



HAL
open science

Caractérisation et modélisation de l'habitat physique et biologique vertical des mammifères marins grands plongeurs

Martin Tournier

► **To cite this version:**

Martin Tournier. Caractérisation et modélisation de l'habitat physique et biologique vertical des mammifères marins grands plongeurs. Biologie animale. Université de La Rochelle, 2022. Français. NNT: 2022LAROS018 . tel-03962421

HAL Id: tel-03962421

<https://theses.hal.science/tel-03962421v1>

Submitted on 30 Jan 2023

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.



LA ROCHELLE UNIVERSITE

ÉCOLE DOCTORALE

-
618

Laboratoire Centre d'Études biologiques de Chizé

THÈSE

présentée par :

Martin TOURNIER

soutenue le 30 mars 2022

pour l'obtention du grade de Docteur de La Rochelle Université

Discipline : Biologie de l'Environnement, des Populations, Écologie

**Caractérisation et modélisation de l'habitat physique et biologique vertical
des mammifères marins grands plongeurs**

JURY :

Jean-Benoît CHARASSIN	Professeur MNHN, Sorbonne Université, Président du jury
Frédéric MÉNARD	Directeur de recherche IRD, Aix-Marseille Université, Rapporteur
Claire SARAUX	Chargée de recherche, Université de Strasbourg, Rapporteur
Clara PÉRON	Maître de Conférences, Muséum d'Histoire Naturelle, Examineur
Cédric COTTÉ	Maître de Conférences, Muséum d'Histoire Naturelle, Examineur
Vincent RIDOUX	Professeur, La Rochelle Université, Examineur
Odile GÉRARD	Docteur, DGA Toulon Techniques Navales, Invitée
Christophe GUINET	Directeur de recherche CNRS, La Rochelle Université, Directeur de thèse
Mark JOHNSON	Associate Professor, Aarhus University, Co-directeur de thèse

Caractérisation et modélisation de l'habitat physique et biologique vertical des mammifères marins grands plongeurs



Martin TOURNIER

Doctorat de l'Université de La Rochelle

2022



RÉGION
**Nouvelle-
Aquitaine**



Quelle difficile étape que celle des remerciements

J'ai encore le souvenir, lors de mes premiers pas à l'université, de prendre un certain plaisir à lire cette section, certes quelque peu anecdotique sur un manuscrit de thèse, mais parfois tellement inspirante. Parfois marquées par des envolées lyriques (je ne nierais pas l'évidence ici), paraphées de citations percutantes, synthétiques, un temps romanesques, ou alors entièrement militantes, soulignant le caractère parfois ironique de la recherche en écologie dans un monde où notre environnement se dégrade plus rapidement que nos connaissances avancent. Leur lecture suscite tantôt un sentiment d'intrusion dans l'intimité de la vie du doctorant, et occasionnellement de bonnes tranches de rigolades.

Et voilà que mon tour arrive pour les rédiger, et que je suis complètement pris au dépourvu. Au risque de décevoir, ces remerciements n'auront rien d'original. Ce n'était pas l'envie qui manquait, mais c'est au terme de ces trois années de thèse, que l'on comprend toute la sincérité qui imprègne ces remerciements. C'est en passant à travers le processus que l'on prend réellement conscience que la thèse est loin d'être une aventure solitaire, mais est façonnée par les rencontres, les échanges et les discussions parfois les plus informelles. C'est ainsi que je tiens à remercier toutes les personnes m'ayant accompagné de près ou de loin tout au long ces trois années.

En premier lieu je remercie Christophe Guinet, mon directeur de thèse, de m'avoir fait confiance et de m'avoir donné l'opportunité, après l'échange de quelques mots, de mener à bien cette thèse. Merci de m'avoir transporté dans l'univers captivant des éléphants de mer, à travers le partage de tes connaissances sans limites sur ces explorateurs de grands fonds. Malgré un emploi du temps de ministre, nous avons pu trouver le temps d'avoir des échanges qui m'ont motivé à creuser toujours un peu plus loin les problématiques, même si je n'ai jamais pu me débarrasser d'une certaine déférence devant la forte capacité de synthèse te permettant de connecter les résultats avec tant d'aisance. Merci pour ton encadrement bienveillant et compréhensif, qui m'a permis d'avancer sereinement. Et enfin, je te remercie pour m'avoir offert l'opportunité d'aller côtoyer ces grands phoques placides à Kerguelen, quelle magnifique expérience !

I would also like to express my grateful thanks to Mark Johnson for having been a co-supervisor of my thesis. I thank you for your patience with my ignorance of acoustics, and the hours spent correcting my paper on sonar tags. Thank you for answering all my questions about acoustics, at any time of the day or night, and for teaching me the rigor necessary to write a paper.

Je tiens à remercier la Région et la Direction Générale de l'armement pour avoir financé cette thèse. Merci Odile Gérard d'avoir suivi de près l'évolution de la thèse.

Je remercie l'ensemble des membres de mon jury d'avoir répondu favorablement à mes sollicitations pour évaluer ce travail de thèse, et un merci particulier à ceux qui ont accepté à la dernière minute, me permettant de soutenir cette thèse dans les règles.

Un franc merci à David Nerini, pour ton aide, pour avoir répondu présent quand j'étais au milieu de ces analyses fonctionnelles, et surtout un gros merci pour tes expressions colorées qui savent détendre l'atmosphère ! J'en profite pour remercier Nadège pour sa précieuse aide, et pour nos nombreux échanges qui ont permis de faire avancer cette thèse.

Je remercie Charly Bost, directeur des Prédateurs Marins pour son accueil au sein de l'équipe.

Merci à toute l'équipe de la mission Ker 70, tant de souvenirs incroyables qui resteront gravés à long terme dans ma mémoire. Quelle drôle de sensation d'avoir été isolé sur cet archipel du bout du monde, et d'avoir assisté, avec un regard détaché et incrédule à l'expansion de la pandémie à travers le monde, et de se sentir tellement privilégiés de continuer à vivre pleinement notre vie insulaire. Un merci particulier à toute la popéleph', Alex l'aventurier polaire infatigable, Adélie pour ton humour percutant, à Marion pour sa bonne humeur si stimulante, et à Charles car tu resteras définitivement un popéleph' dans l'âme ! Merci aux Ecobio, Manon et Kevin de m'avoir permis de faire des boucles de la Péninsule Courbet en votre merveilleuse compagnie.

A huge thank you to Clive, who made the cabin experience incredible, for the hours spent listening to your incredible field stories, for the sincere brotherhood you made me feel. Thanks to your advice, I have since eaten a spoon of concrete. Phoque Yeah!

Je remercie l'ensemble des services du CEBC, à Arnaud et Morgane qui savent nous régaler, et même quand on est végétarien, le service administratif avec une mention spéciale pour Marlène qui m'a bien sauvé deux/trois fois de quelques complications administratives !

Un énorme à Pauline de m'avoir accueillie en Ecosse par un mémorable road-trip camping, et une première nuit en tente avec 3°C dehors. Pourtant septembre c'est la meilleure saison pour l'Ecosse, paraît-il ! Et surtout de m'avoir familiarisé avec son *sonar tag* !

Merci à toi Baptiste de rendre les données que nous utilisons tous les jours faciles d'accès, et pour ton implication sans faille dans la vie du labo !

Je ne pourrais pas citer tous ceux que je remercie d'avoir rendu la vie au CEBC si agréable, merci à tous, les doctorants des 3 équipes, les post-doctorants, les contractuels... Merci à tous

Olbreusiennes et Olbreusiens, que de bons souvenirs avec vous. Merci à Julien et Alexandre de m'avoir fait sentir chez moi dès les premiers jours. Et une mention toute spéciale pour Julie et Bertille, on aura bien mangé et on se sera bien marré, la colloque idéale quoi !

Sans toi je n'aurai pas rendu ce manuscrit, alors pour ton soutien inconditionnel, pour ta confiance, ta patience, malgré ces milliers de kilomètres qui nous séparent que trop souvent. Merci Amélie pour tout ce que tu fais pour moi.

Et bien sûr à mes parents de m'avoir baptisé dans la passion de la mer, d'avoir fait de moi un mammifère presque marin, inéluctablement tourné vers la grande bleue, pour m'avoir soutenu à chaque instant : merci.

« One way to open your eyes is to ask yourself, "What if I had never seen this before? What if I knew I would never see it again?" »

R. Carson

Productions scientifiques

Articles scientifiques

Publié (premier auteur)

Tournier, M., Goulet, P., Fonvieille, N., Nerini, D., Johnson, M., Guinet, C. (2021). A novel animal-borne miniature echosounder to observe the distribution and migration patterns of intermediate trophic levels in the Southern Ocean. *Journal of Marine Systems*, 223, 103608.

<https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2021.103608>

En préparation (premier auteur)

Tournier, M., Fonvieille, N., Nerini, D., Picard, B., Guinet, C. Modeling vertical habitat use of deep-diving specie using in situ data: a functional approach.

En préparation (Co-auteur)

Mestre, J., **Tournier, M.**, Heerah, K., Picard B., Harcourt, R., McMahon, C.R., Hindell, M.A., Charrassin, J.-B., Guinet C. Habitat use, foraging behaviour and body condition monitoring in Kerguelen southern elephant seals over a decade. En preparation

Conférences

Présentée

Tournier, M., Goulet, P., Fonvieille, N., Nerini, D., Johnson, M., Guinet, C. The sonar tag : an animal-borne miniature echosounder to observe the distribuion and migration patterns of mid trophic levels. **Featured oral presentation, 7th Bio-logging Symposium, Honolulu, Hawaii (distanciel)**, 18-22 octobre 2021

Tournier, M., Goulet, P., Fonvieille, N., Nerini, D., Johnson, M., Guinet, C. Un outil de biologging original pour l'observation du comportement des niveaux trophiques intermédiaires de l'océan Austral : le micro-sonar. **17^{èmes} Journées Scientifiques du CNFRA, Paris**, 26-27 mai 2021

Tournier, M., Goulet, P., Johnson, M., Guinet, C. Investigation of the biotic component of the water column using a miniature biomimetic sonar deployed on elephant seals. **6e édition des journées éléphants de mer, Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, France**, 8-9 septembre 2019.

Contributions

Chevassu, J., Jeanniard-du-Dot, T., Nerini, D., Castrec, C., **Tournier, M.**, Goulet, P., Fonvieille, N., Johnson, M., Guinet, C. Disentangling the relationships between oceanographic parameters, intermediate trophic level assemblage and foraging behavior of Southern elephant seals using micro-sonar data. **7th Bio-logging Symposium, Honolulu, Hawaii (distanciel)**, 18-22 octobre 2021

Goulet, P., **Tournier, M.**, Guinet, C., Campagna, C., Campagna, J., Madsen, P.T., Swift, R., Staniland, I., Tyack, P., Johnson, M. Novel sonar tags reveal predator-prey interactions in southern elephant seal. **2nd World Marine Mammal Conference, Barcelone, Espagne**, 9-13 décembre 2019.

Sommaire

CHAPITRE 1: Introduction générale	1
1.1 Les océans milieux dynamiques	2
1.1.1 <i>Étendues homogènes de structures hétérogènes</i>	2
1.1.2 <i>Les variables abiotiques définissent les écosystèmes océaniques</i>	4
1.1.3 <i>Les récentes contraintes climatiques et anthropiques : l'exemple de l'océan Austral.....</i>	6
1.2 L'océanographie à l'heure d'une information à croissance exponentielle	8
1.2.1 <i>Une diversité des approches d'échantillonnage</i>	8
1.2.2 <i>Les prédateurs marins supérieurs, bio-informateurs supérieurs.....</i>	9
1.2.3 <i>Une information toujours incomplète</i>	12
1.3 Comprendre et prédire l'utilisation de l'habitat : de la théorie aux modèles.....	14
1.3.1 <i>Distribution des espèces et niches écologiques.....</i>	14
1.3.2 <i>La modélisation d'habitat soumise à la question de l'échelle spatio-temporelle</i>	16
1.4 Objectifs et structure de la thèse.....	18
CHAPITRE 2: Matériel et méthode.....	21
2.1 L'éléphant de mer Austral : mammifère des extrêmes	22
2.1.1 <i>Démographie et distribution</i>	22
2.1.2 <i>Cycle biologique</i>	24
2.1.3 <i>Comportement alimentaire.....</i>	25
2.2 Les baleines à bec	26
2.2.1 <i>Démographie et distribution</i>	26
2.2.2 <i>Comportement alimentaire.....</i>	27
2.2.3 <i>Une menace profonde : la pollution acoustique</i>	28
2.3 L'acoustique active	30
2.3.1 <i>Intérêt de l'acoustique marine</i>	30
2.3.2 <i>Résumé des principes de l'acoustique.....</i>	31
2.3.3 <i>Application de l'acoustique à l'écologie marine</i>	32
2.4 Balises utilisées et leur déploiement sur les animaux.....	34
2.4.1 <i>Eléphant de mer Austral.....</i>	34
2.4.2 <i>Baleine à bec de Blainville</i>	36
2.5 L'analyse des données fonctionnelles.....	37
2.5.1 <i>Les données fonctionnelles</i>	37
2.5.2 <i>Reconstruction des profils</i>	38
2.5.3 <i>Analyses en Composantes Principales pour des données Fonctionnelles (ACPF).....</i>	39

CHAPITRE 3 : The distribution and migration of intermediate-trophic-levels	41
Abstract.....	42
3.1 Introduction	43
3.2 Material and methods	46
3.2.1 Study sites and logger deployments	46
3.2.2 Sonar data processing and analysis	48
3.2.3 Water body classification	50
3.2.4 Analysis of vertical distribution	52
3.3 Results	53
3.3.1 Sonar observations.....	53
3.3.2 Classification of water bodies and scatterer size differences	58
3.3.3 Analyses of vertical distribution	58
3.4 Discussion	63
3.4.1 Horizontal and vertical heterogeneity in the acoustic backscatter.....	63
3.4.2 Regional differences in sonar signal.....	65
3.4.3 Diel vertical migration.....	66
3.4.4 A possible marine snow event recorded off Kerguelen	66
3.4.5 Where is the Deep Scattering Layer?	67
3.5 Conclusion.....	68
Acknowledgements.....	68
Declaration of interest	69
CHAPITRE 4: Vertical habitat use of deep-diving species.....	70
Abstract.....	71
4.1 Introduction	71
4.2 Material and methods	75
4.2.1 Data collection and processing	75
4.2.2 Profiles interpolation.....	77
4.2.3 Functional ANOVA.....	78
4.2.4 Scalar regression model by functional principal components approach	79
4.2.5 Predictions and co-localization with sub-mesoscale structures.....	80
4.3 Results	80
4.3.1 Summary statistics and profiles comparison	80
4.3.2 Depth response model by fPCA	83
4.3.3 Dive depth prediction error and mean Finite-Size Lyapunov Exponents (FSLE)	85
4.4 Discussion	88

