investigate common causes of mortality across sampled population. For each investigated explanatory variable: (1) coefficient estimates from linear mixed effect models (LMM; standard deviation around random effects in brackets), (2) cox ph estimates, (3) p-values of anova cox ph tests, (4) elastic net parameter estimates, (5) parameter estimates obtained from horseshoe analyses and (6) the proportion of shrinkage applied to each horseshoe parameter estimate. Note that for the cox ph, elastic net and horseshoe estimates, a positive parameter estimate means a decrease in survival with increasing LMM coefficient. Variables selected by at least two (**) or thee (***) multiple methods are highlighted in bold with the values selected underlined.

Variable name	LMM estimate	COX PH estimate	ANOVA p-value	ELASTIC NET estimate	HORSESHOE estimate	HORSESHOE shrinkage
Sex**	-	**1.76 (M)**	**0.015**	**0.21 (M)**	**0.12 (M)**	**0.81**
Departure weight	-	0.32	0.40	-	0.05	0.85
Departure date	-	0.09	0.79	-	0.00	0.87
Departure drift rate	-	0.16	0.68	-	0.01	0.87
Max speed						
Intercept*	**1.29 (0.12)**	**1.38**	**0.003**	**0.11**	**0.08**	**0.85**
Slope	-0.10 (0.099)	0.43	0.23	-	0.02	0.88
Distance swam						
Intercept*	**51.30 (7.45)**	**1.28**	**0.002**	**0.26**	**0.10**	**0.83**
Slope	-5.98 (5.09)	0.48	0.16	-	0.05	0.87
Current deviation						
Intercept	91.58 (10.75)	-0.19	0.64	-	-0.01	0.90
Slope	5.31 (11.12)	-0.29	0.51	-	-0.03	0.89
Dive depth						
Intercept	135.06 (29.93)	-0.50	0.16	-	-0.02	0.86
Slope	20.60 (13.54)	-0.62	0.11	-	-0.03	0.87
Dive duration						
Intercept	447.43 (86.26)	-0.32	0.39	-	-0.00	0.87
Slope*	**35.21 (34.98)**	**-0.87**	**0.03**	**-0.06**	**-0.04**	**0.86**
Scaled bottom duration						
Intercept	0.57 (0.03)	-0.17	0.64	-	-0.00	0.88
Slope	-0.02 (0.02)	-0.37	0.33	-	-0.02	0.88
PrCA rate						
Intercept	0.05 (0.01)	-0.76	0.07	-0.03	-0.05	0.86
Slope*	**-0.002 (0.007)**	**0.74**	**0.11**	**0.05**	**0.10**	**0.83**
Scaled surface interval						
Intercept	0.15 (0.03)	0.36	0.36	-	-0.00	0.87
Slope	0.003 (0.005)	0.66	0.13	-	0.01	0.90
Swim effort						
Intercept	14.00 (1.64)	0.13	0.73	-	0.00	0.87
Slope*	**0.01 (0.99)**	**0.70**	**0.06**	**0.07**	**0.05**	**0.85**
Drift rate change						
Intercept	-0.005 (0.006)	-0.85	0.03	-	-0.02	0.87
Slope	0.006 (0.005)	-0.55	0.18	-	-0.05	0.86
Max wind						
Intercept	14.51 (0.50)	-0.13	0.73	-	0.01	0.89
Slope	-0.09 (0.35)	-0.39	0.33	-	-0.01	0.90
Max wave height						
Intercept	4.63 (0.19)	-0.12	0.80	-	-0.00	0.91
Slope	NA	NA	NA	NA	NA	
Sea surface temperature						
Intercept*	**2.99 (0.71)**	**-0.57**	**0.07**	**-0.10**	**-0.06**	**0.85**
Slope	-0.29 (0.47)	0.36	0.35	-	0.05	0.86
Max TKE						
Intercept*	**0.05 (0.02)**	**-0.48**	**0.15**	**-0.08**	**-0.08**	**0.85**
Slope	-0.003 (0.02)	0.11	0.75	-	0.02	0.88

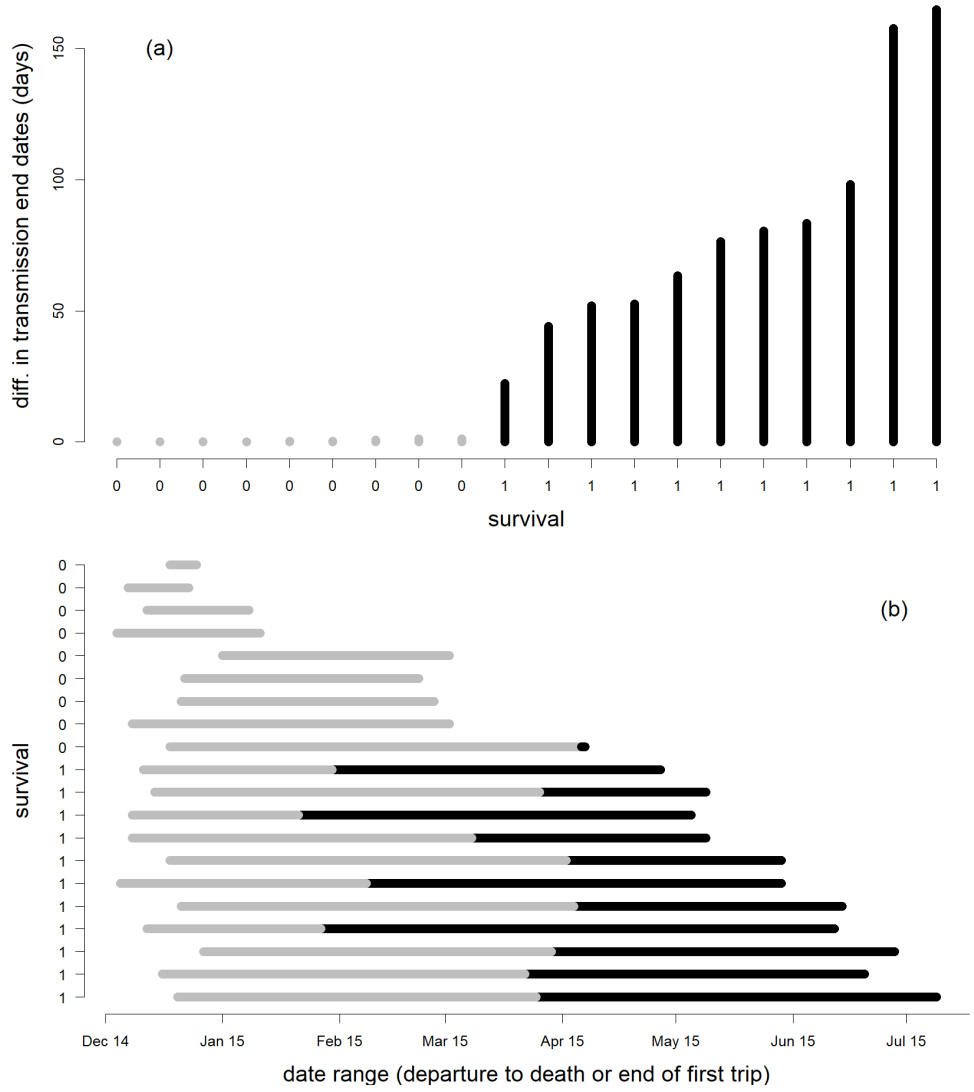


Figure XX1. Device transmission patterns. Differences in the last transmission times of the DSA and SPOT tags for each individual are shown in the top plot (a). Two distinct groups of those individuals that died (survival = 0, grey bars) and those that survived at least until the end of the first trip (survival = 1, black bars) are evident. The bottom plot (b) shows the dates ranges of data collected from each of the individuals. Grey bar components correspond to the outward phase of the trip and black to the return portion of the trip. Note that only one of the individuals that did not survive commenced the return phase of its trip.

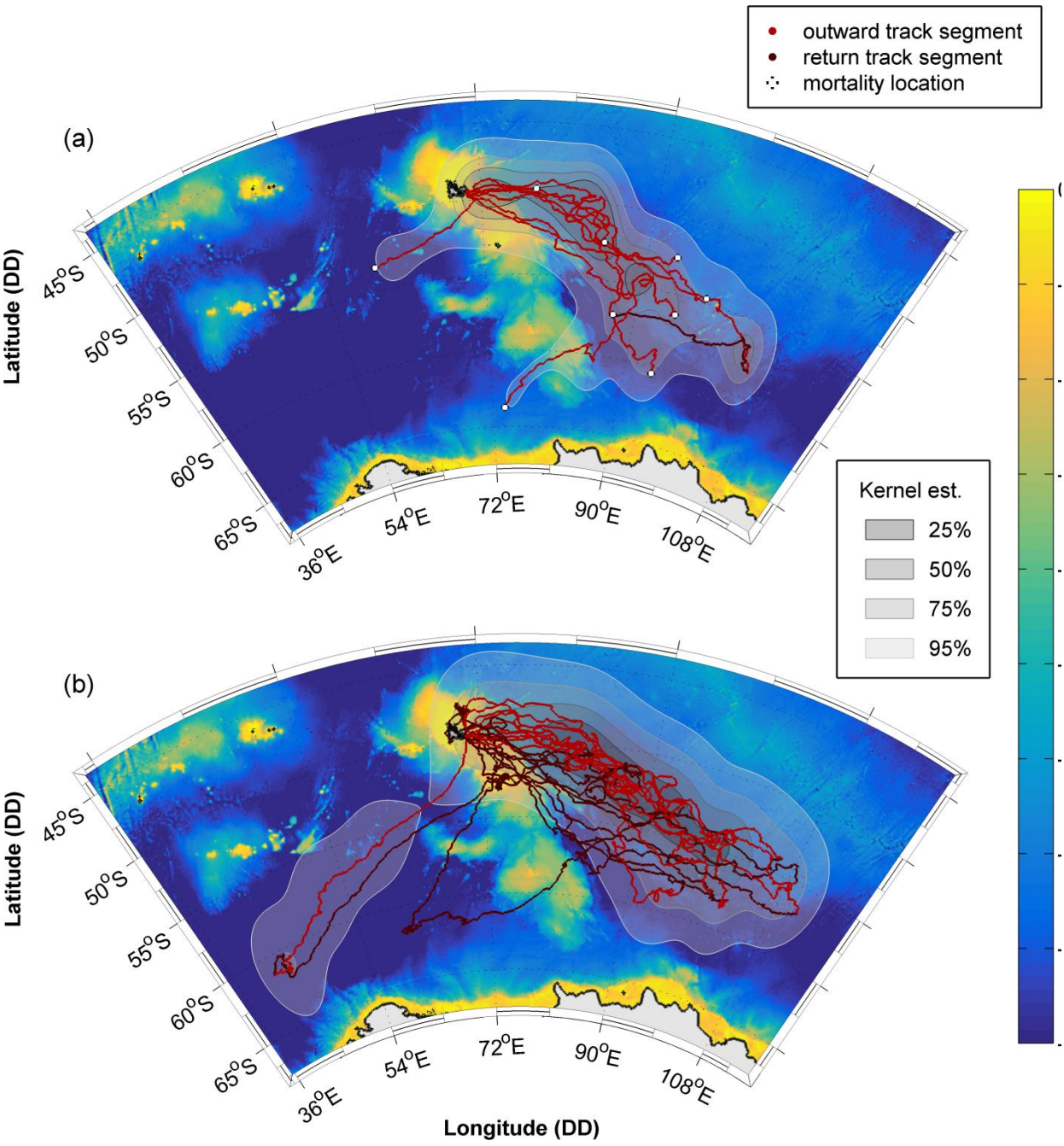


Figure XX2. Spatial distributions of (a) those individuals that died before completion of their first trip at sea following weaning and (b) those that survived the trip. Red track portions represent the outward phase of a trip (up until the distal location), and dark red the return phase. In the top plot (a), white markers indicate the locations of mortality events for each individual. Graduated grey polygons show kernel densities at the 25%, 50%, 75% and 95% levels, which were generated via the R package 'adehabitatHR' (Calenge 2014). For individuals that died (a), all filtered SSM locations were used for these. For surviving individuals (b), filtered SSM locations from only the outward portion of a trip were used.

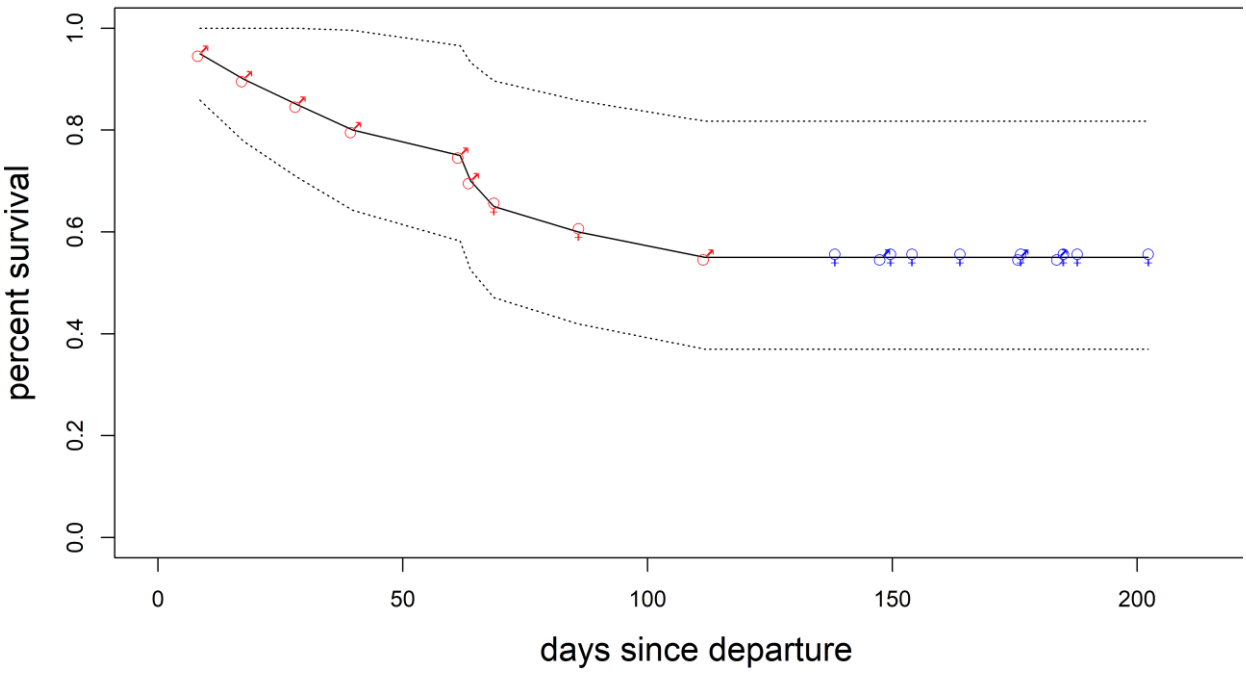


Figure XX3. Kaplan-Meier survival function. Red markers indicate individual deaths and blue markers individual censoring (i.e. the end point of a time series because the individual successfully returned to Kerguelen Islands). Males and females are indicated by ♂ and ♀ respectively.