CHAPITRE 5 : Variabilité des plongées d'alimentation des baleines à bec de Blainville	92
Résumé.....	93
5.1 Introduction	94
5.2 Matériel et Méthode	96
5.2.1 <i>Zone d'étude et approche de terrain.....</i>	96
5.2.2 <i>Cycles de plongée et activité d'alimentation</i>	98
5.2.3 <i>Effet des paramètres environnementaux.....</i>	100
5.3 Résultats	101
5.3.1 <i>Variabilité temporelle</i>	102
5.3.2 <i>ACPF et régression.....</i>	103
5.4 Discussion	105
5.4.1 <i>Différences de comportements alimentaires</i>	106
5.4.2 <i>Mise en relation du comportement de plongée avec les données environnementales</i>	107
CHAPITRE 6: Discussion générale	110
6.1 Apports d'une meilleure caractérisation biotique de la colonne d'eau.....	112
6.1.1 <i>L'approche par acoustique active</i>	112
6.1.2 <i>Le micro-sonar : un nouveau point de vue sur la structuration biologique des habitats océaniques</i>	114
6.1.3 <i>Les perspectives du bio-logging pour améliorer la description des processus biologiques... ..</i>	117
6.2 Modélisation verticale de l'utilisation de l'habitat	119
6.2.1 <i>Modélisation par approche fonctionnelle</i>	119
6.2.2 <i>Hétérogénéité des comportements verticaux et de l'utilisation d'habitat</i>	121
6.2.3 <i>Les apports des approches fonctionnelles.....</i>	125
6.3 Vers des modèles d'habitat tridimensionnels ?	126
6.3.1 <i>Les défis de l'intégration de la dimension verticale</i>	126
6.3.2 <i>Limites et futures directions</i>	130
6.4 Conclusion.....	133
Bibliographie.....	135
Annexes	164

Liste des figures et tables

CHAPITRE 1

FIGURE 1.1 : DIAGRAMME DE STOMMEL : ECHELLES SPATIO-TEMPORELLES DES PROCESSUS OCEANOGRAPHIQUES.....	3
FIGURE 1.2 : RESEAU TROPHIQUE ANTARCTIQUE PRESENTANT LES INTERACTIONS ENTRE 50 GROUPES TAXONOMIQUES.....	6
FIGURE 1.3 : NOMBRE D'ARTICLES ET DE REVUES DISPONIBLES PUBLIEES ENTRE 1990 ET 2021 EN FONCTION DES MOTS-CLEFS CHERCHES (A). NOMBRE DE PUBLICATIONS DONT LE TITRE, LES MOTS-CLEFS OU LE RESUME COMPORTE LES TERMES « INTERMEDIATE TROPHIC LEVELS » OU « MID TROPHIC LEVELS » DE 1990 A 2021 (B).	13

CHAPITRE 2

FIGURE 2.1 : DISTRIBUTION DES QUATRE PRINCIPALES POPULATIONS D'ELEPHANT DE MER AUSTRAL.....	23
FIGURE 2.2 : DISTRIBUTION MONDIALE DES BALEINES A BEC DE BLAINVILLE (<i>MESOPLODON DENSIROSTRIS</i>).....	27
FIGURE 2.3 : SCHEMA THEORIQUE D'UN PING ACOUSTIQUE.....	32
FIGURE 2.4 : BALISE CONDUCTIVITY-TEMPERATURE-DEPTH SATELLITE-RELAYED DATA LOGGERS	35
FIGURE 2.5 : SCHEMA LEGENDE D'UNE BALISE SONAR TAG.	35

CHAPITRE 3

FIGURE 3.1 : (A) ECHOGRAM WITH A SCHEMATIC REPRESENTATION OF THE METRICS CALCULATIONS. (B) ECHOGRAM FROM A REGULAR AREA. (C) ECHOGRAM FROM THE HIGH-INTENSITY SIGNAL REGION.	50
FIGURE 3.2 : (A) TIME-DEPTH SERIES OF SCATTERER ABUNDANCE, ON A SEAL TAGGED ON KERGUELEN ISLAND (KER). (B) WATER TEMPERATURE PROFILES RECORDED BY A TAG ON THE SAME ANIMAL.	54
FIGURE 3.3 : (A) TIME-DEPTH SERIES OF SCATTERER ABUNDANCE, ON A SEAL TAGGED ON PENINSULA VALDES (PV). (B) WATER TEMPERATURE PROFILES RECORDED BY A TAG ON THE SAME ANIMAL.	55
FIGURE 3.4 : (A) TIME-DEPTH REPRESENTATION OF THE RELATIVE ABUNDANCE OF SCATTERERS, ZOOMED OVER A ONE-DAY PERIOD FOR KER. (B) TEMPERATURE PROFILES, IN °C FOR THE SAME TIME INTERVAL.....	56
FIGURE 3.5 : (A) TIME-DEPTH REPRESENTATION OF THE RELATIVE ABUNDANCE OF SCATTERERS, ZOOMED OVER A ONE-DAY PERIOD FOR PV. (B) TEMPERATURE PROFILES, IN °C FOR THE SAME TIME INTERVAL	57
FIGURE 3.6 : AVERAGE TEMPERATURE (A, C) AND SALINITY (B, D) PROFILES OF KER AND PV DATASETS.	58
FIGURE 3.7 : (A) TRACK OF THE SES TAGGED ON PENINSULA VALDES DURING THE INTERVAL RECORDED BY THE SONAR TAG. (B) MEAN DAY AND NIGHT DVM DEPTH FOR THE 3 WATER CLUSTERS FOR THE PV SEAL, (C) SUM OF THE SCATTERERS' ABUNDANCES OVER THE DEPTH RANGE 30-260 M, (D) AVERAGE SCATTERERS' SIZE DISTRIBUTION FOR EACH CLUSTER.	60
FIGURE 3.8 : (A) TRACK OF THE SES TAGGED ON KERGUELEN ISLAND DURING THE INTERVAL RECORDED BY THE SONAR TAG. (B) MEAN DAY AND NIGHT DVM DEPTH FOR THE 3 WATER CLUSTERS FOR THE KER SEAL, (C) SUM OF THE SCATTERERS' ABUNDANCES OVER THE DEPTH RANGE 70-160 M, (D) AVERAGE SCATTERERS' SIZE DISTRIBUTION FOR EACH CLUSTER.	61

FIGURE 3.9 : PERCENTAGE DIFFERENCE, FOR SMALL- AND MEDIUM- SIZE SCATTERERS BETWEEN DAY AND NIGHT, CALCULATED OVER 10-M DEPTH BINS, FOR THE THREE WATER CLUSTERS FOR KER (UPPER PANEL) AND PV (LOWER PANEL).....	62
FIGURE 3.10 : (A) MEAN DAY AND NIGHT DVM DEPTH FOR THE 2 LOCATIONS.(B) MEAN PARTICLE SIZE DISTRIBUTION OVER THE DEPTH RANGE (70:260).....	62

CHAPITRE 4

FIGURE 4.1 : MAP OF THE 2019 ELEPHANT SEAL TRIPS EQUIPPED IN KERGUELEN.....	76
FIGURE 4.2 : DAY DISTRIBUTION OF THE TEMPERATURE (A), SALINITY (B) AND LIGHT (C) INTEGRATED OVER THE DEPTH RANGE 20-200M WITHIN THE FIVE DEPTH GROUPS FOR EACH PROFILE (UP PANEL). THE CORRESPONDING MEAN PROFILES AND THEIR STANDARD DEVIATIONS FOR THE SAME ENVIRONMENTAL COVARIATES ARE REPRESENTED IN THE LOWER PANEL.	82
FIGURE 4.3 : NIGHT DISTRIBUTION OF THE TEMPERATURE (A), AND SALINITY (B) INTEGRATED OVER THE DEPTH RANGE 20-200M WITHIN THE FIVE DEPTH GROUPS FOR EACH PROFILE (UP PANEL). THE CORRESPONDING MEAN PROFILES AND THEIR STANDARD DEVIATIONS FOR THE SAME ENVIRONMENTAL COVARIATES ARE REPRESENTED IN THE LOWER PANEL.	83
FIGURE 4.4 : PROJECTIONS OF THE RECONSTRUCTED FILES IN THE SPACE OF THE FIRST TWO PRINCIPAL COMPONENTS, FOR THE DAY (A) AND NIGHT (B) PROFILES.....	84
FIGURE 4.5 : THE FITTED VS. OBSERVED RESPONSE VALUES FROM THE MULTIPLE LINEAR MODEL FITTED WITH THE DAY (A) AND NIGHT (B) DATA.	85
FIGURE 4.6 : SUPERPOSITION OF DIVE DEPTH PREDICTION ERRORS WITH AVERAGE FSLE FOR THE AREA VISITED BY THE SEAL ML2019-12 DURING THE AUSTRAL SUMMER 2019/2020, FOR DAY (A) AND NIGHT (B) PERIODS.	86
FIGURE 4.7 : LINEAR MIXED EFFECTS MODELS REGRESSING THE BOTTOM DEPTH PREDICTION ERROR AGAINST THE AVERAGED FSLE VALUE CORRESPONDING TO THE DIVE POSITION, FOR THE DAY (A) AND THE NIGHT MODEL (B).	87

CHAPITRE 5

FIGURE 5.1 : CARTE TOPOGRAPHIQUE DE L'ARCHIPEL DES CANARIES ET DE L'ILE D'EL HIERRO	97
FIGURE 5.2 : PROFIL DE PLONGEE D'UNE BALEINE A BEC DE BLAINVILLE	99
TABLE 5.1 : Résumé des statistiques des 60 plongées de recherche alimentaire pour les 15 déploiements de balises sur les baleines à bec de Blainville au large d'El Hierro.....	100
FIGURE 5.3 : NOMBRE DE CAPTURES DE PROIE POUR L'ENSEMBLE DES 15 INDIVIDUS DE M. DENSIROSTRIS EQUIPES ENTRE 2003 ET 2013.....	102
FIGURE 5.4 : PROFILS DES VARIABLES ISSUES DE LA BASE CMEMS, PRESENTES SELON LA SAISON CORRESPONDANTE POUR LA TEMPERATURE (A), LA SALINITE (B) ET L'OXYGENE DISSOUS (C).....	104
FIGURE 5.5 : PROJECTIONS DES PROFILS JOINTS (θ , S, O) DANS L'ESPACE DEFINI PAR LES DEUX PREMIERES COMPOSANTES PRINCIPALES DE L'ACPF (A). INERTIE REPRESENTEE PAR LES 5 PREMIERES COMPOSANTES PRINCIPALES (B).....	105

CHAPITRE 1: INTRODUCTION GENERALE



© Thomas Pierret

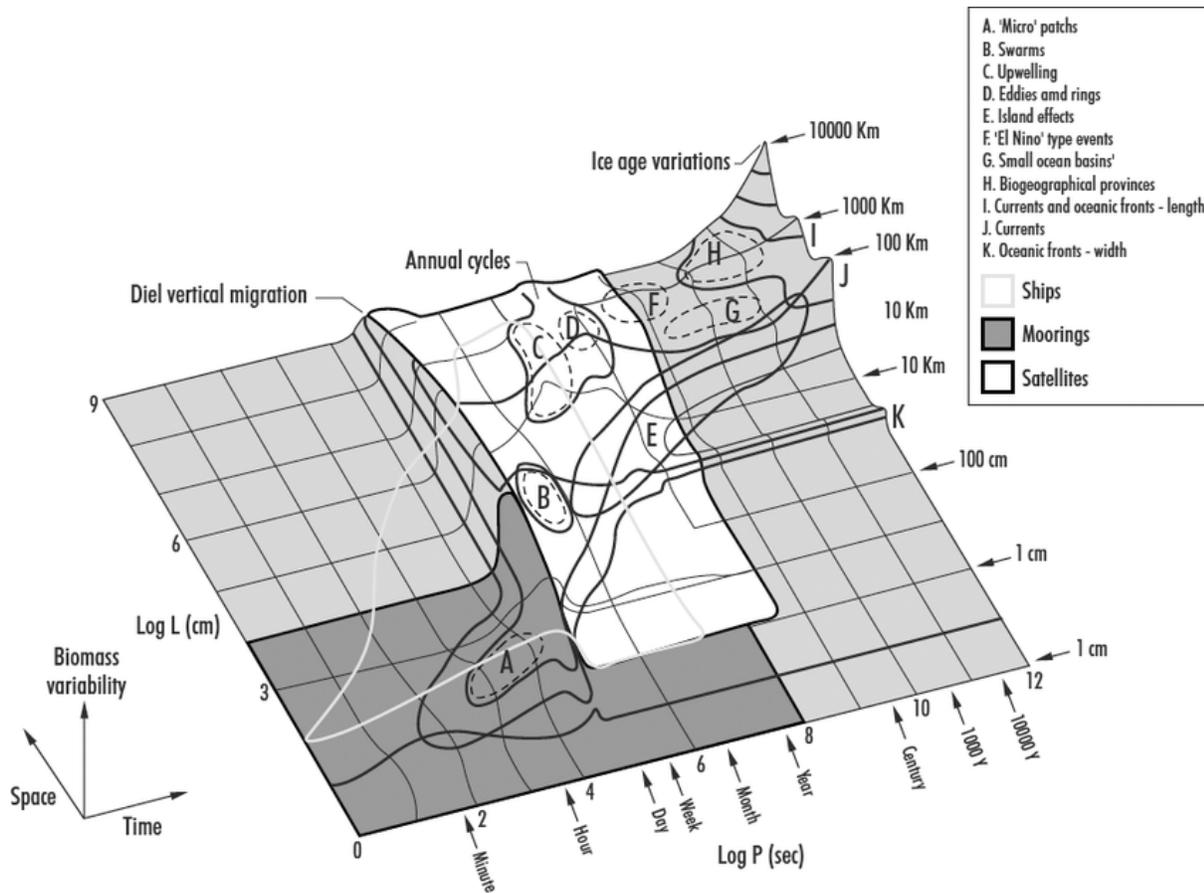
Contenu

1.1	Les océans milieux dynamiques.....	2
1.1.1	<i>Étendues homogènes de structures hétérogènes</i>	2
1.1.2	<i>Les variables abiotiques définissent les écosystèmes océaniques</i>	4
1.1.3	<i>Les récentes contraintes climatiques et anthropiques : l'exemple de l'océan Austral.....</i>	6
1.2	L'océanographie à l'heure d'une information à croissance exponentielle	8
1.2.1	<i>Une diversité des approches d'échantillonnage</i>	8
1.2.2	<i>Les prédateurs marins supérieurs, bio-informateurs supérieurs.....</i>	9
1.2.3	<i>Une information toujours incomplète</i>	12
1.3	Comprendre et prédire l'utilisation de l'habitat : de la théorie aux modèles.....	14
1.3.1	<i>Distribution des espèces et niches écologiques.....</i>	14
1.3.2	<i>La modélisation d'habitat soumise à la question de l'échelle spatio-temporelle</i>	16
1.4	Objectifs et structure de la thèse.....	18

1.1 Les océans milieux dynamiques

1.1.1 Étendues homogènes de structures hétérogènes

“There is, then, no water that is wholly of the Pacific, or wholly of the Atlantic, or of the Indian or the Antarctic. The surf that we find exhilarating at Virginia Beach or at La Jolla today may have lapped at the base of Antarctic icebergs or sparkled in the Mediterranean sun, years ago, before it moved through dark and unseen waterways to the place we find it now. It is by the deep, hidden currents that the oceans are made one.” C’est en ces termes que Rachel Carson (1951) évoquait la nature intrinsèquement dynamique des océans. Le caractère incontestablement fluide des océans les soumet à des mouvements qui s’expriment autant sur la dimension temporelle que sur la dimension spatiale, avec divers processus physiques s’observant en fonction de l’échelle considérée. Certains phénomènes océanographiques s’expriment sur le temps long et s’étendent spatialement de manière globale, à l’instar de la circulation thermohaline. La boucle thermohaline globale entraîne en profondeur les eaux denses et froides du nord de l’Atlantique, qui se déplacent lentement vers le Pacifique nord pour remonter en surface. En parallèle, la circulation océanique de surface tend à ramener les eaux du Pacifique nord sur un trajet inverse aboutissant dans le bassin Atlantique nord, refermant la boucle, sur une période estimée de plusieurs siècles à plus de 1000 ans (Östlund and Stuiver 1980). À l’inverse, certains phénomènes sont très localisés et de nature éphémère, comme les cellules de Langmuir, alignement de tourbillons verticaux peu profonds parallèles au vent, formant des lignes de convergence des eaux en surface espacées de quelques mètres à une centaine de mètres (Thorpe 2004). Entre la macro-échelle de la circulation thermohaline et la fine échelle des cellules de Langmuir se retrouve toute une gamme de phénomènes aux emprises spatio-temporelles différentes, à l’instar des processus de méso-échelle comme les grands tourbillons (de 10 à 100 km de rayon), engendrant des structures de taille moindre qualifiées de sub-méso-échelle, tels les fronts, espaces de transitions entre deux masses d’eaux dont les caractéristiques physico-chimiques diffèrent (Lapeyre and Klein 2006, Chelton et al. 2011, Della Penna and Gaube 2019). Ces processus peuvent être ordonnés sur le diagramme dit de Stommel (Stommel 1963), schéma représentant l’hétérogénéité du paysage océanographique en fonction des échelles temporelle et spatiale considérées pour le phénomène océanographique étudié (Figure 1.1). Le rôle de ce diagramme publié en 1963 était de sensibiliser la communauté océanographique à la planification des efforts d’échantillonnage en tenant compte des échelles étudiées. Cette initiative fut couronnée de succès, puisqu’il a été repris 15 ans plus tard par des biologistes marins pour présenter l’hétérogénéité spatio-temporelle des processus structurant les communautés planctoniques (Steele 1995, Vance and Doel 2010).



La dynamique océanique va définir des contraintes physiques variées dans l'espace et dans le temps, et ainsi former des espaces aux conditions relativement homogènes et identifiables. Ces espaces, appelés communément masses d'eau, sont caractérisés par des propriétés physico-chimiques distinctes des eaux environnantes. Elles se distinguent dans les trois dimensions, en surface par leur position sur un gradient latitudinal ou parfois longitudinal, mais également par leur position verticale, et sont généralement séparées par des frontières relativement nettes constituées par les fronts. Contrairement à l'étude des milieux terrestres, la description des phénomènes de surface et de subsurface ne suffit pas à décrire et à appréhender la variabilité des conditions océaniques, l'océan étant un milieu tridimensionnel, représentant un volume d'un peu plus de 1,33 milliards de kilomètres cubes, dont la profondeur moyenne avoisine les 3700 mètres (Charette and Smith 2010). L'étude de la dimension verticale des océans, appelée aussi la colonne d'eau, permet de révéler des discontinuités physico-chimiques révélant l'existence d'une succession verticale de masses d'eaux. Par exemple, lorsque l'on se

situé sur le 40° parallèle sud, on observe une séquence verticale de 4 à 5 masses d'eaux, depuis les eaux modales subantarctiques en surface aux eaux de fond de l'Antarctique au-delà de 4000 mètres de profondeur. Il ne serait pas exagéré de considérer que, sur cette dimension verticale, les conditions océaniques soient plus contrastées qu'en surface : en certains points, il est possible de rencontrer 5 masses d'eaux distinctes sur seulement 4 kilomètres de distance, à remettre en perspective avec les structures de mésoéchelle comme un grand tourbillon dont la taille peut être de 100 km. Les conditions de la colonne d'eau ne sont pas non plus figées dans le temps, mais montrent pour la plupart une variabilité saisonnière, avec une stratification verticale des eaux en été, et un brassage plus important en hiver (Gordon 1988, Buongiorno Nardelli et al. 2017). Il est à rappeler le distinguo entre le domaine pélagique, synonyme de la colonne d'eau, et le domaine océanique avec lequel il est parfois confondu, concernant les espaces marins éloignés des côtes.

1.1.2 Les variables abiotiques définissent les écosystèmes océaniques

Les masses d'eaux affichent des ensembles homogènes de conditions favorables à différentes communautés biologiques. L'étude de la ségrégation géographique des communautés biologiques marines, la biorégionalisation, est une approche relativement récente, qui repose sur la définition d'unités spatiales biologiquement distinctes et cohérentes (Nelson 1978, Reygondeau and Dunn 2019). En mettant en perspective les données sur la dynamique des océans issues de la télémétrie par satellites, telles que l'évolution saisonnière de la turbulence ou la stratification des eaux, avec les observations des concentrations en chlorophylle, les océanographes ont pu définir des provinces biogéochimiques distinctes. C'est donc en premier lieu sur les communautés de producteurs primaires que la biogéographie s'est établie, séparant les océans en 4 biomes et 56 provinces distinctes (Longhurst 1995, Reygondeau et al. 2013). La biorégionalisation s'appuie ainsi sur les processus biogéochimiques, créant en certains endroits et à une certaine période des conditions physiques et chimiques favorables à une communauté phytoplanctonique. Les organismes phytoplanctoniques, à l'instar de l'ensemble des espèces marines, viennent se distribuer selon les niches écologiques leur étant favorables : constat pour la première fois publié par Forbes (1843), 15 ans avant la première édition de *l'Origine des espèces* (Darwin 1859) : « *The distribution of marine animals is determined by three great primary influences(...). The primary influences are climate, sea-composition and depth ...* ».

Point d'entrée de l'énergie dans les écosystèmes, la lumière diffusée par le soleil, rapidement absorbée en profondeur, est utilisée par les organismes phytoplanctoniques, qui doivent maintenir leur

présence à la surface des océans pour pouvoir effectuer la photosynthèse. La distribution de ces producteurs primaires, du fait de leur caractère planctonique, c'est-à-dire transportés par les courants, est directement conditionnée par la dynamique spatio-temporelle des océans. Ils vont se retrouver de manière hétérogène à la surface, dans certaines zones à l'hydrodynamisme singulier : les structures de méso-échelle ou de sub-méso-échelle tels les fronts dont les méandres sont souvent associés à de fortes efflorescences, d'une part en les agrégeant, d'autre part en apportant une contribution importante des éléments nutritifs drainés en surface par les transports verticaux et horizontaux de masses d'eau enrichies en nutriments, favorisant ainsi la production primaire (Mahadevan 2016).

Quelles que soient les eaux considérées, les producteurs primaires constituent la base de la pyramide trophique des océans, supportant l'ensemble des niveaux trophiques supérieurs. Consommés par des consommateurs dit primaires, tel le zooplancton, eux-mêmes seront consommés par un échelon supérieur, jusqu'à trouver au bout de la chaîne trophique, plus ou moins complexe selon l'écosystème, les prédateurs supérieurs (Figure 1.2). Les producteurs primaires, source majoritaire d'énergie dans les réseaux trophiques, vont à leur tour conditionner la présence de consommateurs, et ainsi influencer directement leur dynamique spatio-temporelle. Dès lors, il est courant d'observer une attirance des prédateurs supérieurs pour des zones susceptibles de favoriser une forte production primaire, qui orientent leurs déplacements de recherche alimentaire vers des zones à fort hydrodynamisme (Cotté et al. 2011, 2015, Della Penna et al. 2015, Lévy et al. 2018, Rivière et al. 2019).

Récemment, une biorégionalisation reposant sur la distinction des masses d'eau en profondeur a également été proposée pour les organismes mésopélagiques évoluant en deçà de 1000m de profondeur (Proud et al. 2017, Reygondeau et al. 2018). La cartographie de ces zones reflète l'existence d'une hétérogénéité spatiale de la zone mésopélagique, avec des communautés distinctes suivant les masses d'eau considérées. Si les espèces mésopélagiques sont moins conditionnées par les processus de surface que les espèces épipélagiques, leurs interactions avec le milieu environnant ne sont pas secondaires pour autant. Par exemple, un grand nombre de mammifères marins grands plongeurs affectionnent tout particulièrement les zones dont les variations de bathymétrie sont importantes, comme les zones de talus océanique (Azzellino et al. 2008, Stanistreet et al. 2018, Cox et al. 2018), et concentrent leur recherche alimentaire prioritairement sur ces espaces restreints. Aussi, nombreux sont les organismes mésopélagiques, comme les myctophidés, qui adaptent leur position verticale dans la colonne d'eau en fonction de la température de la masse d'eau qui les abrite (Collins et al. 2008, Klevjer et al. 2016).

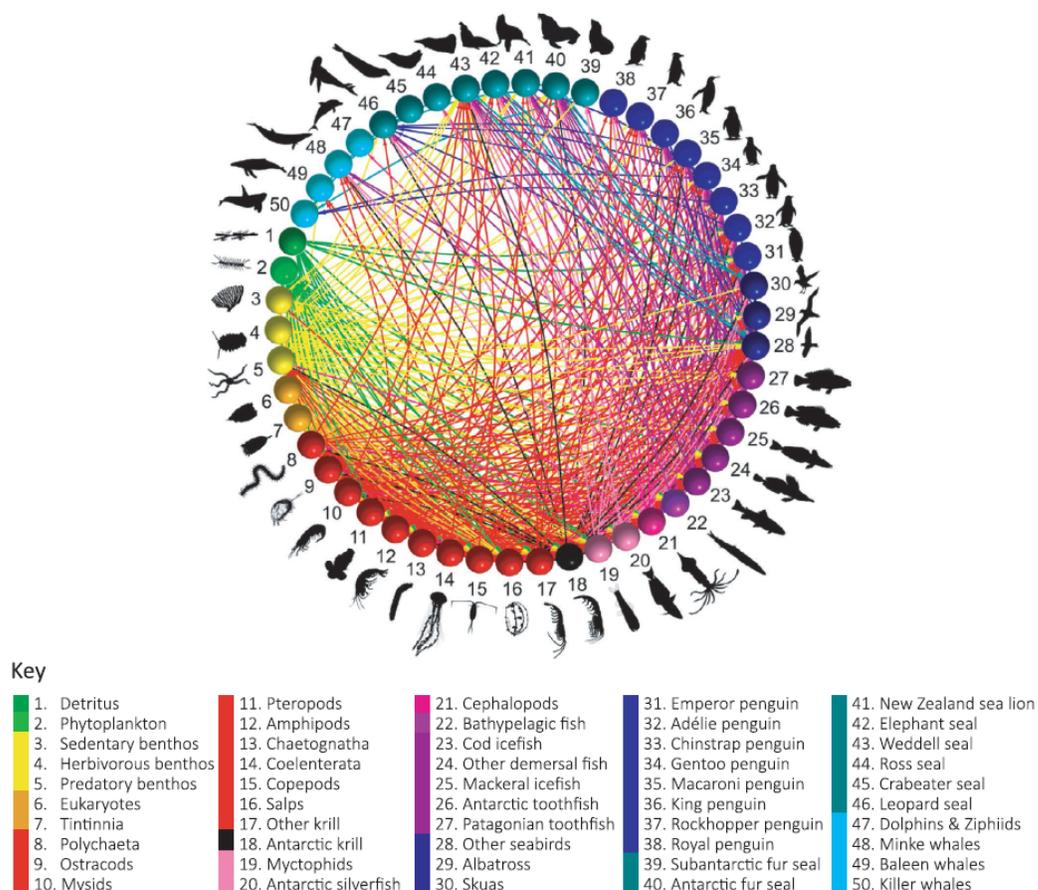


Figure 1.2 : Réseau trophique Antarctique présentant les interactions entre 50 groupes taxonomiques. Les couleurs correspondent aux grands groupes taxonomiques (par exemple bleu pour cétacés, rouge pour zooplancton). Issue de McCormack et al., 2020.

1.1.3 Les récentes contraintes climatiques et anthropiques : l'exemple de l'océan Austral

À l'heure de la période nommée anthropocène, dont le début est défini à la révolution industrielle il y a voilà 200 ans, les conditions physiques, chimiques et biologiques des océans se trouvent influencées de façon croissante par les activités humaines. Parmi la longue liste des changements globaux affectant les océans, plusieurs peuvent être considérés : le réchauffement climatique, modifiant directement les températures et la chimie des eaux (Sallée 2018, Bronselaer et al. 2020), l'augmentation des concentrations en dioxyde de carbone (Le Quéré et al. 2007), augmentant l'acidité des eaux et modifiant la survie des organismes calcifiants (Dutkiewicz et al. 2015, Andrew et al. 2022), ou les différents types de pollutions chimiques ou organiques, pouvant modifier l'équilibre des communautés marines (Johnston and Roberts 2009). Si l'ensemble des océans sont exposés à différents degrés à ces nouveaux forçages

induits par les activités humaines, l'océan Austral se trouve être l'un des plus affectés par ces changements.

En effet, en dépit de la définition géographique au sens strict de l'océan Austral, défini comme les eaux enveloppant le continent Antarctique, et dont la limite nord est le 60° parallèle sud (Lewis 1999, IHO 2002), sa définition considérée par les sciences océanographiques ou biologiques est beaucoup moins circonscrite ; on considère comme faisant partie de l'océan Austral toutes les eaux sous l'influence du courant circumpolaire Antarctique, au sud du front subtropical (Orsi et al. 1995, Sokolov and Rintoul 2002). Le réchauffement atmosphérique est jusqu'à deux fois plus rapide dans les régions polaires par rapport aux régions tempérées, ce qui expose ces écosystèmes à des changements plus rapides et plus brutaux qu'ailleurs. Cette tendance peut modifier certaines propriétés physiques ou hydrodynamiques de l'océan Austral (Turner et al. 2014). Notamment, une modification du régime des vents est observée depuis deux décennies, ce qui peut affecter la disponibilité des nutriments à la surface, et *in fine* altérer en qualité ou en quantité les efflorescences phytoplanctoniques. Même s'il existe parfois des liens directs entre les modifications physiques de l'environnement et les perturbations écosystémiques, comme par exemple l'augmentation de l'acidification des eaux pouvant entraîner des difficultés de la calcification pour certains producteurs primaires calcifiants (Figuerola et al. 2021), les causes des changements se confondent et se répercutent tout le long des réseaux trophiques, notamment pélagiques. Les changements en termes de composition en espèces phytoplanctoniques ont un effet direct sur l'ensemble des échelons trophiques.

L'océan Austral joue également un rôle global, en captant 20 % du dioxyde de carbone absorbé par les océans, à travers la pompe biogéochimique des carbonates (DeVries et al. 2017). Une des préoccupations majeures est alors de pouvoir prédire sa capacité à absorber le carbone atmosphérique sur le moyen ou long terme. Cependant, la recherche à ce sujet sur les deux dernières décennies illustre bien nos capacités limitées à prévoir la variabilité du couplage océan-climat : cette pompe de carbone, très efficace jusqu'à la fin des années 90, a frisé la saturation la décennie suivante (Gruber et al. 2019). La communauté océanographique, pensant que cette tendance s'inscrirait sur le long terme, a été surprise de voir que la pompe de carbone s'est réactivée au début des années 2010, dans des proportions proches de celles affichées 10 ans auparavant.

Au-delà de la variation induite indirectement par les activités humaines, les ressources biologiques de l'océan Austral font aussi l'objet d'une exploitation croissante par l'homme. En effet, la riche productivité

de ses eaux aigüise de nouveaux intérêts pour l'exploitation commerciale de ses ressources ; si depuis une décennie le krill est la cible d'une nouvelle pêche (Krüger 2019), il y a fort à parier que les ressources mésopélagiques seront exploitées dans un futur proche.

1.2 L'océanographie à l'heure d'une information à croissance exponentielle

1.2.1 Une diversité des approches d'échantillonnage

La diversité des échelles pouvant être étudiées a mené l'océanographie vers une diversification rapide et importante des approches d'échantillonnage. Jusqu'au début des années 1970, la seule option pour l'obtention de données *in situ* de l'océan reposait sur la mise en place de campagnes océaniques, nécessitant des navires océanographiques mobilisant des ressources financières conséquentes. À partir de cette décennie marquée par la révolution électronique et le développement fulgurant des télécommunications, l'utilisation de ce que l'on appelle la télédétection, a permis l'avènement du recueil de données en temps réel. Dans un premier temps opérée par avion (Clarke 1970), la télédétection a rapidement utilisé les satellites comme support, permettant d'optimiser la couverture spatiale de l'échantillonnage. Parmi les satellites qui ont donné un coup d'accélérateur à la recherche en océanographie, nous pouvons mentionner le binôme de satellites Terra et Aqua qui permettent un échantillonnage quotidien, entre autres, de la température de surface des océans et de la couleur de l'eau depuis 2002 (Savtchenko et al. 2004).