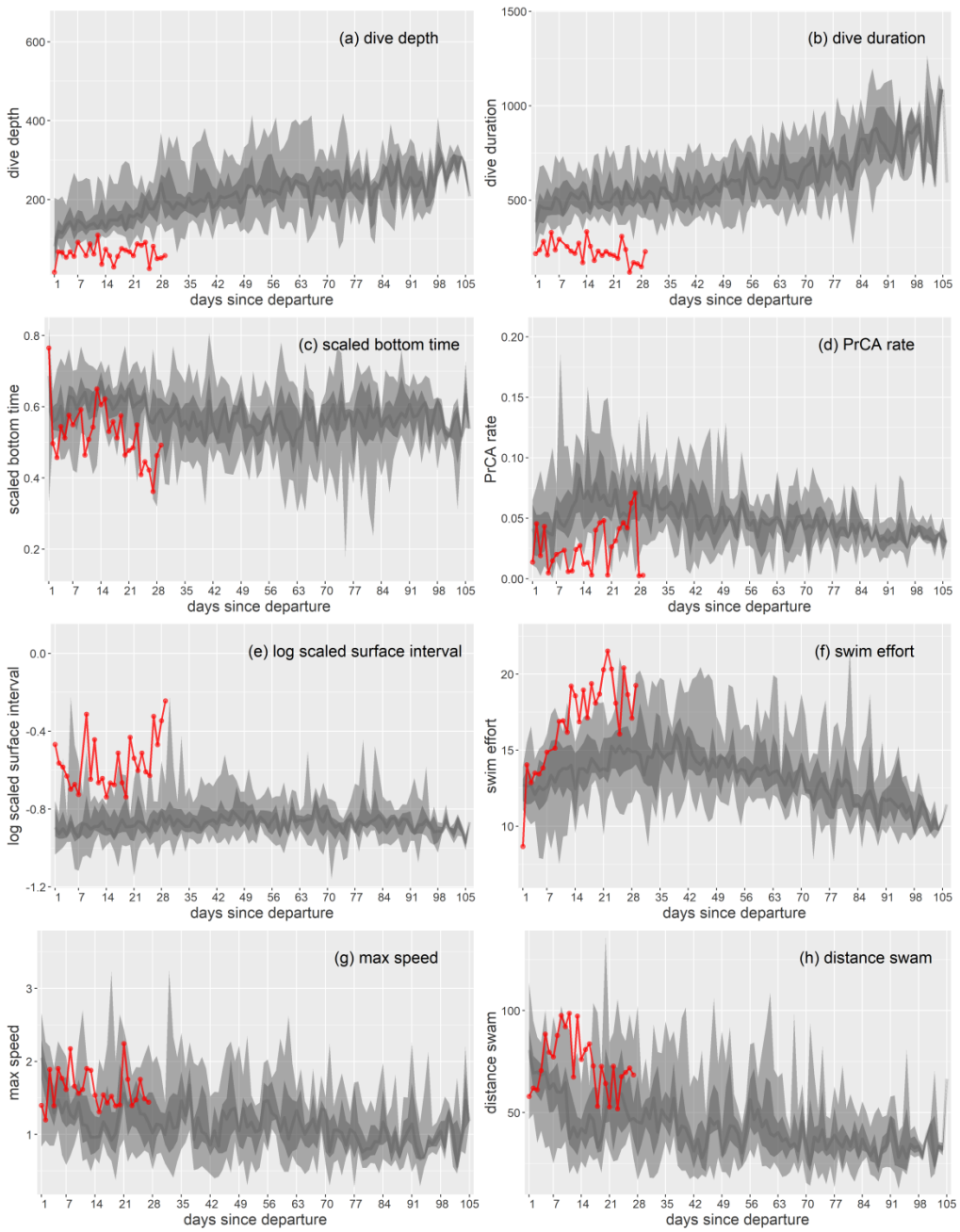


Figure XX4. Time series plots of behavioural indices for individual 140074. The red line in each plot indicates daily mean of values for (a) dive depth, (b) dive duration, (c) scaled bottom time, (d) prey catch attempt (PrCA) rate, (e) log scaled surface interval, (f) swim effort, (g) maximum speed and (h) distance swam. Large light grey bands represent the 2.5% to 97.5% quantiles of survival data sets. Nested within this in darker grey are the 25 to 75% quantiles. The daily median of the survival data is represented by a dark grey line.

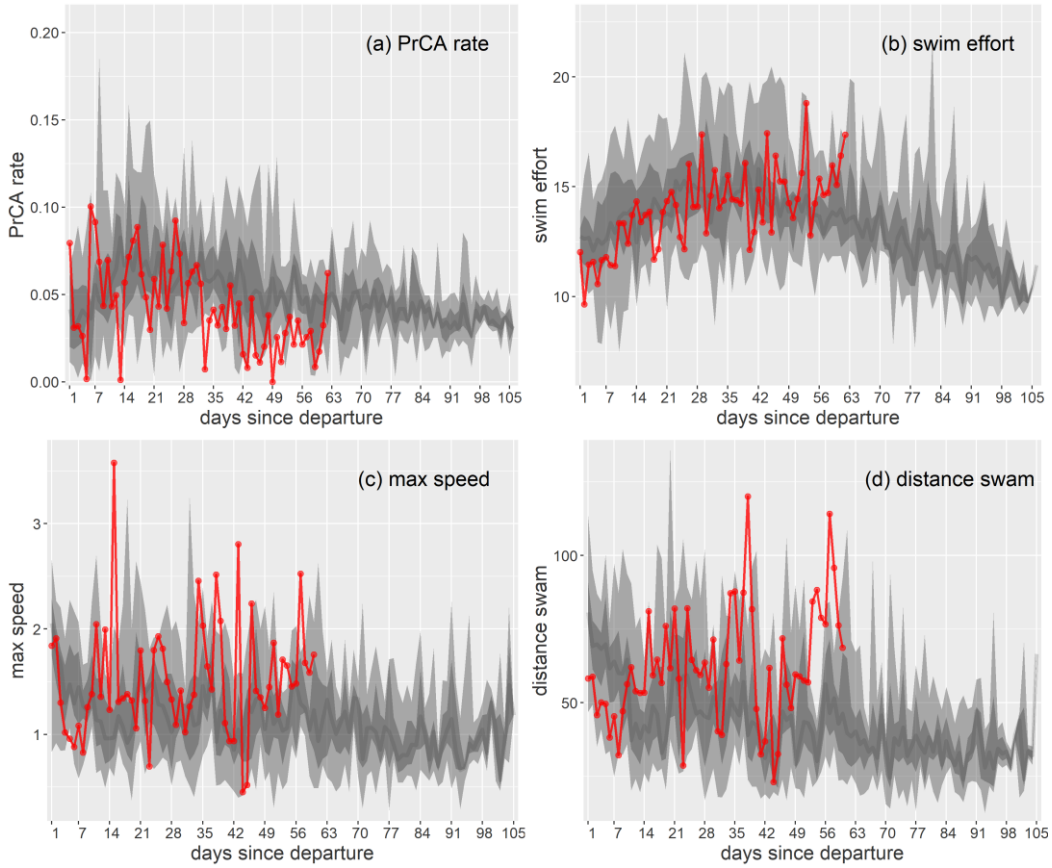


Figure XX5. Time series plots of behavioural indices for individual 140076. The red line in each plot indicates daily mean of values for (a) prey catch attempt (PrCA) rate, (b) swim effort, (c) maximum speed and (d) distance swam. Large light grey bands represent the 2.5% to 97.5% quantiles of survival data sets. Nested within this in darker grey are the 25 to 75% quantiles. The daily median of the survival data is represented by a dark grey line.

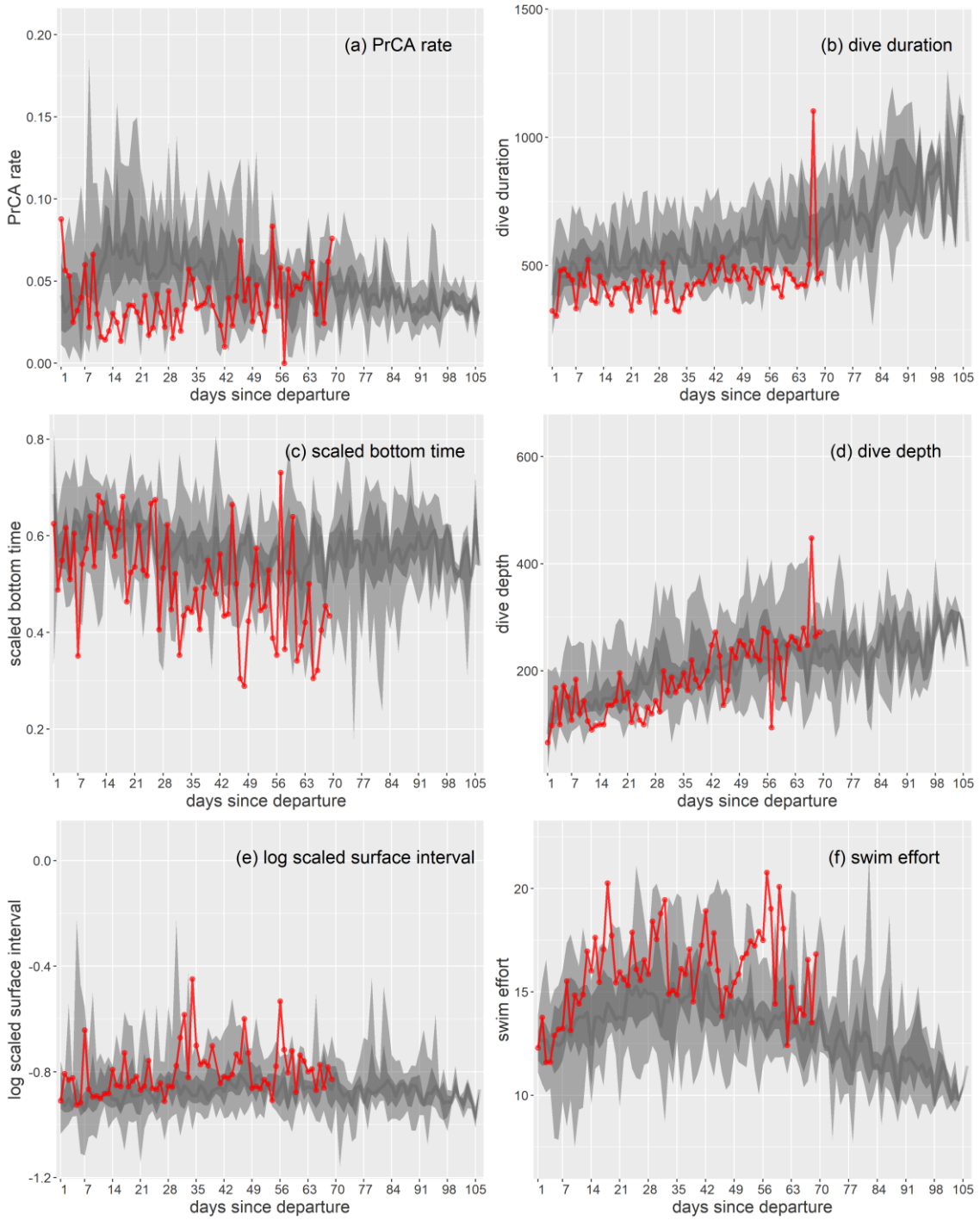


Figure XX6. Time series plots of behavioural indices for individual 140078. The red line in each plot indicates daily mean of values for (a) prey catch attempt (PrCA) rate, (b) dive duration, (c) scaled bottom time, (d) dive depth, (e) log scaled surface intervals and (f) swim effort. Large light grey bands represent the 2.5% to 97.5% quantiles of survival data sets. Nested within this in darker grey are the 25 to 75% quantiles. The daily median of the survival data is represented by a dark grey line.

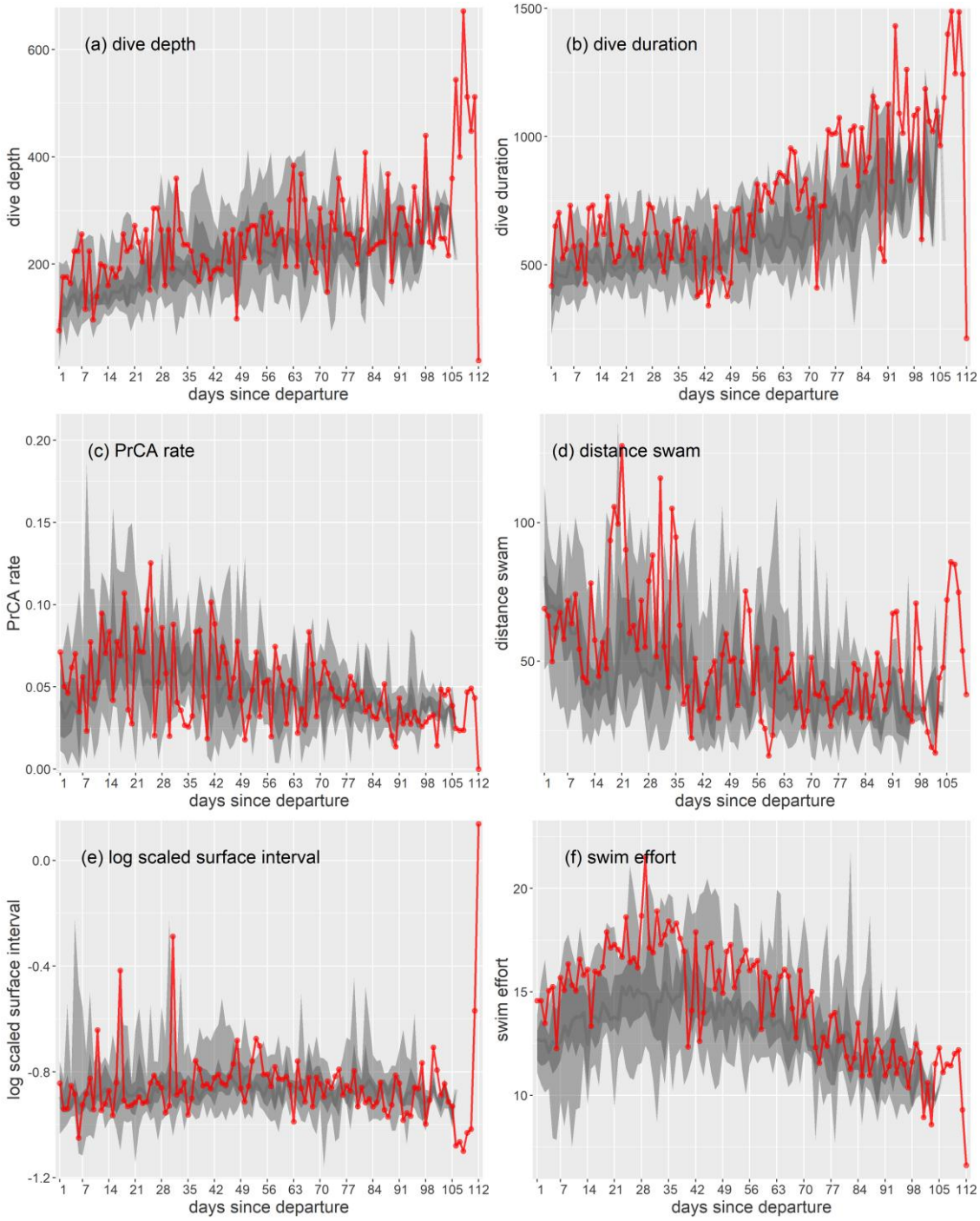


Figure XX7. Time series plots of behavioural indices for individual 140071. The red line in each plot indicates daily mean of values for (a) dive depth, (b) dive duration, (c) prey catch attempt (PrCA) rate, (d) distance swam, (e) log scaled surface intervals and (f) swim effort. Large light grey bands represent the 2.5% to 97.5% quantiles of survival data sets. Nested within this in darker grey are the 25 to 75% quantiles. The daily median of the survival data is represented by a dark grey line.