Malgré cette rapide intensification du recueil de données, les principales limitations de la télémétrie sont sa restriction aux couches superficielles de l'océan, ainsi que la nécessité d'un ciel dégagé pour la mesure de certains paramètres tels que la température, la salinité et la couleur de l'eau, sans quoi la couverture nuageuse masque la surface des océans (excepté pour les données acquises par radar, dont l'altimétrie). L'obtention de données en profondeur a également été rapidement développée dès l'arrivée de l'électronique, laissant de côté les premiers instruments océanographiques mécaniques tels le thermomètre à renversement. Instrument fétiche des océanographes, la sonde CTD (Conductivité, Température et Profondeur / *Conductivity Temperature Depth*) permet d'obtenir des profils de température et de salinité jusqu'à plusieurs kilomètres de profondeur. À partir de ces deux variables peuvent être dérivées la densité des eaux, et l'identification des discontinuités qui séparent les masses d'eau. La production primaire peut être évaluée au moyen de fluorimètres donnant les concentrations en

chlorophylle-a. Des sondes optiques, tel l'*Underwater Vision Profiler* (UVP), permettent d'obtenir une information qualitative sur le petit zooplancton (Gorsky et al. 2000). En revanche, nombreuses encore sont les informations qui ne peuvent pas être acquises à l'aide de capteurs électroniques, les prélèvements d'eau restent nécessaires pour déterminer les concentrations en nutriments, et les traits de filet indispensables pour estimer les densités d'organismes le long de la colonne d'eau.

Les progrès dans les télécommunications satellites ont également permis le déploiement de plateformes sous-marines autonomes. Parmi elles peuvent être cités les flotteurs du programme international ARGO, constituant une constellation globale de presque 4000 plateformes autonomes dérivant au gré des courants tout en effectuant un profil CTD tous les 10 jours (Jayne et al. 2017). En parallèle, de nombreux véhicules autonomes, possédant leur propre propulsion et équipés d'une grande diversité de capteurs (CTD, microphones acoustiques, sondes optiques...), ont été développés pour parcourir et échantillonner les océans sur de grandes distances (Sahoo et al. 2019). Si le représentant le plus connu est le *glider*, la tendance actuelle est à la miniaturisation, voire au biomimétisme, comme en attestent de récents prototypes (Katzschmann et al. 2018).

Les données océanographiques obtenues par le déploiement de capteurs sur des prédateurs marins sont aujourd'hui d'une qualité suffisante pour être considérées au même titre que les données issues de campagnes océanographiques ou de plateformes autonomes, et ont été intégrées dans le *Global Ocean Observing System* (GOOS) (McMahon et al. 2021). Malgré cette diversité de moyens, les plateformes autonomes sont toujours confrontées à de nombreuses limitations techniques, notamment sur les volumes de données pouvant être transmis. Ces limitations empêchent de s'affranchir des campagnes océanographiques, qui permettent d'obtenir un ensemble d'information beaucoup plus varié, notamment sur la chimie des eaux et le déploiement de filets.

1.2.2 Les prédateurs marins supérieurs, bio-informateurs supérieurs

Le champ de recherche de l'écologie animale a aussi été confronté à la rapide évolution des technologies électroniques, et a permis l'étude d'espèces animales, en particulier marines, aux comportements difficilement observables auparavant. Cette approche technologique permettant de révéler le comportement (Jonsen et al. 2007), le domaine vital (Block et al. 2011), la physiologie (Roncon et al. 2018) des animaux équipés de balises ou encore les conditions biotiques ou abiotiques de l'environnement qu'ils expérimentent (Guinet et al. 2014, Hindell et al. 2016) est désignée sous le terme

générique de *bio-logging* (Borger 2020). Par exemple, en plaçant des balises dotées d'une puce GPS et d'un accéléromètre sur de jeunes frégates (*Fregata minor*), il a été possible de montrer que la maîtrise complète du vol passe par une phase d'apprentissage, avec une amélioration progressive des capacités de vol au cours des premiers mois (Corbeau et al. 2020).

Le développement du *bio-logging* sur les prédateurs marins a permis une augmentation significative des données disponibles pour permettre l'étude des phénomènes océanographiques. Au début des années 2000, concomitamment au déploiement massif des flotteurs ARGO, le *Sea Mammal Research Unit* (SMRU) développa les premières balises CTD destinées à être déployées sur des prédateurs marins (CTD-*Satellite Data Relay Loggers*), qui intègrent un capteur CTD miniaturisé ainsi qu'un émetteur satellite (Argos), permettant la géolocalisation de la balise et la transmission de données (Lydersen et al. 2002, Boehme et al. 2009). Cette balise a permis l'obtention de données dans les environnements peu accessibles que sont les océans polaires. Contrairement aux plateformes robotiques dont le déplacement ou le retour en surface se retrouve entravé par la présence de glace de mer en surface, les balises CTD bénéficient de la capacité des prédateurs évoluant dans la zone de banquise à trouver des zones libres de glace pour pouvoir respirer, et ainsi transmettre des profils océanographiques pour ces environnements largement sous-échantillonnés (Roquet et al. 2009, 2014, Labrousse et al. 2015). Les données des balises CTD attachées aux prédateurs marins représentent ainsi 80 % des données collectées au niveau des hautes latitudes (> 60 °S) et 98 % des données associées à la banquise antarctique (Fedak 2013). L'utilisation de ces balises sur des mammifères grands plongeurs, et notamment sur les éléphants de mer austraux (*Mirounga leonina*), a permis de réelles avancées dans la compréhension de la dynamique de l'océan Austral. Par exemple, l'utilisation des profils océanographiques recueillis ainsi a permis une meilleure compréhension des mécanismes de transport vertical de la chaleur au niveau des fronts de sub-mésoéchelle (Siegelman et al. 2020), ou encore de mieux considérer la dynamique spatio-temporelle du front polaire, dont la position peut différer de plusieurs degrés de latitude entre le printemps et l'automne (Pauthenet et al. 2018).

Outre les apports précieux du *bio-logging* à la compréhension de la physique des océans, cette approche appliquée aux prédateurs marins permet aussi d'acquérir de l'information sur des processus écologiques peu accessibles par des moyens plus conventionnels précédemment cités. En suivant le principe de la théorie de l'approvisionnement optimal (MacArthur and Pianka 1966), il est dans l'intérêt des prédateurs supérieurs de cibler les zones les plus susceptibles de leur fournir une ressource facile d'accès et en quantité suffisante. En étant au sommet des réseaux trophiques, les prédateurs supérieurs

dépendent directement de l'ensemble des niveaux trophiques inférieurs pour leur alimentation, pour couvrir leurs besoins et de fait maintenir leurs populations. Cette dépendance est conceptualisée par l'effet dit *bottom-up* : une forte efflorescence planctonique va induire un développement en quantité importante de zooplancton, qui se traduira par une forte disponibilité de ressources alimentaires pour ses prédateurs. Ainsi, les variations des traits d'histoire de vie des prédateurs supérieurs révèlent la variabilité spatio-temporelle de leur environnement ainsi que la dynamique des niveaux trophiques inférieurs : ils sont dès lors considérés comme des sentinelles des écosystèmes auxquels ils appartiennent. Cependant, l'échantillonnage de l'océan par les prédateurs marins est assujéti à leur comportement, ce qui peut induire des biais d'échantillonnage. Néanmoins, en déployant sur ces animaux des balises qui permettent de collecter des données sur l'environnement, il est alors possible de les corrélérer avec leur succès de recherche alimentaire, et d'obtenir ainsi un panorama élargi sur les périodes, les zones et les échelles pertinentes pour appréhender les interactions entre l'écologie de l'animal suivi et les écosystèmes marins. L'étude de leur comportement peut être déduite de capteurs spécifiques, comme des accéléromètres ou des magnétomètres, pouvant renseigner sur l'effort de capture (Heerah et al. 2014, Ydesen et al. 2014) ou sur le comportement à très fine échelle. L'analyse de ces données ne se limite pas à un approfondissement des connaissances sur le comportement, mais donne également accès à la localisation et la quantité relative de leurs proies (McMahon et al. 2019, Green et al. 2020). Une diversification des capteurs équipés sur des prédateurs marins s'est opérée durant la dernière décennie, pour tenter d'acquérir de l'information sur différents niveaux trophiques : des fluorimètres pour la production primaire (Guinet et al. 2013, Bayle et al. 2015), des caméras (Naito et al. 2013), des capteurs d'oxygène (Bailleul et al. 2015) ou des sondes acoustiques (Cazau et al., 2017). Cette florissante diversification suscite de grands espoirs pour l'étude des compartiments biologiques encore trop peu échantillonnés.

Bien que les données collectées par les balises soient échantillonnées à haute fréquence, les systèmes de relai par satellite ont une bande passante limitée, et sont incapables de transmettre les larges volumes de données acquises par les différents capteurs. Cette limitation exige de compresser les données transmises sous formes résumées, par exemple en ne donnant qu'un nombre limité d'échantillons par plongée. Pour accéder aux données à haute fréquence archivée dans la mémoire d'une balise, il est nécessaire de la récupérer, et donc de retrouver et déséquiper l'animal. Cette nécessité justifie d'équiper des prédateurs à place centrale, ce qui signifie que leur fidélité au site de reproduction est forte, comme les éléphants de mer.

1.2.3 Une information toujours incomplète

L'automatisation des techniques d'échantillonnage et la diversification des plateformes autonomes en milieu marin permet une bonne couverture spatiale et en temps réel des paramètres physico-chimiques ou biologiques des océans. Malgré cette grande diversification des outils d'échantillonnage de l'océan, des angles morts subsistent. Si les données acquises à la surface des océans ne sont plus limitantes pour l'analyse à fine échelle des processus océanographiques ou biologiques de surface, il en va différemment pour les écosystèmes profonds. Il est encore admis aujourd'hui que la liste d'espèces marines connues vivant en dessous de la couche euphotique est loin d'être exhaustive (Woolley et al. 2016). Cette limitation de données ne permet pas d'appréhender dans leur ensemble les couplages existants entre les phénomènes opérant à la surface des océans et ceux ayant lieu dans les couches mésopélagiques, de 200 à 1000 mètres de profondeur, et bathypélagiques, entre 1000 mètres et le plancher océanique. Concernant les propriétés physico-chimiques des eaux profondes, l'échantillonnage régulier de certaines zones de l'océan à travers la réalisation de profils CTD ou en utilisant des plateformes autonomes, permet de quantifier avec une bonne précision les variabilités de la température ou de la salinité présentes dans les masses d'eaux profondes.

En revanche, concernant la structure des écosystèmes profonds, les connaissances sont beaucoup plus incomplètes, ce qui est largement dû à des difficultés d'acquisition de données. Ces écosystèmes pélagiques (de 200 à 1000 m) abritent une grande majorité d'organismes des niveaux trophiques intermédiaires, qui comme leur nom l'indique sont situés sur une position centrale dans les chaînes trophiques, faisant le lien entre les producteurs primaires et les prédateurs. En plus de ce rôle de lien trophique entre producteur primaires et prédateurs supérieurs (Lehodey et al. 2010), il est hautement probable qu'ils assurent un rôle important dans la pompe de carbone biologique (Giering et al. 2014). Le terme de « niveaux trophiques intermédiaires » regroupe une grande diversité de taxons planctoniques et micro-nectoniques tels que des crustacés, des céphalopodes, des organismes gélatineux (siphonophores, salpes...), et des poissons mésopélagiques. Le nombre d'études portant sur ce compartiment biologique reste très faible en comparaison avec les autres niveaux trophiques, tendance notamment contrainte par les défis techniques que représentent leur échantillonnage, ce qui peut expliquer en partie le peu de connaissances obtenues à leur sujet (Figure 1.3a). Néanmoins, probablement grâce à l'essor des études acoustiques, un intérêt croissant leur est porté depuis les deux dernières décennies (Figure 1.3b). Cet effort se concentre plus spécifiquement sur les poissons mésopélagiques, qui constituent une source alimentaire de première importance pour nombre de prédateurs (Lea et al.

2002, Cherel et al. 2010, Saunders et al. 2019), et qui attirent de plus en plus l'attention des industries de pêche (St. John et al. 2016).

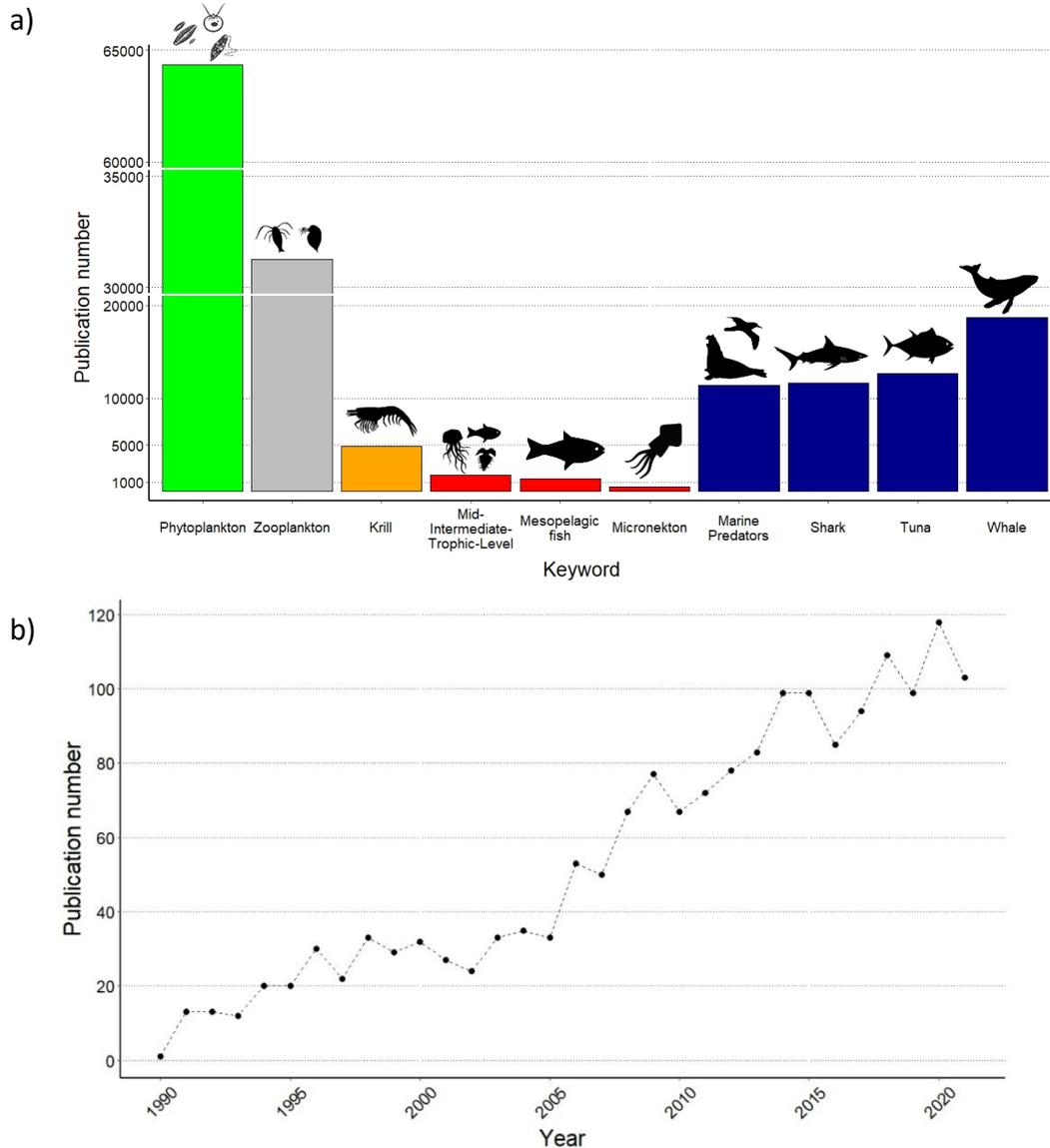


Figure 1.3 : Nombre d'articles et de revues disponibles publiées entre 1990 et 2021 en fonction des mots-clefs cherchés, la couleur correspond aux différents niveaux trophiques (a). Nombre de publications dont le titre, les mots-clefs ou le résumé comporte les termes « Intermediate trophic levels » ou « Mid trophic levels » de 1990 à 2021 (b). Source : Web of Science.