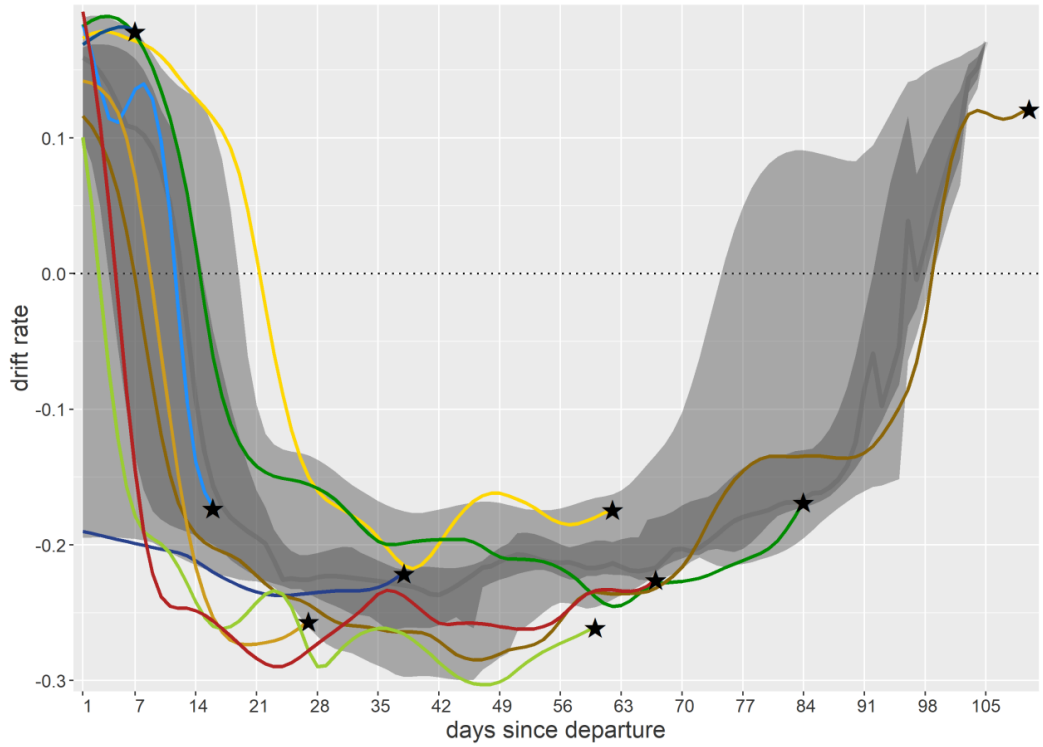


Figure XX8. Drift rates of all individuals that died (each colour corresponds to a different individual), with the time of death of each individual (and corresponding drift rate) indicated by a black star. Large light grey bands represent the 2.5% to 97.5% quantiles of survival data sets. Nested within this in darker grey are the 25 to 75% quantiles. The daily median of the survival data is represented by a dark grey line.

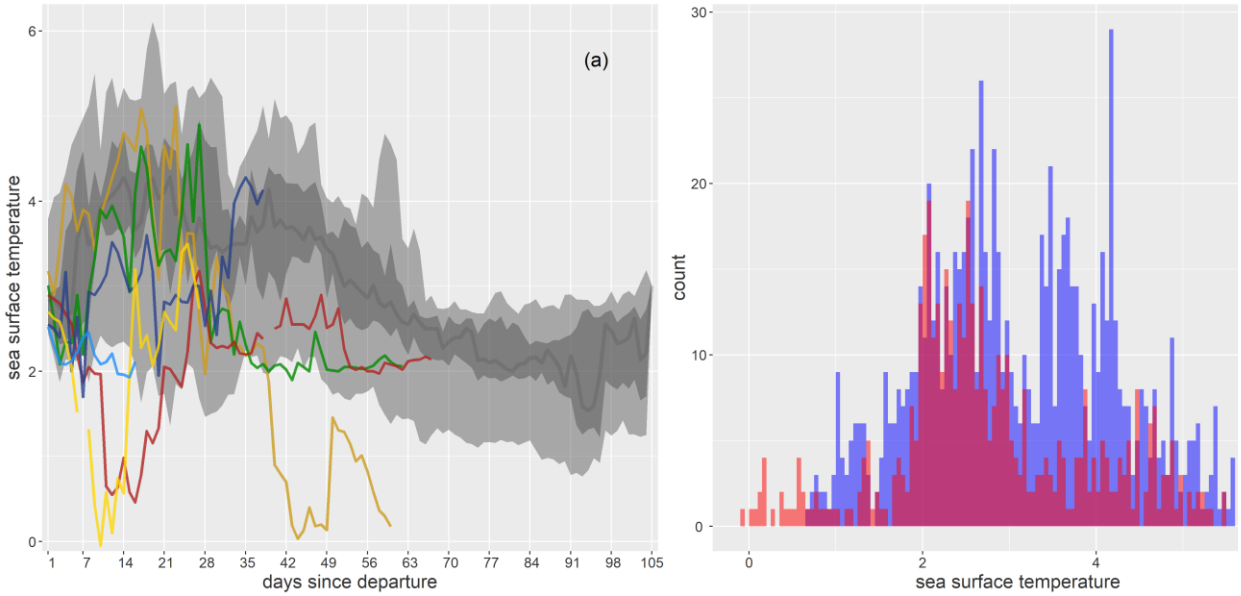


Figure XX9. Sea surface temperatures (SSTs) experienced by the group of individuals that survived versus those that died. On the left (a), is a time series plot for six individuals (140061, 140064, 140065, 140074, 140076 and 140078) that appeared to visit waters of reduced SSTs. Here, the large light grey bands represent the 2.5% to 97.5% quantiles of survival data sets, whilst the darker grey band nested within this is the 25 to 75% quantiles. The daily median of the survival data is represented by a dark grey line. Individual plots for all tracked pups can be found. On the right (b), is a histogram of SSTs visited by surviving pups (blue) and dying pups (red), during the first portion (up until distal point or death) of a trip.

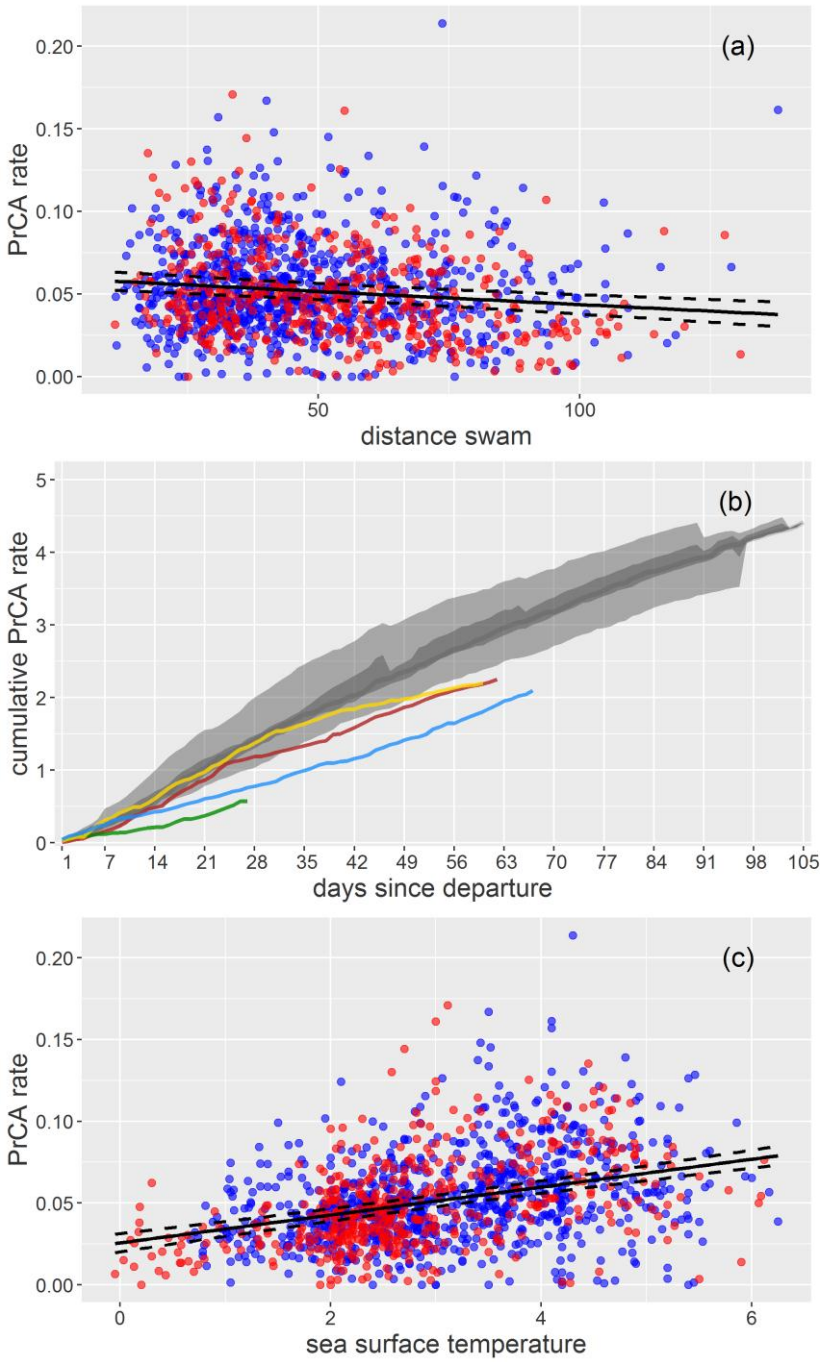


Figure XX10. From top to bottom: (a) mean daily PrCA rates in relation to distance swam, (b) cumulative daily mean prey catch attempts (PrCA) and (c) mean daily PrCA rates in relation to daily mean sea surface temperatures. In subplots (a) and (c), observations from surviving and non-surviving individuals are indicated in blue and red respectively. In black is the line of best fit from linear mixed effects models (with a random intercept of individual ID). Confidence intervals are indicated by the dashed lines. In subplot (b), lines correspond to individuals 140076 (yellow), 140061 (red), 140078 (blue), and 140074 (green). The large light grey bands represent the 2.5% to 97.5% quantiles of survival data sets, whilst the darker grey band nested within this is the 25 to 75% quantiles. The daily median of the survival data is represented by a dark grey line.

F. Annexe 6 (in prep.)

First odyssey beneath the sea ice of juvenile emperor penguins in East Antarctica

Sara Labrousse[1, 2] (sara.labrousse@gmail.com), Florian Orgeret[2], Andrew R. Solow[1], Christophe Barbraud[2], Charles A. Bost[2], Jean-Baptiste Sallée[3], Henri Weimerskirch[2], Stéphanie Jenouvrier[1,2].

(1) Biology Department MS-34, Woods Hole Oceanographic Institution, Woods Hole, MA, USA

(2) Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (CEBC), UMR 7372 Université de la Rochelle-CNRS, 79360, Villiers en Bois, France.

(3) Sorbonne Universités, UPMC Univ., Paris 06, UMR 7159 CNRS-IRD-MNHN, LOCEAN-IPSL, 75005, Paris, France

Abstract

Adult emperor penguins breed on fast ice during the Antarctic winter, when the constraint to acquire resources is high, and early life movements at-sea of juvenile emperor penguins start in summer throughout the winter. The understanding of the juvenile behaviour at-sea within the emperor penguin life cycle is still poorly documented. Adult emperor penguins forage within sea ice in the wintertime, however it still remains unknown whether the juveniles exhibit the same behaviour and if so, how it translates into their diving depths and links with the oceanographic conditions. We investigated the early life odyssey at-sea of 15 juvenile emperor penguins from Terre Adélie in 2013-2014. The average trip duration was 167 ± 110 days (from 86 to 344 days). Juveniles left the colony in December/January, first travelled Northward, reaching 53.76 °S, then they moved southwards within sea ice in April/May where they spent 49 ± 14 % of their total recorded trip (n=12) both on the continental slope and open ocean regions. Within sea ice, juvenile emperors both dived at shallow and deep depths during daylight with change in the depths dominance ratio across seasons. A switch towards dominant deep dives within sea ice in fall and wintertime during both daylight and twilight times may be the consequence of (i) seasonal change in the krill distribution during daylight from surface to depths and (ii) presence at depths of macrozooplankton during

twilight instead at surface from reduced/absent nycthemeral migration. For the first time, we showed that juvenile emperor penguins were associated with the mixed layer depths during the wintertime. We suggested they might feed on mesopelagic prey aggregating nearby the thermocline. This study brings new insights in the understanding of an unknown part of the emperor penguin life cycle and reveals association between juveniles and specific oceanographic features. Juvenile foraging performance at-sea are essential as it ultimately affects their survival and in turn population dynamics.

Introduction

Antarctic sea ice harbors one of the most important ecosystems on Earth, being home of a diverse community of microalgae, bacteria, protists, and the occasional metazoan grazer (Arrigo, 2014). Enhanced biological activity is associated with both the inside and underside of sea ice and surrounding waters. Therefore sea ice plays a key role in the structure and dynamics of Antarctic marine ecosystems and significantly influences all trophic levels that are adapted to its presence, seasonal dynamics and properties (Eicken, 1992; Brierley and Thomas, 2002; Moline et al., 2008; Thomas and Dieckmann, 2009; Massom and Stammerjohn, 2010).

Sea ice coverage over the past 37 years in the Southern Ocean shows a small but statistically-significant overall increase (Zwally et al., 2002; Comiso and Nishio, 2008; Parkinson and Cavalieri, 2012; Hobbs et al., 2016). However, there are contrasting trends at the regional scale with both increased and decreased sea ice coverage and related trends in yearly duration (Liu et al., 2004; Stammerjohn et al., 2012). Changes in sea ice extent and seasonality have implications for ecosystems and Antarctic predator populations do not respond in a uniform way around Antarctica. Contrasting trends are observed that reflect regional differences in sea ice change and variability and in species ecology and biological requirements (Massom and Stammerjohn, 2010; Constable et al., 2014; Southwell et al., 2015). As stated by Ducklow et al. (2007), a major challenge is not to document species responses but also determine a mechanistic understanding of the linkages between climate, sea ice, oceanographic processes and lower to upper trophic levels. In the present study, we investigate the linkages between juvenile movements at-sea of an Antarctic mesopredator, the emperor penguin (*Aptenodytes forsteri*), and oceanographic and sea ice processes.

Juvenile cycle is poorly understood, especially for marine species with delayed reproduction (Jenouvrier et al., 2005a). Climate variability may affect juvenile stage in different ways because they are less experienced and/or because they dispersed over a wide range of different habitats (e.g. emperor penguins: Kooyman et al. 1996, Kooyman & Ponganis 2007; Wienecke et al., 2010; Thiebot et al., 2013). In Antarctica, many species adult life cycles are tight to sea ice (e.g. crabeater seals, leopard seals, Weddell seals, Ross seals, emperor penguins, Adélie penguins and snow petrels; Tynan et al., 2010). Emperor penguins are the deepest diving of all penguin species and are dependent upon sea ice as a platform for reproduction, laying eggs in winter or very early spring. The under ice habitat containing sea ice algae provides a key food source for herbivorous zooplankton such as juvenile krill and other crustaceans (Marschall, 1988; Flores et al., 2011; Flores et al., 2012b; David et al., 2016) during winter time when food resources are scarce in the water column. Increased secondary production within the sea ice zone attracts and is exploited by upper trophic levels (Eicken, 1992; Van Franeker et al., 1997; Reid and Croxall, 2001; Brierley and Thomas, 2002; Tynan et al., 2010; Fraser and Hofmann, 2003). These include adult emperor penguins which forage under winter sea ice at two key periods: after egg-laying, between autumn and mid-winter when females are rebuilding their body reserves (while the males incubate eggs); and during the chick provisioning period from mid-winter to December when both males and females alternate periods of foraging. However, contrary to adults, although the at-sea distribution of the juvenile emperor penguins relative to the sea ice edge has been well described (Kooyman and Ponganis, 2007; Wienecke et al., 2010; Thiebot et al., 2013), how early life stages are dependent from sea ice to acquire food source and how it translates into their diving behaviour across sea ice and seasons remains poorly documented. This mechanistic understanding is nevertheless crucial to understand the effects of climate variability on juvenile vital rates (Abadi et al., 2017) and population dynamics (Barbraud & Weimerskirch 2001; Jenouvrier et al., 2005a, 2005b, 2009; Barbraud et al. 2011) since the early life stage is crucial for the juvenile survival. In East Antarctica, the breeding population of Terre Adélie decreased by 50% during the late 1970s in relation with severe changes in sea-ice extent. The effect of sea ice on the understudied juvenile period of the life cycle may have strong implication for the persistence of emperor penguin under future climate change. By investigating the foraging performance at-sea of juvenile emperor penguins in relation to sea ice and oceanographic characteristics, our study aims filling this gap in our knowledge.