Dans ce contexte, le développement de l'acoustique active permet aujourd'hui d'estimer globalement les densités d'organismes mésopélagiques (Irigoién et al. 2014, Kloser et al. 2016, Proud et al. 2019), dont la biomasse totale totaliserait entre 1,8 et 16 gigatonnes selon les dernières estimations (Proud et al.

2019). Elles ont permis de révéler l'existence d'une couche réfléchissant fortement le signal acoustique émis, agrégeant de fortes concentrations d'organismes : la *deep-scattering layer*, ou couche profonde réfléchissante. Cette couche se situe généralement, pour l'ensemble des océans, entre 200 et 600 mètres de profondeur. Si l'approche par acoustique permet d'estimer avec assez de précision les densités et la répartition des organismes mésopélagiques, il est difficile d'obtenir une information qualitative précise sur la composition spécifique de ces agrégations d'organismes. L'évolution rapide de l'acoustique marine a permis de discriminer des grandes familles d'organismes, en fonction de leur capacité à réfléchir l'onde acoustique incidente par exemple (Blanluet et al. 2019). En dépit de ces avancées, il est pour l'heure impossible d'obtenir une information précise sur la nature des espèces constitutives de ces couches. Les filets mésopélagiques permettent tout de même d'échantillonner cette *deep-scattering layer*, mais cette approche comporte un biais de capture, certains organismes arrivant à éviter le filet (Kaatvedt et al. 2012). L'étude de la frange mésopélagique des océans souligne la nécessité d'adopter des approches complémentaires pour combler ce déficit de connaissance. Les mammifères grands plongeurs, effectuant leur recherche alimentaire dans les strates peu accessibles des océans, se révèlent ainsi être d'une aide précieuse pour l'échantillonnage, à moindre coût, des masses d'eau en profondeur.

1.3 Comprendre et prédire l'utilisation de l'habitat : de la théorie aux modèles

1.3.1 *Distribution des espèces et niches écologiques*

Quand il est question de prédire la distribution, ou l'habitat, d'une espèce, on ne peut s'affranchir du concept de niche écologique. La niche écologique d'une espèce a été d'abord définie comme l'ensemble des conditions environnementales adéquates à la reproduction et la survie d'une population, sans prendre en compte les apports des flux migratoires (Grinnell 1917). Ce n'est que bien plus tard que la distinction s'établit entre la niche fondamentale, définissant l'ensemble des variables abiotiques favorables au maintien continu d'une espèce, et la niche réalisée, représentant la niche fondamentale limitée par les interactions avec les autres espèces (Hutchinson 1957). L'habitat d'une espèce peut être alors perçu comme le résultat de 3 facteurs : (i) les conditions abiotiques de l'environnement lui permettant de survivre et de se reproduire, (ii) l'environnement biotique déterminé par la présence d'interactions établies avec les autres espèces et (iii) la mobilité d'une espèce, lui permettant une dispersion dans les milieux qui lui sont favorables (Soberón and Peterson 2005). Ces restrictions ont été résumées sur le diagramme nommé BAM, B pour biotique, A pour abiotique et M pour mouvement

(Soberón and Peterson 2005). En réalité, sachant la complexité des relations biotiques, et la difficulté d'obtenir de l'information sur la distribution des espèces sur le temps long, la majorité des modèles d'habitat corrélatifs s'appuient uniquement sur la représentation des interactions abiotiques.

Il est également important de souligner l'existence d'un paradoxe, formulé sous le nom de la dualité d'Hutchinson : les conditions favorables à la présence d'une espèce peuvent être trouvées en plusieurs entités géographiques à travers le globe. En revanche, cela ne signifie pas que l'on trouvera cette espèce dans tous les écosystèmes réunissant les conditions favorables à son habitat. Ce découplage entre la position géographique et les conditions environnementales est à la base de la définition des deux grands types de modèle d'habitat : les SDM et les ENM. Quand les modèles de distribution d'espèces (*species distribution models*, SDM) cherchent à définir la répartition d'une espèce dans l'espace géographique, les modèles de niche écologique (*ecological niche models*, ENM) cherchent à définir les habitats potentiels pour lesquels les conditions environnementales sont favorables à sa présence (Peterson and Soberón 2012). En d'autres termes, les SDM s'attèlent à modéliser la distribution spatiale d'une espèce faisant le lien entre les données de distribution et les caractéristiques spatiales et environnementales des lieux où elle se trouve. Quant aux ENM, ils ont pour but de modéliser les processus qui façonnent l'habitat d'une espèce, et sont utilisés pour transférer les liens de causalité entre les valeurs des variables environnementales et l'habitat d'une espèce, dans le but de les projeter dans le temps ou dans l'espace. Il est fréquent de trouver dans la littérature une confusion entre ces deux terminologies, que l'on peut imputer aux similitudes méthodologiques entre ces deux grands types de modèle.

Les modèles d'habitats peuvent s'appuyer sur trois grands types de données relatant de la présence ou de l'absence d'une espèce dans un milieu (Anderson 2012). Il est courant que les modèles se fondent uniquement sur des données de présence, à partir d'observations directes des espèces sans intégrer l'information sur les lieux dans lesquels l'espèce n'est pas observée (Brotons et al. 2004). Les données de présence-absence consistent à reporter les localisations où l'espèce ciblée est observée, mais également celles où elle n'a pas été observée. Enfin, les données relatives à la présence de l'espèce peuvent être des données de comptage, dans le cas où les abondances ont été relevées. La grande majorité des données de présence d'une espèce marine sont recueillies depuis une plateforme d'observation, dans le cadre d'études dédiées (campagnes océanographiques, survols aériens) ou de manière opportuniste (ferries, navires de pêches, *whale-watching*...). Les données issues du suivi télémétrique des individus sont assimilées à des données de présence uniquement, pour lesquels ne sont utilisés que les points de

localisation des animaux en surface (Aarts et al. 2008, Edrén et al. 2010), même si de nouvelles approches peuvent permettre de générer par des méthodes numériques des pseudo-absences, lieux pour lesquels les animaux n'auraient pas été observés (Hazen et al. 2021).

Concernant les variables environnementales utilisées pour décrire les liens entre les espèces étudiées et l'environnement, elles peuvent se distinguer en deux groupes : les données proximales (causales) et les données distales (non causales). Les premières représentent les variables qui peuvent avoir un effet direct sur la distribution de l'espèce. Ce sont rarement des variables abiotiques, même si dans certains cas, elles peuvent avoir un fort impact sur la physiologie, à l'instar de certains organismes comme les poissons de la famille notothenioïdes, dont l'optimum physiologique se limite à des gammes restreintes de températures (Beers and Sidell 2011, Yates et al. 2019). Les variables proximales sont en effet généralement des variables biotiques pour lesquelles la réaction de l'espèce est plus directe, comme la présence ou l'absence de ses proies. Comme il est difficile d'obtenir une information directe sur ces variables biologiques, telle la distribution des niveaux trophiques intermédiaires (Redfern et al. 2006), il est courant d'utiliser des indicateurs ou *proxy* pour lesquels l'information est disponible à large échelle, donc des variables distales, usuellement la concentration en chlorophylle indiquant la productivité d'un milieu, et *in fine* la probabilité de trouver une ressource alimentaire suffisante pour l'espèce cible du modèle.

1.3.2 La modélisation d'habitat soumise à la question de l'échelle spatio-temporelle

Les données obtenues par télémétrie satellite sont largement utilisées dans les modèles d'habitat, car elles sont disponibles pour tout point de l'océan à tout moment de l'année (Hazen et al. 2017). En revanche, la donnée sur la distribution des proies est limitée à un échantillonnage sur des échelles spatiales et temporelles très restreintes. En utilisant les données de chlorophylle en surface comme *proxy* de l'abondance de proies, l'échelle du processus considéré est modifiée, en ramenant le processus local et temporaire de la distribution de la proie à une variable considérée sur une plus grande surface et à plus long terme. Dans cet exemple d'utilisation d'un indicateur biologique, il est également nécessaire de prendre en compte les découplages temporels, liés aux transferts trophiques entre la production primaire et l'augmentation de densité des niveaux trophiques intermédiaires, et spatiaux, liés aux transports par les courants des communautés planctoniques sur ce temps d'intégration trophique (Nodder et al. 2005). Cette limite souligne l'importance de considérer l'échelle spatio-temporelle des données et des variables utilisées quand il s'agit de modéliser l'habitat d'une proie. Certaines variables océanographiques dites

statiques, qui n'évoluent pas dans le temps et l'espace considérés, comme la bathymétrie ou la distance à la côte, sont exemptes de cette considération. En revanche, les variables dynamiques utilisées (la température de l'eau, la salinité, la concentration en chlorophylle, l'énergie cinétique des courants...) doivent avoir une résolution spatio-temporelle cohérente avec les processus sous-jacents délimitant la distribution de l'espèce. Comme énoncé précédemment, les interactions entre l'espèce et son environnement, et donc leur corrélation statistique, varie en fonction de l'échelle considérée (Mannocci et al. 2017). Dans le cas des prédateurs marins, on considère généralement que leur distribution lors de la recherche alimentaire est liée aux structures océanographiques persistantes de méso- ou sub-mésoéchelle (Weimerskirch 2007, Bost et al. 2009, Scales et al. 2014, Miller et al. 2015, Cotté et al. 2015). Parfois même, les mouvements des prédateurs marins sont fortement corrélés à des grandes structures hydrodynamiques, comme l'illustre le mouvement quasi-planctonique des éléphants de mer dérivant au gré du courant circumpolaire Antarctique (Della Penna et al. 2015).

La prise en compte des échelles spatiales et temporelles n'est pas exclusive aux prédicteurs environnementaux. Pour certaines espèces, la prise en compte des différents stades ontogéniques est nécessaire pour relater la distribution d'une espèce. Pour la légine australe (*Dissostichus eleginoides*) par exemple, la modélisation de son habitat requiert de connaître les stades de développement des individus observés, puisqu'une ségrégation spatiale marquée s'opère entre les différents stades, information d'importance majeure pour l'établissement de mesures de conservation (Péron et al. 2016).

En milieu marin, la ségrégation spatiale s'échelonnant sur la profondeur, la distribution verticale constitue la dimension qui marque la plus grande différence avec les modèles d'habitat en milieu terrestre (Melo-Merino et al. 2020). L'ajout de cette dimension est un défi considérable à la caractérisation des habitats des espèces marines, d'autant plus si celles-ci explorent régulièrement une large gamme de profondeurs, comme les mammifères marins grands plongeurs. Rares sont les modèles actuels qui se proposent de prédire la distribution des espèces aussi bien sur la dimension horizontale que sur la dimension verticale. Cela s'explique notamment par la limitation des données d'observation et des variables disponibles en profondeur (Costello et al. 2018). L'approche par discrétisation des différents niveaux de profondeur, qualifiée de modélisation en « 2,5 dimensions » a été plusieurs fois proposée (Dambach and Rödder 2011, Duffy and Chown 2017). Néanmoins, elle soulève des questionnements sur les échelles spatio-temporelles considérées. D'une part, les variables en profondeur sont soit issues de profils discrets qui ne couvrent pas tout le domaine de distribution de l'espèce, soit de modèles

océanographiques qui intègrent peu de données *in situ* verticales en comparaison de celles pouvant être acquises en surface par télémétrie. D'autre part, on considère que les gammes de variations des prédicteurs en surface et en profondeur sont similaires, ce qui reste un présupposé difficilement acceptable (Dambach and Rödder 2011). D'autres approches plus complexes ont été proposées, comme celle de Bentlage et al. 2013 qui propose de ramener les différentes profondeurs échantillonnées à un modèle de surface étendu. Mais là encore, le modèle se confronte aux limitations précédemment évoquées. Pour s'affranchir de la discrétisation par étage de profondeur, une récente approche se propose d'utiliser les gradients semi-continus des variables issues de modèles hydrodynamiques récemment mis à disposition sur les bases de données telles que Copernicus (Pérez-Costas et al. 2019), et d'utiliser l'information sur les profondeurs maximales où l'espèce peut être rencontrée aux différents endroits du globe. Cette approche souffre encore une fois du manque de données sur les organismes présents en profondeur, et ne permet pas de modéliser leur habitat sur des échelles spatio-temporelles satisfaisantes.

La prise en considération de la dimension verticale dans les modèles d'habitat marins est donc confrontée à de nombreuses limites, et il n'est pas possible de représenter précisément la distribution verticale des organismes. Le *bio-logging*, ayant la capacité de rapporter de manière concomitante des données sur la présence de l'animal équipé et sur les conditions environnementales, est susceptible d'apporter un début de solution aux problèmes récurrents du manque de données pour la modélisation en 3 dimensions de l'habitat des prédateurs marins.

1.4 Objectifs et structure de la thèse

La dynamique océanographique structure les écosystèmes pélagiques, et façonne la distribution des communautés d'organismes marins y évoluant. La variabilité spatiale des conditions physico-chimiques génère des environnements à différentes échelles spatio-temporelles, autant dans la dimension horizontale que le long de la colonne d'eau. La distribution résultante des ressources marines est, de fait, organisée sur différentes échelles, et évolue en permanence sous l'influence des mouvements hydrodynamiques. Si certaines composantes biologiques des écosystèmes sont relativement bien appréciées, grâce à l'évolution rapide des techniques d'échantillonnage, certaines souffrent toujours d'une connaissance parcellaire à leur égard. Cela est particulièrement vrai pour les niveaux trophiques intermédiaires. En effet les océans sont le siège de la plus grande migration en termes de biomasse ayant lieu quotidiennement sur terre : la migration nyctémérale des organismes des niveaux trophiques

intermédiaires, qui migrent verticalement deux fois par jour. Les organismes composants ce compartiment trophique représentent une ressource abondante pour de nombreuses espèces de prédateurs marins. Une meilleure compréhension de la distribution et des facteurs contrôlant le comportement de migration nyctémérale de ces organismes est d'une importance capitale, ne serait-ce que pour anticiper l'évolution de leurs abondances et de leur répartition sous l'effet combiné des changements globaux et d'une pression croissante pour leur exploitation commerciale.

Les écosystèmes de l'océan Austral, soumis à des changements encore plus intenses que ceux observés à moyennes et basses latitudes, sont paradoxalement les moins échantillonnés, en partie du fait de leur isolement géographique. Le *bio-logging* est apparu comme une solution efficace pour répondre à la complexité et au sous-échantillonnage de l'océan Austral, que ce soit pour les variables physico-chimiques, ou pour l'appréhension du comportement des prédateurs marins au sein des différentes conditions océanographiques qu'ils expérimentent lors de leur trajets d'alimentation. L'utilisation de balises équipées sur des éléphants de mer Austraux, aux capacités de plongées extrêmes, a déjà permis de caractériser la distribution verticale et spatiale de ses proies mésopélagiques. Le récent développement d'une balise intégrant un sonar actif miniature porte la perspective de pouvoir caractériser ses proies, mais aussi de mieux caractériser les conditions biotiques des eaux rencontrées par les éléphants de mer.

Au-delà la caractérisation des proies, un large volume d'information sur la détection d'organismes dans la colonne d'eau est aussi présent dans les données acoustiques. Le premier objectif de cette thèse est d'explorer cette information brute collectée par le micro-sonar, et de se questionner sur l'apport de cette information dans la compréhension de la distribution et du comportement des organismes des niveaux trophiques intermédiaires non ciblés par l'éléphant de mer.

La diversification de l'information, sur l'ensemble des conditions océanographiques, mais également sur les différents niveaux trophiques, a permis de mieux comprendre les interactions opérant au sein des écosystèmes océaniques. Si la collecte des données de surface de l'océan sont régulières, grâce à la télémétrie satellite, la quantité de données *in situ* disponibles pour la colonne d'eau en dessous de la surface reste infiniment plus modeste. Pourtant, la structuration verticale des masses d'eau engendre aussi une dynamique verticale des organismes, à différentes échelles temporelles. Cette dynamique des organismes de bas niveau trophique se répercute sur le comportement de recherche alimentaire des prédateurs marins grands plongeurs qui vont adapter leurs plongées à la distribution

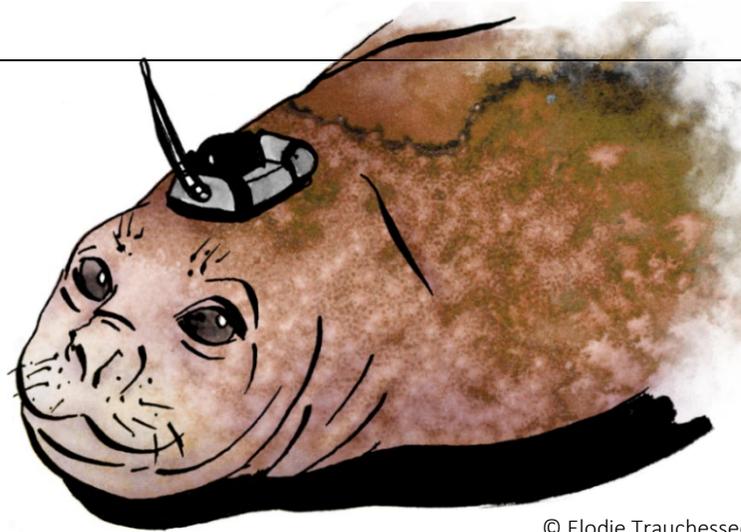
verticale de leurs proies. La compréhension de la distribution des animaux grands plongeurs dans les 3 dimensions constitue un apport essentiel pour la définition de leurs habitats trophiques. Peu de jeu de données contiennent une information aussi riche que celui collecté depuis plus d'une décennie par les éléphants de mer. Les données collectées par le *bio-logging* sur ces prédateurs le long de leurs trajets semble être une source d'information idéale pour procéder à cette caractérisation d'habitat.

Le second volet de cette thèse s'intéresse à l'utilisation des données *in-situ* échantillonnées à haute fréquence, sans procéder à un résumé de l'information océanographique à des moyennes par profils, afin d'identifier la variabilité verticale dans cette information et *in fine* de proposer un modèle identifiant l'habitat vertical des éléphants de mer.

L'obtention d'une donnée océanographique aussi précise que celle collectée par les éléphants de mer Austraux n'est possible que pour très peu d'animaux, facilement accessibles et qui montrent une forte fidélité à leur site de reproduction. De ce point de vue, l'éléphant de mer constitue cette exception au sein du groupe des mammifères grands plongeurs, effectuant des plongées jusque dans la strate bathypélagique. En effet, les autres espèces de ce groupe restreint sont des cétacés dont l'approche est beaucoup plus complexe, ce qui écarte la possibilité de les équiper avec des balises échantillonnant autant de variables que celles déployées sur les pinnipèdes. Même si cela est envisageable, le temps d'attache à l'animal demeure très court, souvent moins d'une journée, la donnée serait loin d'être d'une qualité comparable avec celle issue de balises recueillant de l'information sur plus d'un mois. Néanmoins, les bases de données océanographiques telles celles de la NOAA ou de COPERNICUS donnent accès à une information verticale des principales variables caractérisant les masses d'eau. Issues de modèles de circulation, elles pourraient pallier le manque de données *in situ* dans le but de mieux caractériser les variabilités verticales des environnements rencontrés par les cétacés. Dans le cas de la baleine à bec de Blainville, cette approche pourrait faciliter l'identification des liens entre sa stratégie de recherche alimentaire et les conditions environnementales, ces dernières pouvant conditionner la distribution verticale de ses proies. Cette approche pourrait constituer une fondation au futur développement de modèles d'habitat en 3 dimensions pour cette espèce qui se heurte à des nuisances grandissantes.

Le troisième chapitre de cette thèse se focalise sur l'utilisation de la méthode développée sur les données issues des balises déployées sur les éléphants de mer sur un autre modèle de mammifère marin grand plongeur, pour lequel la quantité d'information est plus faible, les baleines à bec de Blainville. Ce chapitre se questionne sur la possibilité d'identifier l'habitat trophique vertical de ces cétacés dans un contexte d'une espèce concernée par des objectifs de conservation.

CHAPITRE 2: MATERIEL ET METHODE



© Elodie Trauchessec

Contenu

2.1	<i>L'éléphant de mer Austral : mammifère des extrêmes</i>	22
2.1.1	<i>Démographie et distribution</i>	22
2.1.2	<i>Cycle biologique</i>	24
2.1.3	<i>Comportement alimentaire</i>	25
2.2	<i>Les baleines à bec</i>	26
2.2.1	<i>Démographie et distribution</i>	26
2.2.2	<i>Comportement alimentaire</i>	27
2.2.3	<i>Une menace profonde : la pollution acoustique</i>	28
2.3	<i>L'acoustique active</i>	30
2.3.1	<i>Intérêt de l'acoustique marine</i>	30
2.3.2	<i>Résumé des principes de l'acoustique</i>	31
2.3.3	<i>Application de l'acoustique à l'écologie marine</i>	32
2.4	<i>Balises utilisées et leur déploiement sur les animaux</i>	34
2.4.1	<i>Eléphant de mer Austral</i>	34
2.4.2	<i>Baleine à bec de Blainville</i>	36
2.5	<i>L'analyse des données fonctionnelles</i>	37
2.5.1	<i>Les données fonctionnelles</i>	37
2.5.2	<i>Reconstruction des profils</i>	38
2.5.3	<i>Analyses en Composantes Principales pour des données Fonctionnelles (ACPF)</i>	39

2.1 L'éléphant de mer Austral : mammifère des extrêmes

2.1.1 Démographie et distribution

Parmi les 18 espèces connues de la famille des phocidés (sans compter le phoque moine des Caraïbes disparu en 1950), l'éléphant de mer austral (*Mirounga leonina*) est le plus grand représentant de cette famille. Les mâles sont en moyenne 40 % plus lourds que leurs cousins de l'hémisphère Nord, l'éléphant de mer du nord, *Mirounga Angustirostris*, qui se retrouvent sur la côte Pacifique nord-américaine, des rivages de la Californie jusqu'au golfe de l'Alaska (Lowry et al. 2014). La distribution de l'éléphant de mer austral, modèle biologique étudié dans la présente thèse, est moins restreinte, et englobe tout l'océan Austral, en remontant jusqu'au 40^e parallèle sud pour les populations les plus septentrionales, dont celle de la péninsule Valdés, en Argentine (Campagna and Lewis 1992). Cette espèce est également connue pour présenter le dimorphisme sexuel le plus notable chez les mammifères (Tarnawski et al. 2014) ; les mâles adultes pouvant peser jusqu'à plus de cinq fois le poids des femelles (Laws 1953). En effet, alors que les femelles présentent une taille comprise entre 2,5 m et 3 m, pour un poids moyen de 450 kg, les mâles les plus imposants peuvent atteindre une taille dépassant les 5 m, et un poids supérieur à 2 tonnes (Boeuf and Laws 1994).

Au sein de cette espèce, nous pouvons distinguer quatre populations génétiquement distinctes : (i) la population inféodée au secteur Atlantique de l'océan Austral, comprenant la Géorgie du sud, (ii) celle évoluant sur les îles subantarctiques du secteur Indien de l'océan Austral, intégrant les îles Kerguelen, (iii) la population du secteur Pacifique évoluant sur les îles au sud de la Nouvelle-Zélande dont l'île Macquarie, et (iv) une population isolée, représentée uniquement au niveau de la péninsule Valdés en Argentine (Slade et al. 1998, Rus Hoelzel et al. 2001) (Figure 2.1). Dans la présente thèse, seules les populations de Kerguelen et de la péninsule Valdés sont étudiées. Les éléphants de mer austraux ont été la cible d'une chasse commerciale intense à partir de la fin du XIX^e siècle et qui s'est prolongée jusque dans les années 1960, visant à transformer la graisse de l'animal en une huile à forte valeur ajoutée. Ramenée à des densités très faibles, la population globale a continué de décliner jusque dans les années 1990. Néanmoins, cette tendance générale masque des dynamiques divergentes entre les populations, avec les populations du secteur Atlantique et de la péninsule Valdés qui se sont maintenues, contrairement aux populations des secteurs Pacifique et Indien (Mcmahon et al. 2003, Hindell et al. 2016, 2017). La dernière estimation en date fait note d'une population globale d'environ 750 000 individus. Pour Kerguelen, la tendance est à l'augmentation après le déclin marqué entre les années 1960 et 1990 (Guinet et al. 1999,

Authier et al. 2011), et l'on estime pour Kerguelen que la population totale est de l'ordre de 300 000 individus au moins (Joris Laborie, communication personnelle). Pour la population de la péninsule Valdés, la dernière estimation de population fait état d'environ 34 000 individus (Lewis and Eder 2021).

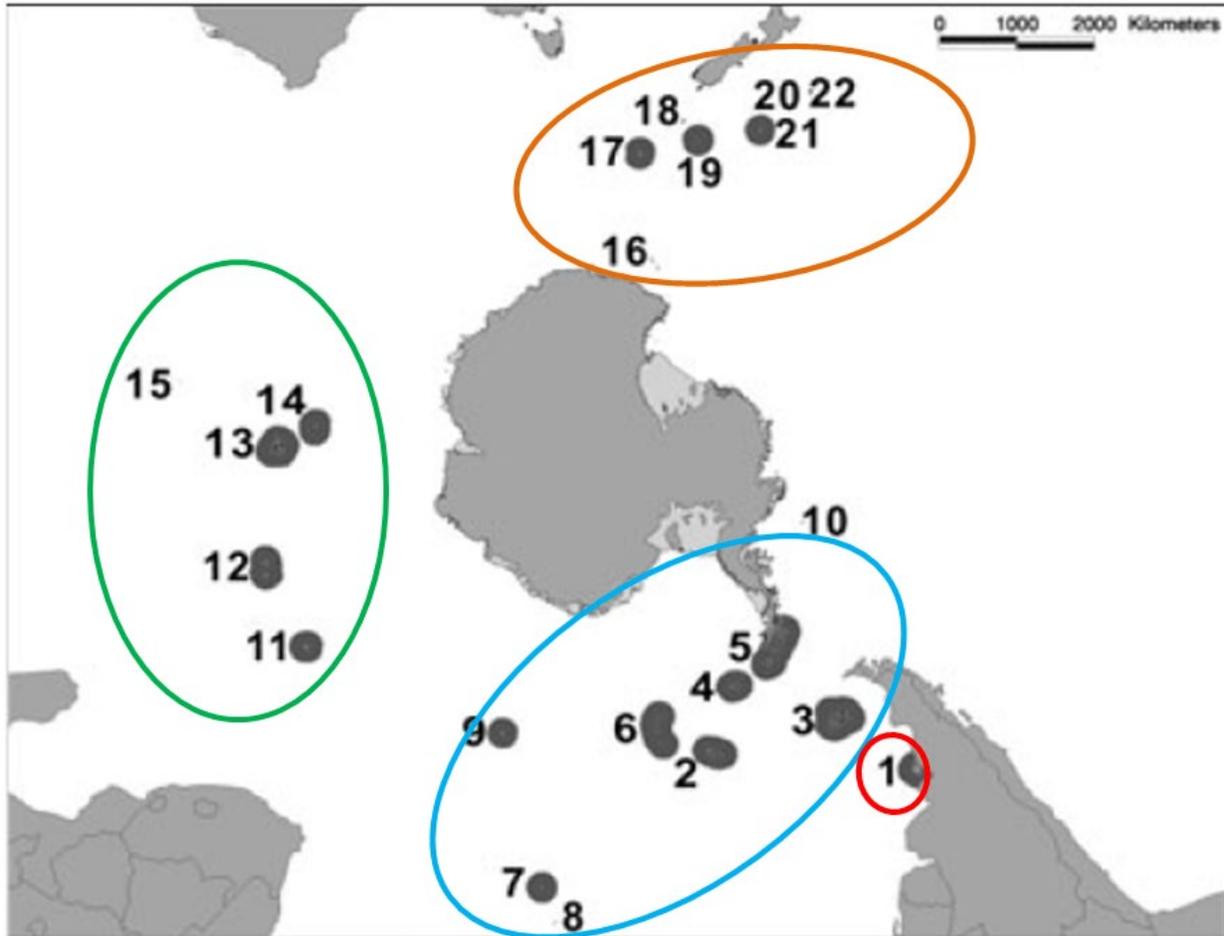


Figure 2.1 : Distribution des quatre principales populations d'éléphants de mer austraux, avec la population des secteurs Indien (verte), Atlantique (bleue), Pacifique (orange) de l'océan Austral et la population isolée d'Argentine (rouge). Les différentes sous-populations se répartissent sur 1, Péninsule Valdés ; 2, Géorgie du Sud ; 3, Îles Falkland ; 4, Îles Orkney du Sud ; 5, Îles Shetland du Sud ; 6, Îles Sandwich du Sud ; 7, Île Gough ; 8, île Tristan da Cunha ; 9, Île Bouvet ; 10, Île Peter I ; 11, Îles du Prince Edouard ; 12, Îles Crozet ; 13, Îles Kerguelen ; 14, Île Heard ; 15, Îles St. Paul et Amsterdam ; 16, Îles Balleny ; 17, Île Macquarie ; 18, Île Auckland ; 19, Île Campbell ; 20, Île Bounty ; 21, îles Antipodes ; 22, Île Chatham. Modifié d'après McMahon et al., 2005a.

2.1.2 Cycle biologique

Le cycle de vie des éléphants de mer peut être découpé sur une base annuelle, en quatre périodes. Deux ont lieu à terre, la reproduction et la mue, représentant des périodes pendant lesquelles les femelles jeûnent pendant environ un mois en puisant dans leurs réserves énergétiques. Entre ces deux périodes, ces animaux effectuent des séjours en mer, ce qui représente environ 83 % de leur temps de vie (Hindell et al. 1991, McIntyre et al. 2010), afin de s'alimenter et de reconstituer les réserves énergétiques nécessaires à leur survie, à leur reproduction et à la mue.

Les éléphants de mer ont un mode de reproduction polygyne. Les femelles se regroupent en harems composés d'une trentaine d'individus, en moyenne, lors de la période de reproduction. Pour les mâles, le contrôle du harem est déterminé par leur taille et l'issue de leurs combats avec d'autres mâles. Bien que la maturité sexuelle des mâles soit acquise autour de 4 à 6 ans, les mâles n'ont véritablement accès à la reproduction et un statut de « pacha » qu'à partir d'un âge de 10 à 11 ans. Le « pacha » (ou *beachmaster*) veille à ce que les mâles dits périphériques, dont la taille et/ou la condition physique ne leur permet pas de prétendre à la domination d'un harem, ne tentent pas de s'accoupler avec les femelles constituant son harem. Les femelles atteignent la maturité sexuelle entre 3 et 4 ans (Pistorius et al. 2004).