We investigated the foraging performance at-sea of 15 juvenile emperor penguins

from the colony of Terre Adelie in 2013-2014. Our main objectives were to 1) identify in which sea ice habitat the juveniles dived and travelled through, using the sea ice concentration at their locations but also its spatio-temporal variability around their locations relative to their distance from the sea ice edge in- and outside sea ice; 2) describe their diving behaviour within sea ice and how it varies with the distance from the sea ice edge, across seasons and daylight; and 4) assess if and how oceanographic conditions such as the mixed layer depth were influencing their diving behaviour within sea ice and at-depth and in turn prey acquisition.

Based on the findings of Thiebot et al. (2013) who had only one individual to study within the sea ice zone during the fall and winter seasons, we hypothesize juveniles may exploit much more the sea ice habitat than previously thought and may adapt their diving behaviour in function of their distance from the sea ice edge in- and outside sea ice but also in function of the seasons and daytime.

Antarctic sea ice plays also a major on the underlying water column oceanographic conditions. By forming a high albedo on the ocean surface, sea ice seasonally modifies and affects exchanges between the ocean and the atmosphere, and also the properties of the ocean surface (Massom and Stammerjohn, 2010). Salt rejection and freshwater input from seasonal sea ice formation and melt are important determinants of the upper ocean stratification (Martinson, 1990) and dense water formation, driving the global thermohaline ocean circulation (Orsi et al., 1999, Marshall and Speer, 2012). At different spatial and temporal scales, oceanographic features and processes such as thermal layers, eddies and upwelling zones, currents, frontal systems, seamounts, and the edge of the continental shelf are known to effect the distribution of marine predators. By physically aggregating resources, these processes create areas where prey are abundant and foraging efficiency is increased (Chapman et al., 2004, Bost et al., 2009, Raymond et al., 2015). Yet, the use of the oceanographic conditions during the first trip at-sea of juvenile emperor penguins remains poorly known (Thiebot et al., 2013). We hypothesized that juvenile emperor penguins may target prey associated with temperature or density gradients within the water column, similarly as king penguins within sub-Antarctic areas (Bost et al., 2009).

Methods

Animal handling, deployment, data collected

Fifteen juvenile emperor penguins were equipped in December 2013 with SPLASH tags (Wildlife Computers, Redmond WA, USA) just before their first departure at sea. Tags were attached to the middle-lower back to reduce drag (Bannasch et al. 1994), and fixed to the feathers using cyanoacrylate glue (Loctite 401) and cable ties. The tags had a cross-sectional area of 3.2 cm^2 (< 1% of a bird's cross-sectional area) and weighed 62 g in air and 25.2 g in seawater (0.34–0.44% of a juvenile body mass; Thiebot et al., 2013). The antenna was 8 cm long, 1.6 mm thick and inclined 45 backwards. Deployments were conducted at the Pointe Géologie colony (Dumont d'Urville station, -66.665°N, 140.0302°E) in Terre Adélie, Antarctica. SPLASH tags are data-archiving tags that transmit to the Argos system. These tags record both horizontal movement and diving data. In this study, we programmed the tags to transmit every three-day data relative to the three previous days. The tags collected five types of data: (i) tracking data via the Argos position; (ii) diving behavior such as dive profiles (maximal depth, dive duration, surface duration), 4 hours summary dive duration histograms (14 bins), maximum depth histograms (14 bins) and time-at-depth histograms (14 bins); (iii) temperature profiles such as 4 hours summary of time-at-temperature histograms (14 bins), and profiles of depth and temperature (i.e. PDT, including the minimum and maximum temperature encountered by the penguins) observed at 8 depths chosen dynamically to include the minimum and maximum depths detected and 6 other depths arranged equally between them. For this study, we used the penguin Argos location, the dive profiles and the 4 hours summary of time-at-depth histograms and temperature profiles (PDT) particularly relevant in considering penguins' habitat use relative to sea ice and oceanographic conditions. Erroneous locations were filtered out using a speed filter from the R package *argosfilter* (Freitas et al., 2008). The maximum travel speed was fixed to 14 $km.h^{-1}$ (Wienecke et al., 2010).

Sea ice data

As in Labrousse et al. (2017), daily estimates of sea ice concentration were derived from satellite Advanced Microwave Scanning Radiometer (AMSR-2) data at 6.25 km resolution (University of Bremen, http://www.iup.physik.uni bremen.de:8084/amsr/amsre. html). The distance of seals from the sea ice edge was calculated as the minimum distance between seal positions and the sea ice edge contour, as defined by the 15% sea ice concentration isoline

(following Stammerjohn and Smith, 1997). Contours corresponding to outlying floes or polynyas were removed to prevent bias in our sea ice edge distance computation. Three variables representing the sea ice concentration and its spatio-temporal variability were investigated at and around the bird's position (Labrousse et al., 2017), assuming that sea ice may become a constraint when the concentration is high. These are: (i) the sea ice concentration at the penguin location; (ii) the area covered by sea ice with a concentration of >90% within a 10 km and 25 km radius around the penguin location ($A_{90\%}$; as a measure of the spatial variability of concentrated sea ice patches); and (iii) the number of days with a sea ice concentration of >90% at a given location within a 30 day window ($T_{90\%}$; as a measure of the time variability of concentrated sea ice patches)..

Statistical analysis

We investigated the effect of sea ice on the penguin diving behaviour by studying the relationship between the penguin diving activity and the distance from the sea ice edge. We arbitrarily choose to not consider distances further away than 500 km from the sea ice edge, not relevant for testing the effect of sea ice on the diving behaviour. The marginal ice zone is expected to have an influence up to 200 km from the sea ice edge (Massom and Stammerjohn, 2010). Thus studying the diving behaviour at distances from the sea ice edge up to 500 km appears to be sufficient to compare with the diving behaviour inside sea ice. We split the analysis into daylight (D) and twilight (T) dives. Night dives were not studied as they represented less than 5 ± 3 % of the data. For each dive time period, we split the models into three seasons: (1) January-March (models 1 & 4; 12 individuals for D and T), (2) April-June (models 2 & 5; 11 individuals for D and T), (3) July-September (models 3 & 6; 6 individuals for D and T). The three individuals with trip durations lower than 30 days were not included in the analysis (i.e. IDs 133673, 133675, 133685). The last season corresponding to October-November was not included in the analysis as it only represented 3 individuals. The diving depth distribution was bimodal, with both shallow and deep dives. We thus fitted 6 different mixture models including two components using the R package *flexmix* (Leisch, 2004; Grün and Leisch, 2007, 2008; function *flexmix* and *FLXMRglm*). To allow Gaussian mixture models, the diving depth response variable was log transformed. Two regressors were used in the models, both the distance from the sea ice edge and the squared distance from the sea ice edge to allow for non-linearity. For each of the 6 models, three combinations were applied:

(a) We first fitted a model assuming all individuals have a common intercept and slope, the model can be detailed by the following regression equation:

$$\gamma_{ij} = \beta_0 + \beta_1 x_{ij} + \beta_2 x_{ij}^2 + \varepsilon_{ij}$$

Where γ_{ij} is the value of observation (log transformed diving depth) i from individual j (j = 1, 2, ..., J), x_{ij} is the value of observation (distance from the sea ice edge) i from individual j (j = 1, 2, ..., J). The intercept (constant) of the regression equation is given by β_0, the slopes by β_1 and β_2 and the residual error term by ε_{ij};

(b) To test whether the assumption of a common intercept between individuals is true we fitted a second model that can be detailed by the following regression equation:

$$\gamma_{ij} = \beta_{0j} + \beta_1 x_{ij} + \beta_2 x_{ij}^2 + \varepsilon_{ij}$$

where the intercept of the regression equation is given by β_{0j} and varying for each of the 12 individuals.

(c) Finally, allowing the model to have different intercepts depending on the individuals, we also tested if the effect of the regressor were the same on the different individuals by allowing slopes to differ between individuals. The model can be detailed by the following regression equation:

$$\gamma_{ij} = \beta_{0j} + \beta_{1j} x_{ij} + \beta_{2j} x_{ij}^2 + \varepsilon_{ij}$$

where the slopes of the regression equation are given by β_{1j} & β_{2j} and varying for each of the 12 individuals.

We were first interested in testing the null hypothesis H_0: $\beta_{0j} = j, j = 1, 2 \ldots J$ that the intercept parameters were all the same against the alternative hypothesis H_1: $\beta_{0j} \neq B_{0k}$ for at least one pair j, k. The likelihood ratio statistic for testing H_0 is T = 2(log L_1 − log L_0). Under H_0, T has an approximate chi-squared distribution with 22 degrees of freedom. The *p-value* is given by the probability for this distribution of being greater than the observed value of T. Similarly, we tested the null hypothesis H_0: $\beta_{1j} \& \beta_{2j} = j, j = 1, 2 \ldots J$ that the slope parameters were all the same against the alternative hypothesis H_1: $\beta_{1j} \& \beta_{2j} \neq B_{1k} \& \beta_{2k}$ for at least one pair j, k. The likelihood ratio statistic for testing H_0 is T = 2(log L_1

− log L_0). Under H_0, T has an approximate chi squared distribution with 44 degrees of freedom.

Oceanographic conditions

To investigate the linkages between penguins diving behaviour and oceanographic conditions, we used the minimum temperature and depth profiles (PDT) recorded by the penguins and the method of de Boyer Montégut et al. (2004) to calculate the mixed layer depth for each profile. Each temperature profile was interpolated every 5m the criterion selected to define the mixed layer depth is a difference of temperature = 0.2°C from a near-surface value at 10 m depth. PDT temperature profiles are programmed to record negative temperatures as zero. In order to assess the validity of the mixed layer depth computed on those biased data, we compared the mixed layer depth computed on southern elephant seal temperature profiles in similar East Antarctic oceanographic conditions (a) with mixed layer depth computed on modified southern elephant seal temperature profiles with negative temperatures converted to zero (b). This comparison was based on 33 southern elephant seals from Kerguelen Islands during their post-moulting trips at-sea from January to October for years 2004, 2008, 2009, 2011-2013 ranging from 55 to 70° S and 0 to 147°E (Labrousse et al., 2015). The difference between the two computations started around ~65°S - 67°S. Thus, the validity of the juvenile penguin mixed layer depth computation reaches a limit at these latitudes. The bird latitude range dive distribution was comprised between 66.5°S and 53.9 °S with most of the observations before 65 °S. Thus, the error associated with the mixed layer depth computation is low and the mixed layer depth trend obtained for juvenile emperor penguins is reliable.

We then investigated the linkages between the mixed layer depth and bird's time at-depth using kernel density estimation. We only considered the autumn and winter seasons, when the birds returned within sea ice and when the mixed layer depth was deepening. During the summer season, juvenile penguins encountered a wide range of different oceanographic conditions and latitudes during their trip northward that could be misleading for this analysis. In order to combine time at-depth proportion binned data with depth-temperature profiles and particularly mixed layer depths we did the following steps for each season: (i) based on the density estimation of the mixed layer depth for the two seasons, we choose 3 different values of mixed layer depths corresponding to 60, 100, and 140 m for the fall season and 80, 120,

160 m for the winter season; (ii) within a bandwidth of 40 m around each of these values, we attributed the time at-depth profiles for which the mixed layer depth was corresponding; (iii) we then averaged the time spent in each diving depth bin for each mixed layer depth bin; (iv) the averaged time-spent for each diving depth bin and each mixed layer bin was then multiplied by a random number (here 100); (v) we used the resultant integer for each diving depth bin and each mixed layer bin as the number of observations in each diving depth bin, so the number of observations represents the time spent at-depth; (vi) for each diving depth bin, we simulated a uniform distribution of diving depths at the boundaries of each bin; (vii) we then apply a kernel density estimation on the diving depth for each mixed layer bin, where the density represents the time spent at depth. We used the R package *ks* with the function *kde* and a bandwidth of 7 m and 10 m for the fall and winter seasons respectively to obtain a smooth curve.

Ocean floor topography

To define the shelf area and the continental slope, the same criteria developed in Labrousse et al. (2015) were used. The inflection point in meridional bathymetric contours, which represents the shelf break, was identified for each half degree of longitude from 0 to 150°E. The boundary between the continental slope and the open ocean was defined as the region where the influence of the Antarctic Slope Front stops. We used pressure gradient on an isopycnal computed from historical Argo floats and ship observations of the region to dynamically define the influence of the slope front and associated it with, roughly, the 3500 m isobaths for our region. Each penguin dive position was attributed either to the shelf, slope or the open ocean area.

Results

General patterns

The 15 juvenile emperor penguins instrumented collected 62453 dives from December 2013 to December 2014. The penguins left the colony and started to dive between December 19th 2013 and January 12th 2014. For two individuals, tags stopped recording dives after less than a day; and one individual's tag stopped after 31 days. For the remaining 12 individuals,

tags recorded trips from 86 to 344 days and tags stopped between March 26th and December 22nd 2014. The maximum distance that a penguin traveled was 7794 km and the further away from the colony was 3503 km.

Penguins spent in average 49 ± 14 % (± SEM) of their time inside sea ice (n=12; up to 73 % for one individual). All juveniles first travelled North reaching at the maximum 53.76 °S (Fig. 1a, c). Penguins then turned South in March/April and entered the sea ice zone mainly in April/May where they remained within 100 - 200 km from the sea ice edge inside sea ice until the tags stopped (Fig. 1a, c).

Penguins only spent 2 ± 3 % (± SEM) of their time on the Antarctic shelf, 25 ± 12 % on the Antarctic slope and 72 ± 12 % of their trip in the open ocean (which could be covered by sea ice; Fig. 1b). They did not visit any polynya areas except a small polynya nearby the colony. They tended to spend more time at the lower boundary of the slope area (Fig. 1b). Their diving depth increased from the shelf to the open ocean, with average diving depths (± SEM) of 35 ± 19 m (n = 12, maximum = 180 m) on the shelf, 44 ± 13 m (n = 12, maximum = 232 m) on the continental slope and 64 ± 11 m (n = 12, maximum = 264 m) in the open ocean. Similarly, the average dive duration across individuals ranged from 2.3 ± 0.6 min (n = 12, maximum = 7 min) in the shelf, 3.4 ± 0.6 min (n = 12, maximum = 70 min) on the continental slope and 3.7 ± 0.5 min (n = 12, maximum = 161 min) in the open ocean. Penguin's horizontal speed tended to be lower inside sea ice, i.e. 0.56 ± 0.12 km/h (± SEM, n = 12), compared with outside sea ice, i.e. 1.1 ± 0.98 km/h (n = 15).

Penguins spent 63 ± 11 % (± SEM) of their time diving during daylight, while 32 ± 10 % during twilight and only 5 ± 3 % at night time (Fig. 2a). Daylight dives were deeper than twilight and night dives and night dives were shallower than twilight dives (Fig. 2a). Deep and shallow dives were recorded within and outside sea ice (Fig. 2b). Diving depths were very shallow.at the sea ice edge (Fig. 2b).

Change in the diving behaviour within sea ice across seasons

We investigated the change in penguin diving behaviour within sea ice by studying the relationship between the penguin diving depths and the distance from the sea ice edge using 2-components mixture models for summer, autumn and winter seasons for daytime dives (models 1-3) and for twilight dives (models 4-6). Here we refer to shallow dive component

for component 1 and deep dive component for component 2. Negative distances from the sea ice edge are inside sea ice while positive distances are outside sea ice. Summary of the relation for the model suite *a* and results regarding the model suites *b & c* and a likelihood ratio tests to assess individual variability are used.

Summer season. For daytime dives, both shallow and deep dive components significantly get deeper with the distance from the sea ice edge when birds travelled from inside to outside sea ice (model 1*a*; Fig. 3a). Shallow dives were dominant in the distance bin [-101, 3 km) inside the sea ice (Fig. 3a). These dives were mainly located on the Antarctic shelf and slope regions. When penguins were inside sea ice, deeper dives only happened outside the shelf and slope regions. At the sea ice edge (i.e. bin [3, 68 km)), shallow dives were dominant for the three regions. When penguins travelled further away from the sea ice edge, we observed an increase in the deep dives activity and a decrease in the shallow dives activity (Fig. 3a). Twilight dives during summer were almost exclusively shallow dives; the two components of the model were superimposed, as there was no deep dive component (Fig. 3b), indicating that the diving depths were mostly constant across the different distances from the sea ice edge.

Autumn season. For daytime dives, penguins dived both at shallow (~20 m) and deep (~ 80-100 m) depths when they were inside sea ice far away from the edge (i.e. [-244, -135 km) and [-135, -92 km), Fig. 3c). Within these two distance bins, the shallow dive component mainly corresponds to dives located on the Antarctic slope region while the deep dive component corresponds to dives outside the slope region. The shallow and deep dive components were mainly constant across the distances but penguins dived to slightly deeper/shallower depths in the last bin respectively (i.e. [269, 496 km], model 2*a*, Fig. 3c). These slight changes in the diving depths were statistically significant. The density function still highlights the presence of deeper dives (below ~150 m) at the sea ice edge (bin [-29, 43 km); Fig. 3c). Regarding twilight dives, penguins were also both diving at shallow and deep depths inside sea ice however, compared to the daylight dives, shallow dives were dominant outside sea ice during twilight (Fig. 3d). The shallow dive component did not exhibit a significant relation across the distance from the edge while the deep dive component became significantly shallower from inside to outside sea ice (Fig. 3d, model 5*a*).

Winter season. For daytime dives, both components remain almost constant across the different distances from the sea ice edge; only a slight significant decrease (i.e. shallower

depths) in both components was observed (model 3*a*; Fig. 3e). Interestingly, the deep dive component was dominant across the different distances from the sea ice edge (Fig. 3e) and diving depth mainly changed for dives located in the slope region. Diving depths within the open ocean seemed to be constant across the different distances from the sea ice edge (Fig. 3e). Interestingly, penguins also performed deep dives at twilight too except at the sea ice edge where a dominance of shallow dives was observed (Fig. 3f). Both shallow and deep dive components remain mainly constant across the different distance from the sea ice edge (model 6*a*; Fig. 3f).

Summary. In summer, penguins start their first dives at-sea from the sea ice region to north of the sea ice edge. We observed during daylight a transition from shallow to deep dives with the increasing distance from the sea ice edge. However, twilight dives were exclusively shallow and mainly outside sea ice. In fall during daylight, when they came back to the sea ice zone after their northern trip, there was a dominance of shallow dives on the slope region; the presence of deep dives outside the slope and shelf regions far inside sea ice (i.e. ~ -244 to -92) is indicating a switch in penguin diving behaviour toward the winter. In fall during twilight, deep dives only occurred inside sea ice. In winter, deep dives (~120 m) were dominant, and change in diving depths was only observed in the slope region. No important effect of the distance from the sea ice edge was observed for the winter season during daylight and twilight. However, we observed an effect of the distance from the sea ice edge during the fall season, principally for twilight dives.

Sea ice habitat

In East Antarctica, three zones with distinct characteristics can defined the sea ice cover (Massom and Stammerjohn, 2010). These are (from north to south): (i) the highly-dynamic ‘‘marginal ice zone” (MIZ), extending 100 km or so south from the ice edge, and is composed of small floes and diffuse ice conditions (depending on wind direction); (ii) the ‘‘inner pack ice” zone (PIZ) comprising larger floes separated by leads; and (iii) a coastal zone comprising the band of compact ‘‘landfast (fast) ice” (FIZ) and persistent and recurrent areas of open water within sea ice in the form of polynyas and flaw leads.

Juvenile emperor penguins remained within 200 km from the sea ice edge, so typically within the MIZ and the PIZ when they were inside sea ice. They were surrounded by highly

covered concentrated sea ice areas (more than 75% of the area around them, i.e. both in a 10 and 25 km radius, were covered by sea ice concentration above 90%; cf. $A_{90\%}$,). Similarly, sea ice concentrations at their position were above 90% and were persisting above 90% for at least 20 days within a month).

Change in the diving behaviour relative to oceanographic conditions

From January to March, all the penguins travelled north, encountering water masses with relatively warm temperatures sometimes being above 3 °C. Once they returned close to the sea ice zone from April, the water column starts to be homogeneous from the surface to the mixed layer depth ~ 100 m, with temperatures encountered by the penguins comprised between 0 (negative temperatures are borne to zero in SPLASH tags) and 0.5 °C possibly corresponding to the Antarctic Surface Water (AASW; Fig. 4a). When penguins dived below the mixed layer depth, temperatures encountered were above 0.5°C likely representing the warm modified Circumpolar Deep Water (mCDW; Fig. 4a; see temperature/salinity diagrams and criteria in Labrousse et al., 2018). When birds returned within the sea ice region, they mainly dived closer to the upper part of the slope region in April/May and closer to the lower part of the slope region from June through October (Fig. 4).

The mixed layer depth profile was shallow from January to March, starting to deepen at the end of March/beginning of April during the fall season and remained quasi-constant from May to November (Fig. 4a).

The time spent at-depth reported on each PDT profile was qualitatively longer around the mixed layer depth, especially just above the mixed layer (Fig. 4b). For the fall season, independently of the mixed layer depth, we observed a peak of time spent at 10 m (Fig. 5a). Birds spent time around the mixed layer depth as a second peak of time spent was observed at 70 m for MLD values comprised between 40 and 80 m, and at 95 m for mixed layer depths comprised between 80 and 120 meters, (Fig. 5a). We also observed a small peak of time spent at 140 m independently of the mixed layer depth (Fig. 5a). In winter, we observed a peak of time spent at 80 m for mixed layer depths values comprised between 60 and 140 m (Fig. 5b). Compared with the fall season, birds spent less time diving at 10 m in winter. For mixed layer depth deeper than 140 m, birds spent time diving just above the mixed layer around 130 m and also dived shallower around 35 m, similarly to the fall season (Fig. 5b).

Overall, juvenile emperor penguins tended to favor the mixed layer depth during the winter season compared to the fall season and seemed associated with intermediate mixed layer depth.

Discussion

There are two important phases during juvenile emperor penguins first year at-sea (Wienecke et al., 2010; Thiebot et al., 2013). Juvenile emperor penguins dispersed northward over large distances at the beginning of their first odyssey at-sea, acquiring diving experience outside the sea ice ecosystem and then turned back to sea ice from April/May through the winter. This raises questions about the ontogeny of their foraging behaviour that we will not develop in this study (see Thiebot et al. (2013) for more details). Our novel results demonstrate the association of the juveniles with sea ice during the second part of their first trip at-sea. Juvenile emperor penguins remained in high sea ice covered areas in space and time within 100 - 200 km from the sea ice edge. We found that within sea ice, juvenile emperors both dived at shallow and deep depths during daylight, with important change in depth across seasons. The seasonal switch in diving depth dominance from shallow to deep dives towards the winter has been poorly documented for the adults and juveniles. Factors such as prey distribution, experience, intra- and inter-specific competition and predation may have implications on their diving depths across seasons. In addition, we show for the first time that juvenile emperor penguins were associated with the mixed layer depths in winter. This strong association emphasizes the role of this critical temperature gradient for aggregating high prey abundance during the fall and winter seasons. It then may constitute predictable and reliable foraging areas in time and space for inexperienced individuals. In terms of thermoregulation, it may confer an advantage to spend time foraging in winter at the interface of warm, mesopelagic waters. Thus the combination of favorable energetics associated with warm overwintering habitat and food availability (Braun et al., 2018) may likely explain juvenile time-spent at the mixed layer depth. The importance of these oceanographic features during the first trip at-sea of different birds and marine mammal species is still poorly documented (e.g. Thiebot et al., 2013; Orgeret et al., in Prep) despite it may be of particular ecological importance for different species survival at this stage. In this study, we were not able to determine the oceanographic conditions and dive behaviour that would be determinant for the juvenile survival as information about juvenile's death at-sea

was lacking. Over the 12 juvenile recorded trips longer than 30 days, we were not able to identify the cause of tag cessation with time. In the future, the use of life-history transmitters (Horning and Mellish, 2009) would allow resolving the juvenile survival and determining the precise oceanographic and behavioral parameters that are determinant for their survival. Here, we discuss the implication of juvenile foraging behaviours in the context of the unknown prey distribution and future change in oceanographic conditions.

Horizontal dimension: the sea ice habitat

Our study contrasts with the previous studies hypothesising that sea ice habitat is probably avoided during winter due to complete ice cover and limited daylight at that time, hence restricting the penguins' foraging ability (Zimmer et al. 2008; Wienecke et al., 2010). Juvenile emperor penguins spent 49 ± 14 % of their total recorded trip time inside sea ice and dived in high sea ice concentration areas in space and time although being unexperienced in these environments. They are therefore able to survive in heterogeneous habitats ranging from lower latitudes when they dispersed northward to high latitudes high sea ice concentration areas. This habitat plasticity in their diving behaviour may have consequences on species persistence over long term and on adaptability in local sea ice change and variability.

Vertical dimension: diving beneath sea ice

Summer and early fall shallow dives beneath the sea ice and associated resources. Juvenile emperor penguins both dived at shallow and deep depths within sea ice during daylight with change in the depths dominance ratio from summer to winter seasons. In summer and early fall (i.e. low distance from the sea ice edge inside sea ice in Fig. 3), a dominance of shallow dives is observed within sea ice during daylight and twilight. The ice supports a rich (under-ice) food resource because it provides both a substrate for the growth of ice algae and a refuge for herbivorous zooplankton such as juvenile krill and other crustaceans (Marschall, 1988; Flores et al., 2011, 2012; David et al., 2016). In summer, krill postlarvae are associated with the melting sea ice while in autumn they are more abundant outside sea ice than inside, and in winter they found at depth during the day and beneath sea ice at night (Flores et al., 2012). The dominance of shallow dives observed during summer and early fall seasons may be associated with a diet based on Antarctic krill (*Euphausia*

superba) during daylight or on mesopelagic macrozooplankton such as the Antarctic lanternfish from their vertical migration at twilight. Juveniles are likely to have a similar diet than the adults during their pre-moult trips, as previously observed for the colonies of Dumont D'Urville, Taylor and Auster, and the Ross Sea (Kooyman et al., 2004; Wienecke et al., 2004, Zimmer et al., 2007). These shallow dives were important within the marginal ice zone. The marginal ice zone is characterized by sea ice melt and breakdown releasing an important quantity of food resources (i.e. ice algae) under a strong influence of wind action and ocean wave-ice interaction processes (reviewed by Massom and Stammerjohn, 2010). Thus, juvenile emperor penguins may also benefit from this enhanced biological activity with concentration of krill, fishes throughout the year (Lancraft et al., 1991; Bost et al., 2004).

The fall-winter transition, deep dives at the mixed layer depth and associated resources. A switch towards dominant deep dives in the wintertime was observed during both daylight and twilight times. Surprisingly, in fall at twilight, sea ice had a strong effect on the diving depths; juveniles dived to deep depths far inside sea ice and then switched to commonly observed shallow depths outside sea ice. Hence, we hypothesized that this change from shallow to deep foraging follows (i) the krill seasonal vertical distribution during daylight and (ii) the presence at depths during twilight of macrozooplankton due to the reduced/absent nyctemeral migration in limited light conditions (i.e. fall seasons inside sea ice and winter time in- and outside sea ice). Wienecke and Robertson (1997) and Zimmer et al. (2008) found a similar diving behaviour in adult emperor penguins during winter; for example, deep diving in winter was correlated with higher prey densities likely being predominantly Antarctic krill, distributed at-depth in winter during daylight. Thiebot et al. (2013) also reported this behaviour for juveniles spending much more time deeper than 50 m, especially at depths greater than 100 m, with dives reaching 200–250 m during winter. Generally, seasonal shift in diving depths with deeper dives in winter was also observed in other species likely following prey distribution such as basking and porbeable sharks (Francis et al., 2015; Braun et al., 2018). Interestingly, juvenile emperor penguin's time spent at-depth was strongly associated with the mixed layer depth (i.e. higher time-spent at 80 and 130 m) in winter while in the fall season only a small fraction of their time spent was found at the mixed layer depth. In this study, the mixed layer depth likely coincides with the boundary between cold surface waters (likely AASW) and warmer waters (likely CDW-mCDW; i.e. Fig. 5a). Nearby this thermocline, mesopelagic fauna such as zooplankton, finfish and squid may concentrate (Van de Putte et al., 2010; Pelletier et al., 2012; Moteki et al., 2017), as nutrients

from the nutrient-rich CDW (Nicol et al., 2005) may aggregate at the boundaries of the two layers. Moreover, the thermocline may act as a physical barrier, preventing prey from dispersing, or slowing down the escape speed of the ectothermic prey by the sudden change in temperature, making them easier to catch by penguins (Franck et al., 1992; Russell et al., 1999). Similar association with thermoclines was reported for king penguins in sub-Antarctic regions (Bost et al., 2009). In high Antarctic pelagic waters, about 24–70% of the biomass of the myctophid *Electrona antarctica* from 0–1000 m depth, was found to occur in the upper 200 m at night (Lancraft et al., 1989; Donnelly et al., 2006) and Hunt et al. (2011) indicated a seasonal migration and/or increased residence time in the epipelagic during the winter months of large macrozooplankton such as *E. antarctica*. Therefore, the association between the juvenile emperor penguins and the mixed layer depth in winter may be linked with active foraging activity on the myctophid fish, *E. antarctica.* It may constitute the dominant prey available to penguins in the upper 200 m of the water column (Lancraft et al. 1991) along with squids in the fall and winter (Ainley et al. 1991).

The ecological relevance of the Antarctic slope region. Interestingly, in fall, shallow dives were mainly on the slope region and in winter, changes in diving depths were only occurring within the slope region. The continental slope region and the Antarctic slope current form a cold, dynamic and topographically constrained structure, which constitutes a deep ocean source region for nutrients (Jacobs, 1991). This may result in higher productivity and enhanced and concentrated resources with a role in the distribution of sea ice, chlorophyll, krill and juvenile emperor penguins (Nicol et al., 2000a, 2000b). Wienecke et al. (2010) found similar results with juvenile emperor penguins from Cape Washington drifting passively with the westward pack ice motion within the Antarctic slope current. Adult emperor penguins were also found foraging over the continental slope in winter and spring (Kirkwood & Robertson, 1997a, b). The Antarctic slope front is also separating the oceanic mesopelagic fish communities from the neritic notothenioid communities (Moteki et al., 2011), emphasizing mesopelagic prey as one of the dominant prey of juveniles while the notothenoid Antarctic silverfish (*Pleuragramma antarcticum)* is the major prey item of the adults during winter (e.g. Wienecke & Robertson 1997).