La période de reproduction commence quand les premiers mâles arrivent à terre en août, à la fin de l'hiver austral, afin de défendre une portion de plage où les femelles viendront s'installer à partir de la mi-septembre, au terme de leur gestation. Elles mettent bas d'un unique petit dans les jours qui suivent leur arrivée, et l'allaitent pendant 22 jours en moyenne. La masse des petits passe ainsi de 40 kg à la naissance à 110 kg au sevrage (Guinet et al. 1999). La période des mises bas s'étend de la mi-septembre à la fin octobre. L'accouplement se déroule quelques jours avant le départ en mer des femelles, pour le voyage qualifié de post-reproducteur. Ce départ correspond au sevrage du petit, entre la fin octobre et le début novembre. À l'issue de ce voyage de post-reproduction, pendant lequel les éléphants de mer adultes s'alimentent en mer, ils reviennent à terre pour muer au cours de l'été austral, de la mi-décembre à la fin janvier.

En fonction de leur âge et de leur sexe, le retour des individus à terre pour la mue s'étale de mi-décembre à fin mars. Ces retours débutent par les très jeunes individus des deux sexes, suivis des mâles sub-adultes n'ayant pas participé à la reproduction, puis des femelles adultes, pour s'achever par le retour à terre des mâles reproducteurs (Bradshaw et al. 2004). Lors de la mue, les animaux renouvellent l'intégralité de leur pelage et de leur épiderme. Cette mue intégrale nommée mue catastrophique,

représente un coût énergétique important et de fortes contraintes de thermorégulation (Slip et al. 1992). Au terme de la mue, qui s'étale en moyenne sur quatre semaines, les individus repartent pour de longs mois en mer, période nommée voyage post-mue.

2.1.3 Comportement alimentaire

La majeure partie de l'année, les éléphants de mer sont en recherche alimentaire en mer, et passent l'essentiel de leur temps en plongée. Les plongées sont de deux types : la première catégorie correspond à des plongées de repos ou de dérive passive, pendant lesquelles l'animal dérive passivement dans la colonne d'eau. La vitesse verticale, positive ou négative, lors de ces phases de dérive varie au cours du trajet en mer en fonction des variations de la condition corporelle (i.e. état d'engraissement des individus). La deuxième catégorie de plongées correspond aux plongées de recherche alimentaire, qui représentent environ 95 % des plongées effectuées. Ces dernières durent en moyenne 20 minutes, et interviennent 40 à 60 fois par jour, avec un temps record de 120 minutes en apnée (Hindell et al. 1992). Entre deux plongées, la récupération en surface dure entre 2 et 3 minutes selon la durée de la plongée précédente. Les profondeurs moyennes atteintes par les femelles, de l'ordre de 470 ± 50 m, sont généralement inférieures à celles atteintes par les mâles autour de 550 ± 200 m, avec un record enregistré à 2149 m (McIntyre et al. 2010). Ces moyennes masquent la grande variabilité existant entre les profondeurs de jour et de nuit, notamment due aux migrations nyctémérales de leurs proies. De jour, il est fréquent que les plongées pour les deux sexes dépassent les 800 mètres, tandis que de nuit, il est rare qu'elles dépassent les 400 mètres (Biuw et al. 2007, Guinet et al. 2014).

La distribution des zones d'alimentation des éléphants de mer est circumpolaire, et s'étend en latitude de 40°S à l'Antarctique. Ils parcourent plusieurs milliers de kilomètres lors de leurs voyages alimentaires. Les individus de Kerguelen privilégient plusieurs zones : alors que les mâles adultes visent les plateaux de Kerguelen et antarctique pour la recherche de proies benthiques ou épi-benthiques (Bailleul et al. 2010), les femelles et les jeunes mâles, s'alimentent essentiellement dans la colonne d'eau, en privilégiant les zones frontales en milieu océanique, dans les eaux antarctiques de la zone marginale des glaces ou dans les eaux subantarctiques (Ducatez et al. 2008, Bailleul et al. 2010, Hindell et al. 2021)

Les profondeurs visées tendent à correspondre aux zones contenant les plus fortes densités de leurs proies de prédilection, à savoir les myctophidés (Cherel et al. 2010) pour les individus affichant une stratégie d'approvisionnement pélagique. Les myctophidés constituent la ressource majoritaire mais non

exclusive des femelles éléphant de mer, qui s'alimentent également de céphalopodes. Trois espèces de ces petits poissons lanternes semblent être les plus appréciées par les femelles : *Gymnoscopelus nocholsi*, *Electrona Antarctica* et *E. carlsbergi* (Cherel et al. 2008). Ces trois espèces sont connues pour être des organismes bioluminescents, capables de produire de la lumière, que ce soit pour communiquer, attirer des proies ou déstabiliser les prédateurs dans l'obscurité de la couche mésopélagique (Catul et al. 2011, Goulet et al. 2020). Les mâles se nourrissent à des niveaux trophiques plus élevés, tels des céphalopodes (*Gonatus antarcticus* et *Psychroteuthis glacialis* (Slip 1995, Daneri and Carlini 2002), ou la légine australe (*Dissotichus eleginoides*), qu'ils trouvent au niveau des plateaux de Kerguelen et antarctique.

Les travaux effectués au cours de cette thèse portent exclusivement sur des individus femelles, qui effectuent en grande majorité des plongées pélagiques.

2.2 Les baleines à bec

2.2.1 Démographie et distribution

Les baleines à bec font partie des cétacés aux mœurs cryptiques, peu visibles en surface, dont les données d'observation sont drastiquement limitées comparé à la majorité des autres cétacés (Barlow et al., 2015). L'approche de ce groupe d'odontocètes (cétacés à dents) est tellement difficile que sur les 24 espèces recensées, 6 sont trop rarement observées pour leur attribuer un statut de protection (McLeod et al., 2006, IUCN 2020). Parmi les espèces les plus communément observées, et par extension les plus étudiées, peuvent être citées la baleine à bec commune (*Hyperoodon ampullatus*) présente uniquement dans l'Atlantique Nord, la baleine à bec de Cuvier (*Ziphius cavirostris*) ayant une distribution globale, et la baleine à bec de Blainville (*Mesoplodon densirostris*), rencontrée dans tous les océans entre les 40^e parallèles Nord et Sud, excepté en Méditerranée (Figure 2.2, IUCN map). Bien que considérées comme espèces communes, leurs statuts de conservation n'ont été établis que très récemment, les données étant considérées comme insuffisantes jusqu'à l'évaluation de 2008 (IUCN 2020). En 2020, la baleine à bec de Blainville rejoint la liste des « préoccupations mineures » de l'IUCN. Cette espèce, désignée par mésoplodon ci-après, est le sujet d'étude du dernier chapitre de cette thèse, et toute prochaine référence aux baleines à bec ne concernera que cette espèce. La baleine à bec se retrouve au niveau des talus océaniques avec des pentes comprises entre 6 et 23 % (Claridge 2006, Hazen et al. 2011), ce qui explique leur proximité directe près d'îles volcaniques dépourvues de plateau continental, comme les archipels

d'Hawaii et des Canaries. Espèce sociale, les mésoplodons sont couramment observés en groupes de 3 à 7 individus, composés généralement d'un mâle et d'un groupe de femelles, éventuellement accompagnées de leur petits (Claridge 2006).



Legend
 EXTANT (RESIDENT)

Compiled by:
 IUCN (International Union for Conservation of Nature) 2012

Figure 2.2 : Distribution mondiale des baleines à bec de Blainville (*Mesoplodon densirostris*). D'après IUCN 2012.

2.2.2 Comportement alimentaire

Le régime alimentaire des mésoplodons a d'abord été déterminé par l'étude des contenus stomacaux prélevés sur des individus échoués, montrant que leur régime était essentiellement composé de poissons et de céphalopodes mésopélagiques (Santos et al. 2007). Les mésoplodons réalisent en effet des plongées très profondes pouvant largement dépasser les 2000 mètres de profondeur (Schorr et al. 2009, Abecassis

et al. 2015), avec des durées maximales proches de l'heure (Baird, 2006). Présenter des durées moyennes de plongée serait discutable, car selon les populations étudiées, les comportements de plongée peuvent montrer de grandes différences. Les groupes évoluant au large des Bahamas plongent à des profondeurs moyennes de 500 m pour des maximums à 1300 m (Hazen et al. 2011, Claridge 2013), alors que ceux résidant autour d'Hawaii plongent en moyenne à des profondeurs proches de 1000 m (Abecassis et al., 2015). Pour repérer leurs proies dans les couches aphotiques où elles vont se nourrir, les mésoplodons utilisent l'écholocation. Il est possible de connaître avec précision les événements de capture de proies, la signature des échos produits lors de la rencontre d'une proie étant très spécifique (Johnson et al. 2004, 2008). Bien que les profondeurs visées le jour et la nuit semblent identiques pour les populations d'Hawaii et des Bahamas (Hazen et al. 2011, Henderson et al. 2016), les individus suivis aux Canaries montrent un changement significatif de profondeur, avec des plongées plus profondes de jour que de nuit (Arranz et al. 2011). L'étude d'Arranz et al., 2011 suggère également que les mésoplodons des Canaries alternent leurs stratégies alimentaires, avec la moitié de leurs captures réalisées sur la partie basse de la DSL, autour de 800 m, et au moins 43 % de leurs captures associées à des proies épi-benthiques réalisées au-delà de 900 m de profondeur. La diversité des stratégies d'alimentation entre les populations suggère que le comportement de plongée de cette espèce répond directement aux variations de distribution verticale de leurs proies selon les localités (Henderson et al. 2016, Benoit-Bird et al. 2020).

Ce comportement alimentaire extrême, combiné à leur taille modeste pour des cétacés grands plongeurs (moins de 5 mètres), suggère que la stratégie d'alimentation de cette espèce est un compromis fragile entre les fortes dépenses énergétiques pour atteindre les couches bathypélagiques et la forte valeur nutritive de leurs proies (Joyce et al. 2020).

2.2.3 Une menace profonde : la pollution acoustique

À ce contexte de faibles connaissances s'ajoutent des menaces grandissantes sur les populations, notamment une mortalité additionnelle due aux bruits de forte intensité produits par les activités humaines, comme les sonars de fréquence moyenne (3-8 kHz), utilisés lors d'entraînements militaires (Balcomb III and Claridge 2001, Filadelfo et al. 2009). L'exposition des baleines à bec à ces sons de forte intensité provoque leur intimidation et leur fuite, les amenant parfois à des accidents de décompression mortels (Fernández et al. 2005, Bernaldo de Quirós et al. 2019). Outre ces événements sporadiques conduisant à des échouages de masse, de récentes études suspectent que leur exposition régulière aux bruits pourrait entraver la communication avec leurs congénères (Soto et al. 2006), ou induire des effets

sub-létaux sur le long terme potentiellement responsables du déclin de certaines populations (Moore and Barlow 2013). En effet, dans les zones où les baleines sont exposées à des émissions de sonars tactiques militaires à moyenne fréquence de façon répétée, des arrêts prématurés réguliers de leurs plongées d'approvisionnement ou leur fuite des zones propices à la rencontre de leurs proies hautement énergétiques sont observés (Claridge 2013, Joyce et al. 2017), et pourraient avoir des effets négatifs à long terme sur leur survie. Par ailleurs, la topographie des fonds marins peut également être un facteur jouant sur la réaction de l'animal, le fond pouvant réfléchir le son avec plus ou moins d'intensité (Filadelfo et al. 2009). La prévention de ces risques, qui est exigée par plusieurs niveaux de législation (Directive Cadre Stratégie pour le Milieu Marin au niveau Européen, *Marine Mammals Risk Mitigation* au niveau des pays de l'OTAN), nécessite un approfondissement de la connaissance de l'habitat, dans ses dimensions horizontales et verticales, de ces mammifères marins grands plongeurs.

La distribution spatiale des espèces de baleines à bec les plus couramment observées (*M. densirostris*, *Ziphius cavirostris*) a été récemment modélisée par des approches groupant et standardisant de nombreux protocoles d'observation différents (Virgili et al. 2017, 2021, Cañadas et al. 2018). L'agrégation des données doit se faire parfois entre des observations effectuées dans des écosystèmes distincts, ce qui peut masquer les différences régionales des relations entre la présence des cétacés et les prédicteurs environnementaux (Mannocci et al. 2017). Les meilleurs prédicteurs de ces modèles d'habitat de baleines à bec sont les variables bathymétriques, ou topographiques comme la distance au talus continental, alors que les variables de surface n'ont qu'un faible pouvoir explicatif de la présence de ces cétacés. Cela suggère que la dynamique trophique entre les producteurs primaires et les proies méso- et bathypélagiques des baleines à bec (Spitz et al. 2011) n'est ni directe, ni instantanée (Latasa et al. 2014). Pour prendre en compte la variabilité spatiale mais également verticale de ses proies, Virgili et al., 2021 ont intégré comme prédicteurs les sorties d'un modèle de dynamique écosystémique spatialisé des niveaux trophiques inférieurs et intermédiaires (SEAPODYM, Lehodey et al. 2010). Cependant, aucune variable issue du modèle SEAPODYM n'a été sélectionnée par le modèle de Virgili et al. (2021), qui met en cause une limitation de ce modèle écosystémique. En effet, SEAPODYM fournit des estimations spatialisées d'abondance des niveaux trophiques intermédiaires jusqu'à 1000 m de fond. Cependant, cette profondeur est souvent dépassée par les baleines à bec de Blainville lors de leurs plongées d'approvisionnement, et environ 40% de leurs captures seraient associées à des proies démersales (Arranz et al. 2011). Ces récents constats soulignent l'importance de pouvoir intégrer dans les modèles d'habitats des mammifères marins grands plongeurs des variables environnementales biotiques et

abiotiques décrivant la colonne d'eau dans son ensemble, afin de mieux appréhender l'utilisation de l'habitat par ces animaux dans les trois dimensions.

2.3 L'acoustique active

2.3.1 Intérêt de l'acoustique marine

Si l'acoustique est un moyen de communication répandu chez de nombreuses espèces animales terrestres, elle est essentielle pour les espèces marines, qui utilisent des sons non seulement pour communiquer, mais également pour se repérer ou localiser leurs proies. L'usage d'ondes sonores en milieu marin est d'autant plus efficace que leur propagation dans l'eau est 5 fois plus rapide que dans l'air (1482 m.s^{-1} contre 340 m.s^{-1} respectivement). Les ondes sonores peuvent ainsi atteindre des niveaux d'énergie plus élevés, avec une atténuation plus limitée que dans l'air, ce qui facilite leur propagation sur de longues distances.

Imitant le principe de l'écholocation des cétacés, l'échantillonnage des environnements marins peu visibles et difficiles à étudier par des moyens mécaniques s'est spontanément tourné vers des méthodes acoustiques, et s'est propagé aux domaines de la géologie, de la physique des océans et de la biologie marine (Lurton and Cuchieri 2011). Les échantillonnages acoustiques peuvent se distinguer en deux approches différentes. La première est l'enregistrement des sons produits dans le milieu marin à l'aide d'hydrophones, microphones destinés à enregistrer les ondes sonores se propageant dans l'eau, comme par exemples les vocalisations émises par des cétacés, les ondes sismiques ou les phénomènes météorologiques. Cette approche, nommée acoustique passive, est largement utilisée pour estimer les abondances de cétacés en un point fixe à travers les vocalisations émises, et a pu aisément être adaptée au *bio-logging* (Johnson and Tyack 2003). En effet, placées sur des baleines à bec, ces sondes acoustiques ont permis d'enregistrer l'ensemble des vocalisations émises au cours des plongées, et l'on a pu déterminer par exemple que les captures de proie étaient associées à un type de vocalisation particulier (Johnson et al. 2004).