Conclusion

The early life period at-sea is critical for penguins since food has to be acquired at a high rate to ensure that body condition is good enough to allow survival and increased diving capabilities. To cope with the patchiness and heterogeneity of marine resources, juveniles presumably learn along their trip to rely on specific environmental features in which prey availability might be predictable (Weimerskirch, 2007). They likely remained in sea ice purposely to forage as they tended to always remained within 100-200 km from the sea ice edge. We still lack a full understanding of the roles of learning and the sensory cues used to find for example temperature gradient (Hays 2016), therefore it is difficult to predict how changes in the water column properties may likely impact juvenile survival through the winter. At the scale of the Southern Ocean and under climate change scenario occurring over the next century, an overall shallowing of the mixed layer associated with increased stratification (freshwater input from glacier and sea ice and increased heat forcing from the atmosphere) and an overall reduction of sea ice cover is predicted (Ardyna et al., 2017). Negative consequences on the phytoplankton biomass from the shallowing of the mixed layer are then predicted; mainly due to the increase of depleted-iron regions with lower vertical iron recharge (Ardyna et al., 2017). These changes may impact zooplankton and macrozooplankton aggregating at depths in temperature gradients and in turn juveniles foraging performance at-sea. In order to assess the impact of juvenile stage on the emperor penguin population dynamics, a time-series over years of juvenile dispersal tracking data is needed with information on potential death at-sea to evaluate changes in the foraging patterns and their linked with variations in oceanographic and sea ice conditions.

Acknowledgements

This study was supported financially and logistically by the French Polar Institute (Institut Paul Emile Victor, IPEV) research project IPEV #394 (PI C.A. Bost) and #109 (PI H. Weimerskirch), the Program EARLYLIFE funded by a European Research Council Advanced Grant under the European Community's Seven Framework (grant agreement FP7/2007–2013/ERC-2012-ADG_20120314 to H.W.), and the postdoctoral award from Woods Hole Oceanographic Institution. Special thanks go to J. -B. Thiebot for his previous work on juveniles and all colleagues and volunteers involved in the research on emperor penguins in Terre Adélie. All animals in this study were treated in accordance with the IPEV ethical and Polar Environment Committees guidelines.

References

Abadi F, Barbraud C, Gimenez O (2017) Integrated population modeling reveals the impact of climate on the survival of juvenile emperor penguins. Global Change Biology 23:1353–1359

Ainley DG, Fraser WR, Smith WO, Hopkins TL, Torres JJ (1991) The structure of upper level pelagic food webs in the Antarctic: effect of phytoplankton distribution. Journal of Marine Systems 2:111–122

Ardyna M, Claustre H, Sallée J-B, D'Ovidio F, Gentili B, Dijken G van, D'Ortenzio F, Arrigo KR (2017) Delineating environmental control of phytoplankton biomass and phenology in the Southern Ocean: Phytoplankton Dynamics in the SO. Geophysical Research Letters 44:5016–5024

Arrigo KR (2014) Sea Ice Ecosystems. Annual Review of Marine Science 6:439–467

Bannasch, R., Wilson, R.P., Culik, B., n.d. Hydrodynamic aspects of design and attachment of a back-mounted device in penguins 15.

Barbraud C, Gavrilo M, Mizin Y, Weimerskirch H (2011) Comparison of emperor penguin declines between Pointe Géologie and Haswell Island over the past 50 years. Antarctic Science 23:461–468

Barbraud C, Weimerskirch H (2001) Emperor penguins and climate change. Nature 411:183–186

Bost C-A, Charrassin J-B, Clerquin Y, Ropert-Coudert Y, Le Maho Y, others (2004) Exploitation of distant marginal ice zones by king penguins during winter. Marine Ecology Progress Series 283:293–297

Bost CA, Cotté C, Bailleul F, Cherel Y, Charrassin JB, Guinet C, Ainley DG, Weimerskirch H (2009) The importance of oceanographic fronts to marine birds and mammals of the southern oceans. Journal of Marine Systems 78:363–376

Boyer Montégut C de (2004) Mixed layer depth over the global ocean: An examination of profile data and a profile-based climatology. Journal of Geophysical Research 109

Braun CD, Skomal GB, Thorrold SR (2018) Integrating Archival Tag Data and a High-Resolution Oceanographic Model to Estimate Basking Shark (Cetorhinus maximus) Movements in the Western Atlantic. Frontiers in Marine Science 5

Brierley AN, Thomas DN (2002) Ecology of Southern Ocean pack ice. Advances in Marine Biology 43:171–276

Chapman EW, Ribic CA, Fraser WR (2004) The distribution of seabirds and pinnipeds in Marguerite Bay and their relationship to physical features during austral winter 2001. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography 51:2261–2278

Comiso JC, Nishio F (2008) Trends in the sea ice cover using enhanced and compatible AMSR-E, SSM/I, and SMMR data. Journal of Geophysical Research 113

Constable AJ, Melbourne-Thomas J, Corney SP, Arrigo KR, Barbraud C, Barnes DKA, Bindoff NL, Boyd PW, Brandt A, Costa DP, Davidson AT, Ducklow HW, Emmerson L, Fukuchi M, Gutt J, Hindell MA,

Hofmann EE, Hosie GW, Iida T, Jacob S, Johnston NM, Kawaguchi S, Kokubun N, Koubbi P, Lea M-A, Makhado A, Massom RA, Meiners K, Meredith MP, Murphy EJ, Nicol S, Reid K, Richerson K, Riddle MJ, Rintoul SR, Smith WO, Southwell C, Stark JS, Sumner M, Swadling KM, Takahashi KT, Trathan PN, Welsford DC, Weimerskirch H, Westwood KJ, Wienecke BC, Wolf-Gladrow D, Wright SW, Xavier JC, Ziegler P (2014) Climate change and Southern Ocean ecosystems I: how changes in physical habitats directly affect marine biota. Global Change Biology 20:3004–3025

David C, Schaafsma FL, Franeker JA van, Lange B, Brandt A, Flores H (2016) Community structure of under-ice fauna in relation to winter sea-ice habitat properties from the Weddell Sea. Polar Biology

Donnelly J, Sutton TT, Torres JJ (2006) Distribution and abundance of micronekton and macrozooplankton in the NW Weddell Sea: relation to a spring ice-edge bloom. Polar Biology 29:280–293

Ducklow HW, Baker K, Martinson DG, Quetin LB, Ross RM, Smith RC, Stammerjohn SE, Vernet M, Fraser W (2007) Marine pelagic ecosystems: the West Antarctic Peninsula. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 362:67–94

Eicken H (1992) The role of sea ice in structuring Antarctic ecosystems. Polar Biology 12:3–13

Flores H, Franeker J-A van, Cisewski B, Leach H, Van de Putte AP, Meesters E (H. WG., Bathmann U, Wolff WJ (2011) Macrofauna under sea ice and in the open surface layer of the Lazarev Sea, Southern Ocean. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography 58:1948–1961

Flores H, Franeker JA van, Siegel V, Haraldsson M, Strass V, Meesters EH, Bathmann U, Wolff WJ (2012) The association of Antarctic krill Euphausia superba with the under-ice habitat (S Thrush, Ed.). PLoS ONE 7:e31775

Francis et al. - 2015 - Life in the open ocean seasonal migration and die.pdf

Francis MP, Holdsworth JC, Block BA (2015) Life in the open ocean: seasonal migration and diel diving behaviour of Southern Hemisphere porbeagle sharks (Lamna nasus). Marine Biology 162:2305–2323

Franks P (1992) Sink or swim, accumulation of biomass at fronts. Marine Ecology Progress Series 82:1–12

Freitas C, Lydersen C, Fedak MA, Kovacs KM (2008) A simple new algorithm to filter marine mammal Argos locations. Marine Mammal Science 24:315–325

Grün B, Leisch F (2007) Fitting finite mixtures of generalized linear regressions in R. Computational Statistics & Data Analysis 51:5247–5252

Grün B, Leisch F (2008) FlexMix Version 2: Finite Mixtures with Concomitant Variables and Varying and Constant Parameters. Journal of Statistical Software; Vol 1, Issue 4 (2008)

Hays GC, Ferreira LC, Sequeira AMM, Meekan MG, Duarte CM, Bailey H, Bailleul F, Bowen WD, Caley MJ, Costa DP, Eguíluz VM, Fossette S, Friedlaender AS, Gales N, Gleiss AC, Gunn J, Harcourt R, Hazen EL, Heithaus MR, Heupel M, Holland K, Horning M, Jonsen I, Kooyman GL, Lowe CG, Madsen PT, Marsh H, Phillips RA, Righton D, Ropert-Coudert Y, Sato K, Shaffer SA, Simpfendorfer CA, Sims

DW, Skomal G, Takahashi A, Trathan PN, Wikelski M, Womble JN, Thums M (2016) Key Questions in Marine Megafauna Movement Ecology. Trends in Ecology & Evolution 31:463–475

Hobbs WR, Massom R, Stammerjohn S, Reid P, Williams G, Meier W (2016) A review of recent changes in Southern Ocean sea ice, their drivers and forcings. Global and Planetary Change 143:228–250

Horning M, Mellish J (2009) Spatially explicit detection of predation on individual pinnipeds from implanted post-mortem satellite data transmitters. Endangered Species Research 10:135–143

Hunt BPV, Pakhomov EA, Siegel V, Strass V, Cisewski B, Bathmann U (2011) The seasonal cycle of the Lazarev Sea macrozooplankton community and a potential shift to top-down trophic control in winter. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography 58:1662–1676

Jacobs SS (1991) On the nature and significance of the Antarctic Slope Front. Marine Chemistry 35:9–24

Jenouvrier S, Barbraud C, Weimerskirch H (2005) long-term contrasted responses to climate of two Antarctic seabird species. Ecology 86:2889–2903

Jenouvrier S, Barbraud C, Weimerskirch H, Caswell H (2009) Limitation of population recovery: a stochastic approach to the case of the emperor penguin. Oikos 118:1292–1298

Jenouvrier S, Weimerskirch H, Barbraud C, Park Y-H, Cazelles B (2005) Evidence of a shift in the cyclicity of Antarctic seabird dynamics linked to climate. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 272:887–895

Kaufmann RS, Smith Jr KL, Baldwin RJ, Glatts RC, Robison BH, Reisenbichler KR (1995) Effects of seasonal pack ice on the distribution of macrozooplankton and micronekton in the northwestern Weddell Sea. Marine Biology 124:387–397

Kirkwood R, Robertson G (1997a) Seasonal change in the foraging ecology of emperor penguins on the Mawson Coast, Antarctica. Marine Ecology Progress Series 156:205–223

Kirkwood R, Robertson G (1997b) The foraging ecology of female emperor penguins in winter. Ecological Monographs 67:155–176

Kooyman GL, Kooyman TG, Horning M, Kooyman CA (1996) Penguin dispersal after fledging. Nature 383:397

Kooyman GL, Ponganis PJ (2007) The initial journey of juvenile emperor penguins. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems 17:S37–S43

Kooyman G, Siniff D, Stirling I, Bengtson J (2004) Moult habitat, pre- and post-moult diet and post-moult travel of Ross Sea emperor penguins. Marine Ecology Progress Series 267:281–290

Labrousse S, Sallée J-B, Fraser AD, Massom RA, Reid P, Sumner M, Guinet C, Harcourt R, McMahon C, Bailleul F, Hindell MA, Charrassin J-B (2017) Under the sea ice: Exploring the relationship between sea ice and the foraging behaviour of southern elephant seals in East Antarctica. Progress in Oceanography 156:17–40

Labrousse S, Vacquié-Garcia J, Heerah K, Guinet C, Sallée J-B, Authier M, Picard B, Roquet F, Bailleul F, Hindell M, Charrassin J-B (2015) Winter use of sea ice and ocean water mass habitat by southern elephant seals: The length and breadth of the mystery. Progress in Oceanography 137:52–68

Labrousse S, Williams G, Tamura T, Bestley S, Sallée J-B, Fraser AD, Sumner M, Roquet F, Heerah K, Picard B, Guinet C, Harcourt R, McMahon C, Hindell MA, Charrassin J-B (2018) Coastal polynyas: Winter oases for subadult southern elephant seals in East Antarctica. Scientific Reports 8

Lancraft TM, Hopkins TL, Torres JJ, Donnelly J (1991) Oceanic micronektonic/macrozooplanktonic community structure and feeding in ice covered Antarctic waters during the winter (AMERIEZ 1988). Polar Biology 11:157–167

Lancraft TM, Torres JJ, Hopkins TL (1989) Micronekton and macrozooplankton in the open waters near Antarctic ice edge zones (AMERIEZ 1983 and 1986). Polar Biology 9:225–233

Leisch F (2004) FlexMix: A General Framework for Finite Mixture Models and Latent Class Regression in R. Journal of Statistical Software; Vol 1, Issue 8 (2004)

Liu J (2004) Interpretation of recent Antarctic sea ice variability. Geophysical Research Letters 31

Marschall H-P (1988) The overwintering strategy of Antarctic krill under the pack-ice of the Weddell Sea. Polar Biology 9:129–135

Marshall J, Speer K (2012) Closure of the meridional overturning circulation through Southern Ocean upwelling. Nature Geoscience 5:171–180

Martinson DG (1990) Evolution of the Southern Ocean winter mixed layer and sea ice: Open ocean deepwater formation and ventilation. Journal of Geophysical Research: Oceans 95:11641–11654

Massom RA, Stammerjohn SE (2010) Antarctic sea ice change and variability – Physical and ecological implications. Polar Science 4:149–186

Moline MA, Karnovsky NJ, Brown Z, Divoky GJ, Frazer TK, Jacoby CA, Torres JJ, Fraser WR (2008) High latitude changes in ice dynamics and their impact on polar marine ecosystems. Annals of the New York Academy of Sciences 1134:267–319

Moteki M, Fujii K, Amakasu K, Shimada K, Tanimura A, Odate T (2017) Distributions of larval and juvenile/adult stages of the Antarctic myctophid fish, Electrona antarctica , off Wilkes Land in East Antarctica. Polar Science 12:99–108

Moteki M, Koubbi P, Pruvost P, Tavernier E, Hulley P-A (2011) Spatial distribution of pelagic fish off Adélie and George V Land, East Antarctica in the austral summer 2008. Polar Science 5:211–224

Nicol S, Pauly T, Bindoff N., Strutton P. (2000) "BROKE" a biological/oceanographic survey off the coast of East Antarctica (80–150°E) carried out in January–March 1996. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography 47:2281–2297

Nicol S, Pauly T, Bindoff NL, Wright S (2000) Ocean circulation off east Antarctica affects ecosystem structure and sea-ice extent. Science 260:1617–1623

Nicol S, Worby AP, Strutton PG, Trull TW (2005) Oceanographic influences on Antarctic ecosystems : Observations and insights from East Antarctica (0° to 150°E). In: Robinson AR, Brink KH (eds) The Sea ; Ideas and Observations on Progress in the Study of the Seas. Harvard University Press, Cambridge

Orsi AH, Johnson GC, Bullister JL (1999) Circulation, mixing, and production of Antarctic Bottom Water. Progress in Oceanography 43:55–109

Parkinson CL, Cavalieri DJ (2012) Antarctic sea ice variability and trends, 1979-2010. The Cryosphere 6:871–880

Pelletier L, Kato A, Chiaradia A, Ropert-Coudert Y (2012) Can Thermoclines Be a Cue to Prey Distribution for Marine Top Predators? A Case Study with Little Penguins (H Browman, Ed.). PLoS ONE 7:e31768

Raymond B, Lea M-A, Patterson T, Andrews-Goff V, Sharples R, Charrassin J-B, Cottin M, Emmerson L, Gales N, Gales R, Goldsworthy SD, Harcourt R, Kato A, Kirkwood R, Lawton K, Ropert-Coudert Y, Southwell C, Hoff J van den, Wienecke B, Woehler EJ, Wotherspoon S, Hindell MA (2015) Important marine habitat off east Antarctica revealed by two decades of multi-species predator tracking. Ecography 38:121–129

Reid K, Croxall JP (2001) Environmental response of upper trophic-level predators reveals a system change in an Antarctic marine ecosystem. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 268:377–384

Russell R, Harrison N, Hunt G (1999) Foraging at a front:hydrography, zooplankton, and avian planktivory in the northern Bering Sea. Marine Ecology Progress Series 182:77–93

Southwell C, Emmerson L, McKinlay J, Newbery K, Takahashi A, Kato A, Barbraud C, DeLord K, Weimerskirch H (2015) Spatially extensive standardized surveys reveal widespread, multi-decadal increase in East Antarctic Adélie penguin populations (S Descamps, Ed.). PLOS ONE 10:e0139877

Stammerjohn S, Massom R, Rind D, Martinson D (2012) Regions of rapid sea ice change: An inter-hemispheric seasonal comparison. Geophysical Research Letters 39

Stammerjohn SE, Smith RC (1997) Opposing Southern Ocean climate patterns as revealed by trends in regional sea ice coverage. Climatic Change 37:617–639

Thiebot J-B, Lescroël A, Barbraud C, Bost C-A (2013) Three-dimensional use of marine habitats by juvenile emperor penguins Aptenodytes forsteri during post-natal dispersal. Antarctic Science 25:536–544

Thomas, D. N. and Dieckmann, G. S. (2009). *Sea Ice*. Wiley- Blackwell, Oxford, 2., [rev.] edition.

Tynan, C., Ainley, D., and Stirling, I. (2010). *Sea ice: a critical habitat for polar marine mammals and birds.*

Van de Putte AP, Jackson GD, Pakhomov E, Flores H, Volckaert FAM (2010) Distribution of squid and fish in the pelagic zone of the Cosmonaut Sea and Prydz Bay region during the BROKE-West campaign. Deep

Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography 57:956–967

Van Franeker JA, Bathmann UV, Mathot S (1997) Carbon fluxes to antarctic top predators. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography 44:435–455

Weimerskirch H (2007) Are seabirds foraging for unpredictable resources? Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography 54:211–223

Wienecke B, Kirkwood R, Robertson G (2004) Pre-moult foraging trips and moult locations of Emperor penguins at the Mawson Coast. Polar Biology 27:83–91

Wienecke B, Raymond B, Robertson G (2010) Maiden journey of fledgling emperor penguins from the Mawson Coast, East Antarctica. Marine Ecology Progress Series 410:269–282

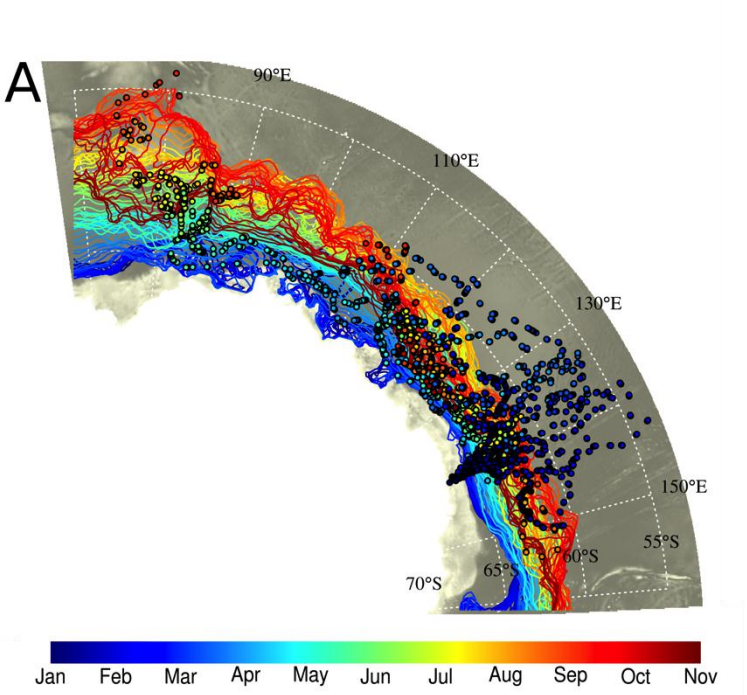
Wienecke B, Robertson G (1997) Foraging space of emperor penguins Aptenodytes forsteri in Antarctic shelf waters in winter. Marine Ecology Progress Series 159:249–263

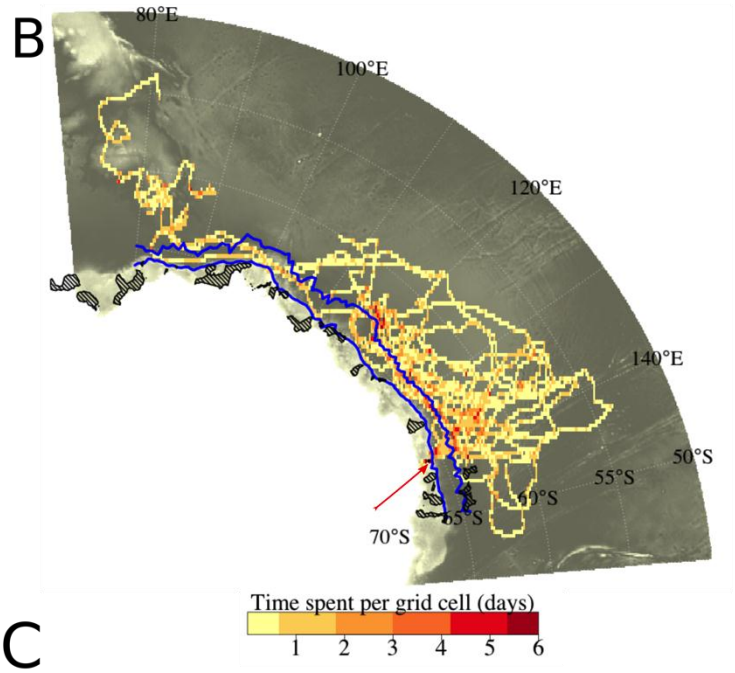
Zimmer I, Wilson R, Beaulieu M, Ancel A, Plötz J (2008) Seeing the light: depth and time restrictions in the foraging capacity of emperor penguins at Pointe Géologie, Antarctica. Aquatic Biology 3:217–226

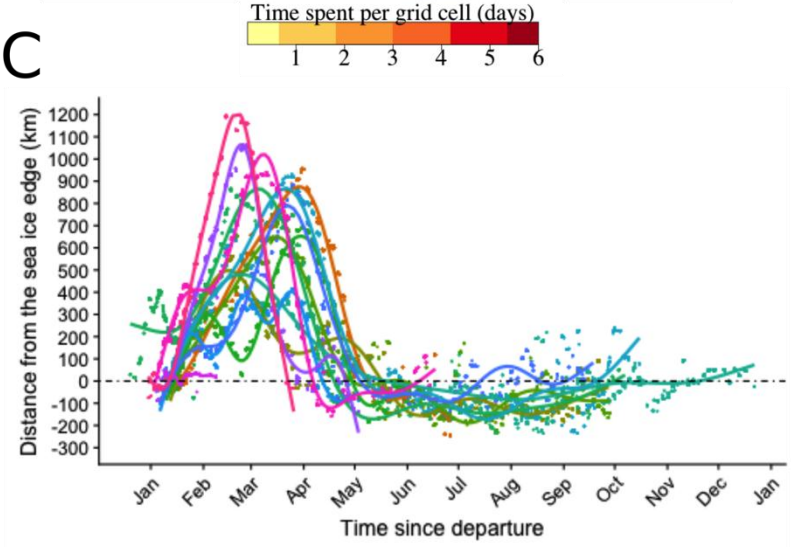
Zimmer I, Wilson RP, Gilbert C, Beaulieu M, Ancel A, Plötz J (2007) Foraging movements of emperor penguins at Pointe Géologie, Antarctica. Polar Biology 31:229–243

Zwally HJ (2002) Variability of Antarctic sea ice 1979–1998. Journal of Geophysical Research 107

Figure 1. At-sea distribution of the 15 juvenile emperor penguins equipped with SPLASH tags in 2013-2014. Panel (**a**) represents the tracks of the 15 juvenile emperor penguins linked with the seasonality of the sea ice in the East Antarctic region. The colour scale represents the time and the same colour is used for sea ice extent and tracks of animals; the sea ice extent of a given day and associated penguin positions are colored in the same way. For visual purposes, only one every 3 days sea ice extent were represented. Sea ice extent was obtained from SSM/IS daily sea ice concentration (resolution 25 km). Panel (**b**) represents a map of average time spent (days) across all individual penguins per grid cell (148.2 km × 296 km) (expressed in days). The two blue lines delineate the continental slope area. The black-hatched polygons represent the polynya areas computed using annual sea ice production from March to October 2014 as developed in Labrousse et al. (2018). The red arrow shows the small polynya close to the colony used by the penguins. Panel (**c**) represents a time-series of the distance from the sea ice edge for each of the 15 individuals. Color scale corresponds to each individual. Smoothing lines were fitted for each individual observation. The bathymetry contours represented in panel (**a**) are from ETOPO1, a 1 arc-minute global relief model of Earth's surface that integrates land topography and ocean bathymetry; http://www.ngdc.noaa.gov/mgg/global/global.html


A
90°E
110°E
130°E
150°E
55°S
60°S
65°S
70°S
Jan
Feb
Mar
Apr
May
Jun
Jul
Aug
Sep
Oct
Nov


B
80°E
100°E
120°E
140°E
50°S
55°S
60°S
65°S
70°S
Time spent per grid cell (days)
1
2
3
4
5
6


C
Distance from the sea ice edge (km)
1200
1100
1000
900
800
700
600
500
400
300
200
100
0
-100
-200
-300
Jan
Feb
Mar
Apr
May
Jun
Jul
Aug
Sep
Oct
Nov
Dec
Jan
Time since departure

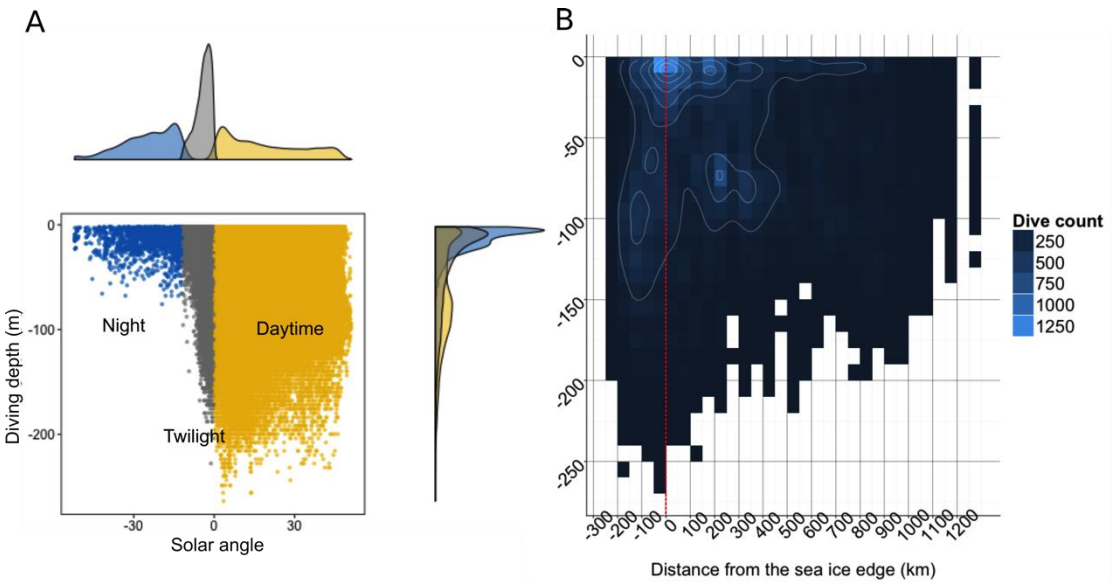


Figure 2. Diving depth distribution across time of the day and distance from the sea ice edge for the 15 juvenile emperor penguins. Panel (a) represents the diving depth (m) in function of the solar angle (°). Day dives are coloured in yellow, twilight dives in grey, and night dives in blue. The density distribution of the solar angle and the diving depths for each group is represented on the top and right corner of the panel (a) respectively. Panel (b) represents diving depth (m) relative to the bird's distance from the sea ice edge (km) using a 2D kernel density estimation with a bandwidth of 50 m for the diving depth and 10 km for the distance from the sea ice edge (kde2D function from package MASS, from R Development Core Team). One contour is drawn every 250 dives. The red line represents the sea ice edge.

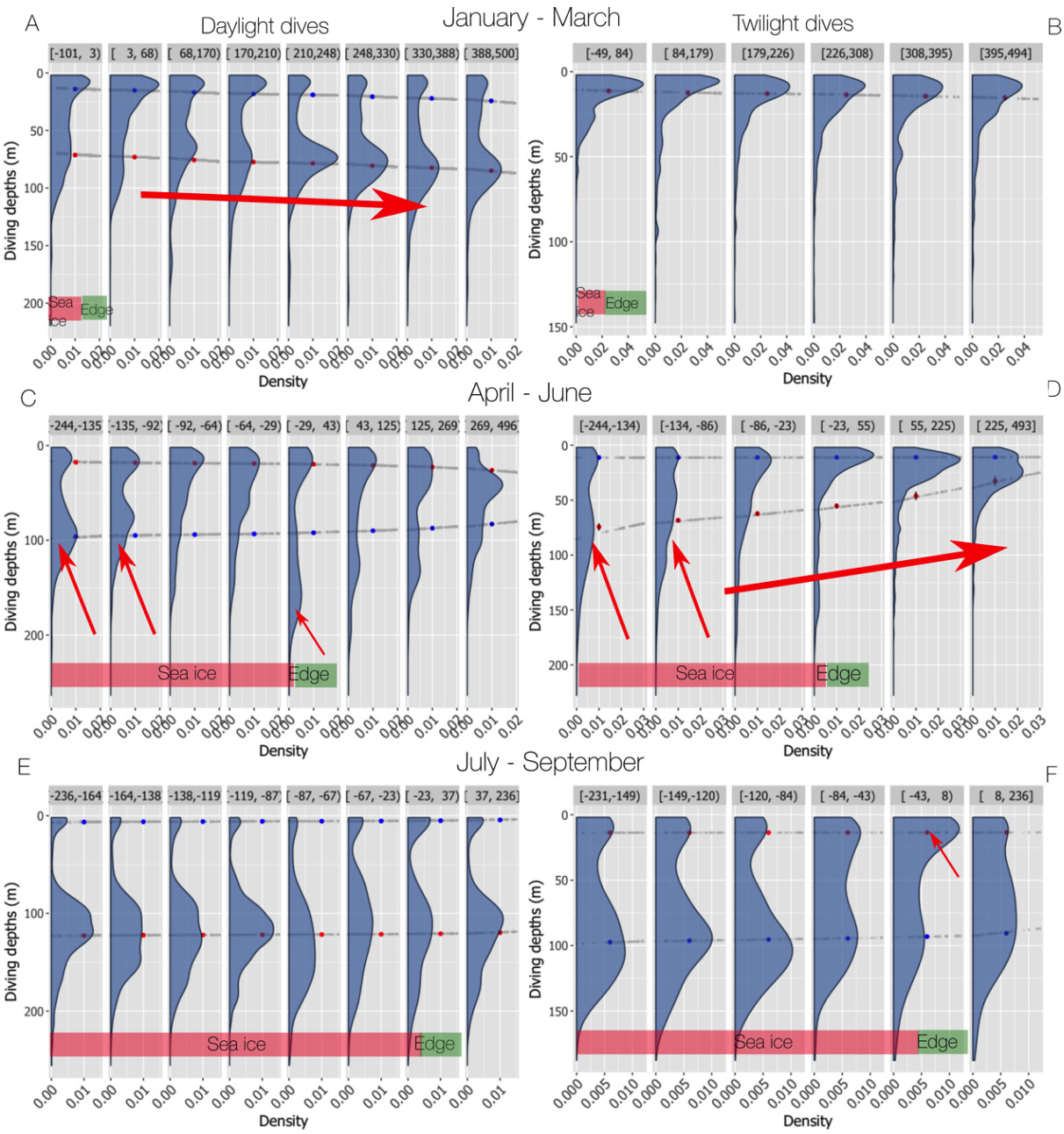


Figure 3. Density plots of the diving depth of juvenile emperor penguins relative to their distance from the sea ice edge for daytime and twilight respectively across summer (**a, b**), autumn (**c, d**) and winter (**e, f**). For illustration purposes, the distance from the sea ice edge was binned in 8 classes for daylight and 6 classes for twilight of equal number of observation. Fitted values from the mixture model *a* are represented by grey dots and the mean fitted value per bin of distance from the sea ice edge is represented in red or blue for each component. Red arrows correspond to comments in the main text of the Results section.

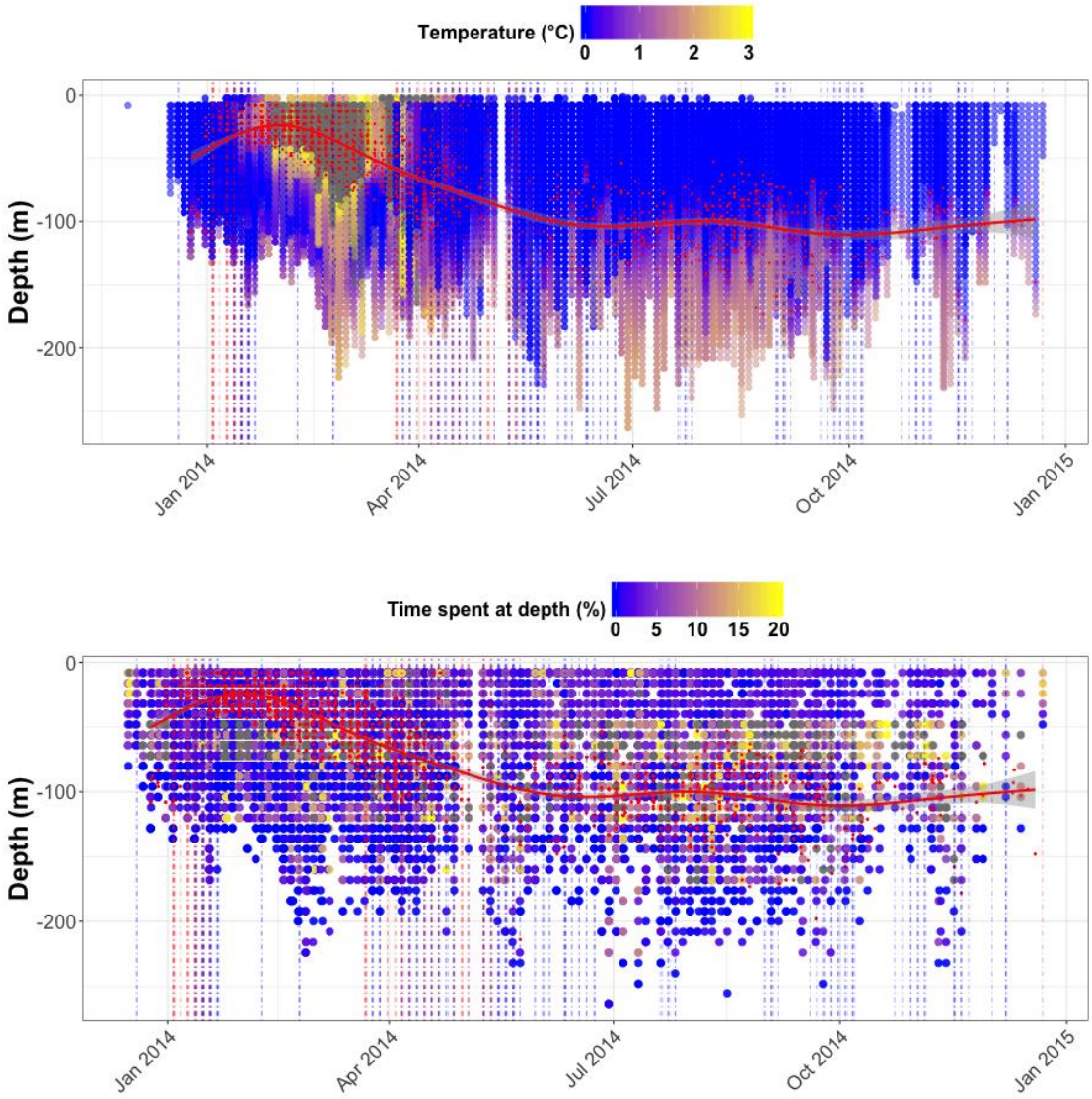


Figure 4. Times series of depth-temperature profiles and depth-time indexes for the 15 juvenile emperor penguins. Panel (a) represents the minimum temperature profiles (n=3538) collected by the birds along their trip at-sea and recorded as PDT. Panel (b) represents the time-spent at-depth along each PDT profile. For illustration purposes only, we linked the 4 hours summary PDT profiles with the 4 hours summary time-at-depth histograms. For each PDT profile, we looked at the corresponding time-at-depth histogram based on the date time and depth; we then attributed the time-spent at-depth to each depth of the PDT profile. Red dots represent the mixed layer depth for each profile. The red curve corresponds to a smooth fitted line of the mixed layer depths (method generalised additive model). The dashed vertical red and blue lines correspond of profiles located on the upper and lower slope region respectively.

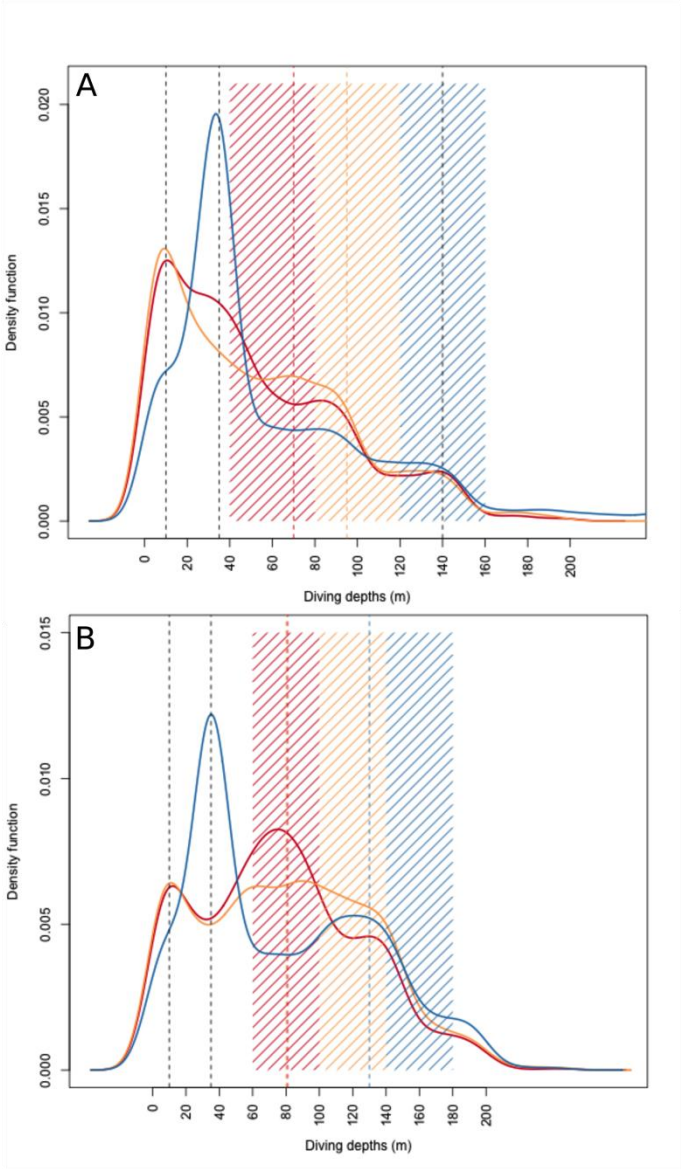


Figure 5. Kernel density estimation of the time spent at-depth for the fall and the winter seasons across different mixed layer depths for the 12 juvenile emperor penguins. Panel (a-b) represent the fall and winter seasons respectively with 3 mixed layer depths corresponding of 60 (red), 100 (orange) and 140 m (blue) for the fall season and 80 (red), 120 (orange) and 160 m (blue) for the winter season. Dashed lines correspond to points raised in the text. Each color correspond of the kernel density estimate for a given mixed layer depth group.

Abstract

The juvenile phase is critically important for the future of animal populations. However this phase of the life cycle is still poorly understood in ecology. In long-lived species, the juvenile phase is long and first reproduction is late; it is during the juvenile phase that mortality rate is the highest. Three hypotheses have been formulated to point out the selective pressures driving the early life patterns of juvenile's long-lived organisms. First, according to the "dispersion" hypothesis, juveniles are forced to leave their natal area and use less profitable habitats compared to those used by adults. Second, the "constraint" hypothesis predicts that juveniles have lower foraging capacities than adults. Third, the "selection" hypothesis predicts that juveniles with poorer phenotype (ex: poor body condition) at departure from their natal site are more likely to die after independence. These three non-exclusive hypotheses are used to explain changes in survival rate with age in juveniles of long-lived species.

Understanding and describing the ontogeny of foraging behaviour in juveniles in thus crucial to explain the higher mortality rate observed in juveniles. The ontogeny of behaviour is complex and results from interactions between genes, organisms and environments. This is particularly true for the ontogeny of foraging behaviour. Understand and describe the ontogeny of the foraging behaviour therefore requires tailored study models and advanced methods. Some marine predators need to return to land frequently to breed, and are generally faithful to their breeding site. Moreover, juvenile marine predators such seabirds and pinnipeds often show a long learning phase and thus seem to be ideal for studying the ontogeny of foraging behaviour. However, because of their long-distance dispersion after their independence and their high mortality rate, juveniles are difficult to monitor. Thanks to new bio-technologies, in this thesis we managed to monitor the ontogeny of foraging behaviour in 52 juveniles from 3 deep-diving marine predator species (king penguin, emperor penguin and southern elephant seal) in the French Southern territories over the first year after their independence.

The juveniles of these 3 species showed a very large dispersal range over huge distances in the Southern Ocean. Their dispersal was characterized at departure by partially innate behaviour in their orientation preferences. Juveniles showed a strong dependency to the local currents orientation and frontal zones. More, they showed a spatial segregation with adults. Juveniles were quickly able to dive very deep (>100 m after a few days). Their diving and foraging skills increased progressively with time, mainly during the austral autumn. However, juveniles never completely reached the efficiency of adults, even after one year at sea. Some juveniles did not manage to increase their foraging skills while their environment became less productive; these juveniles died after only 4 months at sea, probably because of starvation.

This thesis presents new information about the ontogeny of dispersion and the foraging behaviour in marine deep-diving predators. The first year at sea appears thus to be critical for the 3 studied species, as substantial mortality occurred in each case. Common and contrasting evolutionary factors between the 3 species that may explain juvenile dispersion, foraging behaviour and mortality rate are discussed with respect to their dependence to the marine environment, at a short and long-term scale.

Keywords : penguins, elephant seals, juveniles, first year at sea, learning, diving beahviour, orientation navigation, exploration, migration, mortality.

Résumé

Les animaux d'espèces dites longévives ont une phase d'immaturité longue et un âge de première reproduction tardif. Or c'est durant cette période que les jeunes individus émancipés (les « juvéniles ») présentent les taux de mortalité les plus importants pour ces espèces. Malgré son importance pour la connaissance et la conservation d'espèces longévives, la période juvénile demeure encore très peu connue en écologie comportementale et démographie. Selon l'hypothèse de la "dispersion", les juvéniles doivent quitter leur habitat de naissance évitant ainsi la compétition et participant au brassage génétique des populations. Les juvéniles peuvent alors se retrouver dans des habitats parfois moins favorables que les adultes. L'hypothèse de la "contrainte" complète la précédente, en prédisant que les juvéniles ont des capacités moindres d'acquisition de la nourriture que les adultes. La dernière hypothèse dite de "sélection", prédit que ce sont les juvéniles ayant des phénotypes les moins bons au départ qui subissent le plus la mortalité. Ces 3 hypothèses, non exclusives, ont été avancées pour expliquer l'évolution de la survie, selon l'âge des juvéniles de populations animales longévives.

Comprendre et décrire l'ontogenèse (développement des comportements) de l'acquisition de nourriture chez les juvéniles devient alors primordial. L'ontogenèse des comportements est un phénomène complexe faisant intervenir, en interaction constante, les gènes, les organismes et l'environnement. Le comportement de nourrissage n'échappe pas à ces interactions comprendre sa mise en place nécessite donc des modèles d'études pertinents et des méthodologies adaptés. De nombreuses espèces de prédateurs marins sont des espèces longévives, et du fait de leur nécessité à revenir à terre pour se reproduire et leur fidélité élevée à leur site de naissance, elles constituent de bons modèles d'études. De plus les juvéniles de prédateurs marins présentent généralement de longues phases d'apprentissage, et des changements dans leurs capacités à acquérir de la nourriture au cours du temps. Cependant les juvéniles de prédateurs marins restent difficiles à étudier du fait de leur dispersion sur de très longues périodes après leur indépendance. L'objectif de cette thèse a été d'étudier le comportement de dispersion et de nourrissage de 52 juvéniles de trois espèces de prédateurs marins plongeurs des Terres Australes et Antarctiques Françaises (les manchots royaux, les manchots empereurs et les éléphants de mer) pendant quasiment 1 an après leur indépendance. L'approche a été basée sur l'utilisation de balises retransmettant en direct la localisation et des données de plongées et d'accélération.

Les juvéniles de ces trois espèces présentèrent des dispersions sur de très grandes distances dans l'océan austral, avec au départ des composantes d'orientation semblant en partie innées. Le rôle des courants océaniques et des zones frontales est apparu important. Les juvéniles montrèrent aussi une ségrégation spatiale prononcée avec les adultes. Les juvéniles présentèrent d'impressionnantes capacités de plongées (>100m de profondeur) seulement quelques jours après leur départ. Cependant, si leurs capacités de plongées et d'acquisition de nourriture augmentèrent progressivement avec le temps, principalement durant l'automne austral, elles n'atteignirent jamais totalement les capacités des adultes. Certains juvéniles ne parvinrent pas à augmenter ces capacités alors que leur environnement devint moins favorable et apparemment décédèrent en mer vraisemblablement par inanition, seulement après 4 mois en mer.

Cette thèse apporte des éléments de compréhension nouveaux sur l'ontogenèse de la dispersion et de la recherche alimentaire des prédateurs marins plongeurs. La première année en mer apparait alors comme une phase critique puisque une mortalité apparente fut observée pour chaque espèce. Les causes évolutives pouvant expliquer l'évolution de la dispersion, des capacités nourrissage et de la mortalité chez les juvéniles sont discutées en relation avec les changements à court et à long terme de leur environnement.

Mots clefs : manchots, éléphants de mers, juveniles, première année en mer, apprentissage, comportement de plongées, navigation, orientation, exploration, migration, mortalité.