La seconde approche acoustique est l'acoustique active. Elle nécessite l'émission d'une onde sonore, qui est ensuite réfléchiée par tout objet se trouvant sur son trajet. Ce signal acoustique qui revient partiellement au niveau de l'émetteur, nommé l'écho, est enregistré puis analysé. Dans le cas de l'acoustique active en milieu marin, l'émetteur et récepteur du signal sonore est désigné sous le terme

générique de « SONAR » (pour **SO**und, **NA**avigation **R**anging). Parmi les systèmes de sonar, le plus couramment utilisé dans le cadre des recherches sur la détermination des abondances et de la distribution des ressources halieutiques est l'échosondeur. Le plus souvent placé sous la coque d'un navire, son faisceau acoustique est dirigé verticalement vers le fond des océans. Les études réalisées par échosondeur ont permis de mieux comprendre la structure des communautés mésopélagiques et d'en évaluer la biomasse. Cette approche permet également de mettre en évidence la migration nyctémérale de ces organismes (Benoit-Bird et al. 2009, Bianchi and Mislan 2016).

2.3.2 Résumé des principes de l'acoustique

Une onde acoustique se définit comme la succession des compressions et des expansions qui affectent les particules constituant un milieu. Elle peut être décrite par plusieurs paramètres dont sa durée, sa fréquence, sa longueur d'onde, son intensité et sa célérité. Sa longueur d'onde, distance entre deux cycles consécutifs en un même point de sa période, peut se déterminer à l'aide de sa fréquence (f) et de sa célérité (c) :

$$\lambda = c * f \quad (2.1)$$

Les approches acoustiques mesurent l'intensité d'une onde, ou plus exactement le rapport entre l'intensité de l'onde émise et l'onde reçue.

Dans le cas de l'acoustique active, le but est d'échantillonner le milieu marin afin d'obtenir des informations quantitatives sur la densité, la position géographique ou verticale, et le comportement des cibles détectées. La cible désigne tout objet présent dans le faisceau incident capable de réfléchir le signal acoustique, pouvant être une particule organique ou inorganique, ou les interfaces entre deux milieux comme la surface ou le fond. Tout sonar fonctionne sur l'émission d'une impulsion sonore de très courte durée (nommé « ping »), par le biais d'un transducteur opérant la transformation d'une oscillation électrique en oscillation acoustique. L'écho de cette impulsion, réfléchi par un ensemble de cibles, sera ensuite réceptionné et mesuré par ce même transducteur. Le temps nécessaire à l'onde pour être émise, réfléchi et revenir au transducteur est proportionnel à la distance entre le transducteur et la cible. C'est en mesurant le temps s'écoulant entre l'émission et la réception de la même onde acoustique qu'est calculée la distance de la cible au transducteur. L'onde acoustique est d'abord émise avec un niveau d'énergie connu (*Source Level*), qui dépend du transducteur et de ses caractéristiques électroacoustiques. Avant d'atteindre une cible, ce signal va subir des pertes d'énergie lors de sa propagation dans le milieu

(*Transmission Loss*), dues à l'absorption du milieu. Plus les fréquences émises sont élevées, plus la perte de signal est importante. Cette perte va également s'appliquer lors du trajet de l'onde réfléchie depuis la cible jusqu'au transducteur (Figure 2.3). Cette perte sera compensée par une fonction de correction du signal en fonction de la distance entre le transducteur et sa cible. Ainsi, la réponse acoustique de la cible pourra être exprimée comme le ratio entre l'intensité émise (I_1) et celle reçue (I_2), appelé indice de cible, ou plus communément appelé *Target Strength (TS)*.

$$TS = 10 * \log_{10} \left(\frac{I_1}{I_2} \right) \quad (2.2)$$

Le rapport entre la puissance émise I_1 et celle rétro-réfléchie I_2 est exprimé non pas dans l'unité mesurée, généralement $W.m^2$, mais en décibels. En effet, les amplitudes entre les fortes et les faibles valeurs d'intensité peuvent impliquer de très nombreux ordres de grandeur. Le décibel, unité logarithmique, permet d'exprimer les changements d'intensité dans une gamme de valeur réduite.

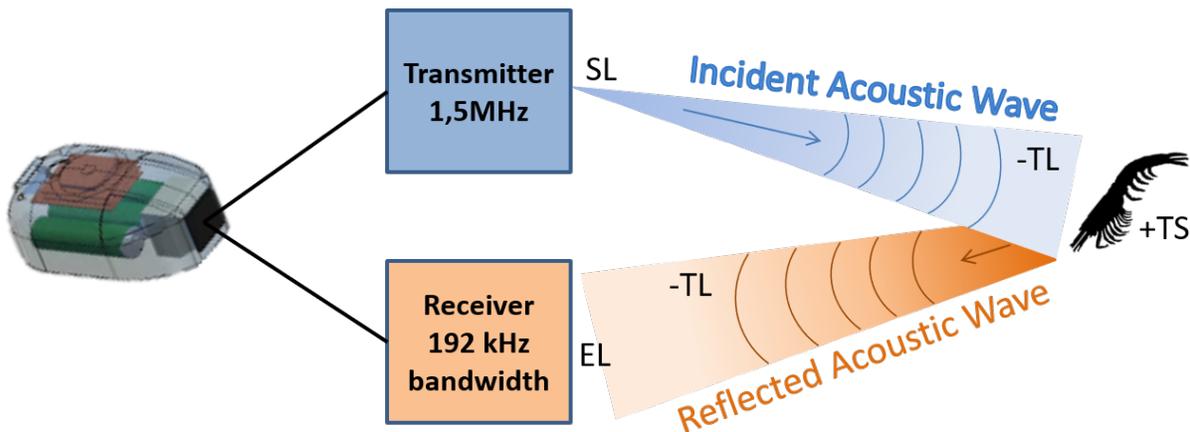


Figure 2.3 : Schéma théorique d'un ping acoustique, décrivant l'équation du sonar $EL = SL - 2TL + TS$, avec SL : Source Level ; EL : Received Echo Level ; TL : Transmission Loss et TS : Target strength

2.3.3 Application de l'acoustique à l'écologie marine

L'enregistrement des signaux acoustiques produits par les cétacés a permis des avancées majeures dans la compréhension de leur utilisation de l'habitat pélagique et des interactions avec leurs proies (Gannon et al. 2005, Baumann-Pickering et al. 2013). Le *sonar tag* (dont nous faisons référence en français

par le terme « micro-sonar »), développé par Pauline Goulet et Mark Johnson (Goulet et al. 2019) s'est inspiré du principe de l'écholocation pour pouvoir le transposer sur des prédateurs marins n'en possédant pas la faculté. Le micro-sonar a été conçu pour opérer à très haute fréquence, 1,5 MHz, et ce pour trois raisons. D'une part afin de réduire la taille du transducteur, la longueur d'onde émise étant proportionnelle à la taille du transducteur. D'autre part, de très courtes longueurs d'ondes permettent d'insonifier des organismes de petite taille. Enfin, utiliser des très hautes fréquences permet de s'assurer que le son émis sera inaudible par les animaux sur lesquels est déployé le micro-sonar. L'intégration d'un sonar dans des balises pouvant se déployer sur des animaux s'est heurté aux défis que représente la miniaturisation d'un système sonar. D'une part, l'émission à haute fréquence d'une onde sonore nécessite une grande quantité d'énergie. D'autre part, le stockage de la donnée ainsi récoltée exige une grande capacité de stockage numérique. Les progrès réalisés sur ces deux aspects ont récemment permis le développement d'un sonar d'une taille adéquate pour son déploiement sur des mammifères marins. Comme la taille du transducteur conditionne la longueur d'onde du signal produit, les petites dimensions de 15 x 15 x 1 mm (largeur x hauteur x épaisseur) de celui intégré dans le micro-sonar le contraignent à émettre dans les très hautes fréquences (1,5 MHz), résultant en un angle de faisceau de 3,4°. Le niveau sonore du signal émis, ou *Source Level*, a été mesuré à 190 dB re : 1 µPa à 1 m. Chaque *ping* a une durée d'émission de 10,4 µs, et le signal de retour est enregistré à une fréquence de 192 kHz, ce qui correspond à une distance d'acquisition maximale de 6 m pour une fréquence d'acquisition (*ping rate*) de 12,5 Hz.

L'application de l'acoustique à l'écologie marine s'appuie sur d'autres développements, notamment pour l'indice de réflexion volumique, traduisant la somme des réflexions de l'ensemble des cibles insonifiées. Néanmoins dans le cas du micro-sonar, la résolution spatiale très fine du signal acoustique permet d'identifier et de compter des cibles individuelles, même de petite taille (< 4 mm), et ainsi de nous affranchir de l'utilisation de ces métriques, développées notamment pour les échosondeurs embarqués. Ces derniers opèrent généralement à une fréquence plus basse, ce qui engendre une résolution spatiale plus basse. En effet, la fine résolution spatiale du micro-sonar permet de distinguer des cibles qui seraient alors confondues dans le même signal, ce qui permet de dériver des informations sur la cible, comme sa taille, sans passer par des méthodes d'écho-intégration.

L'information issue du micro-sonar s'est montrée particulièrement pertinente pour révéler les relations à très fines échelles entre les éléphants de mer et leurs proies, en révélant des différences de stratégies de chasse entre les différents individus équipés. Néanmoins, ces événements de captures de

proie ne représentent qu'une petite fraction de l'ensemble de l'échantillonnage acoustique effectué le long des plongées des éléphants de mer (Chevallay et al., en préparation). Cette information inédite, à des résolutions spatiales très fines, et sur une large gamme de profondeur, renferme le potentiel d'apporter une nouvelle caractérisation de la colonne d'eau. Les caractéristiques techniques du micro-sonar en font un candidat adéquat pour l'observation des organismes ou des particules de l'ordre de quelques millimètres (Petiteau et al., en préparation). Le premier chapitre de cette thèse s'applique à explorer le signal acoustique issu de ce sonar à haute fréquence d'échantillonnage, et à identifier s'il est un outil pertinent pour permettre l'échantillonnage des niveaux trophiques intermédiaires, un compartiment d'importance.

2.4 Balises utilisées et leur déploiement sur les animaux

2.4.1 *Eléphant de mer Austral*

Les données récoltées à partir des balises déployées sur les éléphants de mer sont le support des deux premiers chapitres de cette thèse. J'ai pu participer au travail de terrain entre décembre 2019 et mars 2020, pour la récupération des balises déployées lors de la période de reproduction, et participer à la pose de balises sur les individus ayant terminé leur mue. Parmi la grande diversité de balises qui ont été posées sur des éléphants de mer, deux modèles ont surtout été pourvoyeurs des données utilisées dans cette thèse. La première est la balise CTD-SDRL (Figure 2.4) développée par le SMRU. D'un poids total de 545 g pour le modèle simple, elle échantillonne la température, la conductivité et la profondeur à une fréquence de 0,5 Hz, soit une mesure toutes les 2 secondes. L'antenne permet de communiquer la position de l'animal quasiment en temps réel, mais également de transmettre un résumé de l'information CTD pour tous les profils, ainsi que quelques profils en haute résolution, via le système ARGOS. Les données échantillonnées à haute fréquence sont archivées dans la mémoire interne de la balise, accessible uniquement lorsque la balise est récupérée au retour de l'animal équipé à terre.

Le micro-sonar quant à lui est une plus petite balise d'un poids de 200 g, dont les données échantillonnées sont uniquement archivées dans la mémoire interne. La balise comprend, en parallèle du sonar, une antenne GPS, un capteur de pression et de température, ainsi qu'un accéléromètre et un magnétomètre, les deux derniers étant triaxiaux (Figure 2.5). La consommation totale de l'appareil est de 27 mW, conférant une autonomie suffisante à la balise pour arriver à saturation de la mémoire interne de

64 GigaBits, correspondant à environ 30 jours d'acquisition. Afin de limiter la consommation et la saturation trop rapide de la mémoire interne, le sonar est programmé sur un cycle de fonctionnement alterné, par exemple en enregistrant sur 24 h, et en restant éteint sur les 24 h suivantes.

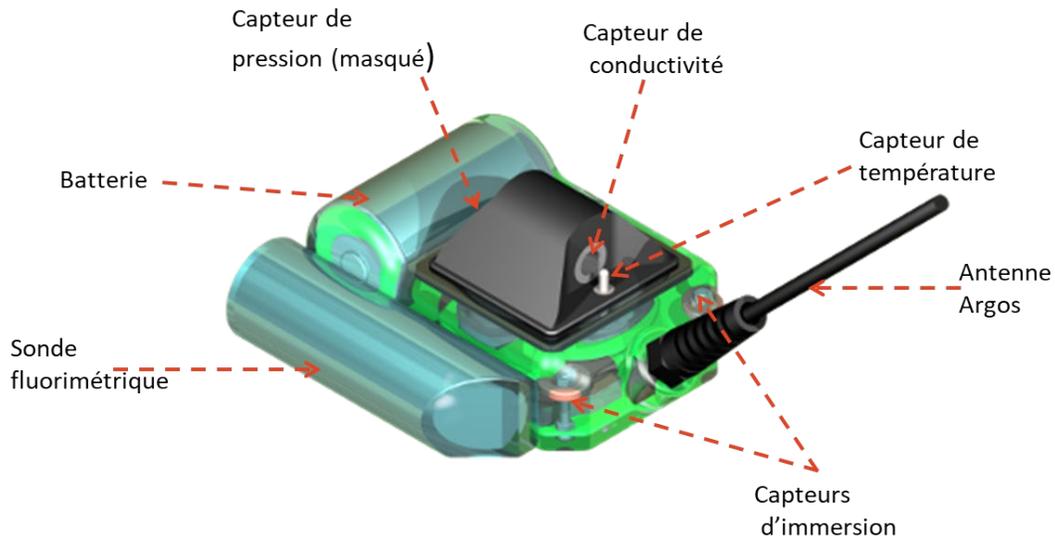


Figure 2.4 : Balise Conductivity-Temperature-Depth Satellite-Relayed Data Loggers développée au Sea Mammal Research Unit, St-Andrews.

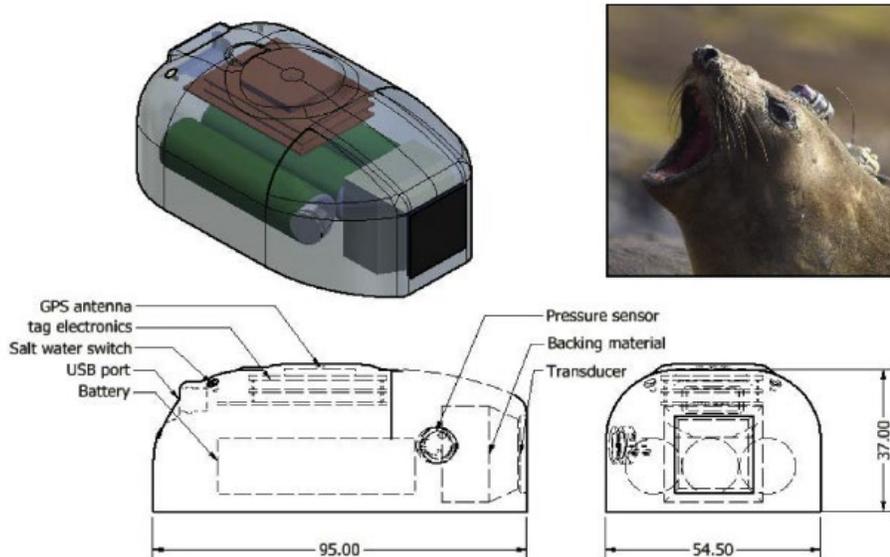


Figure 2.5 : Schéma légendé d'une balise sonar tag.

Une fois les balises correctement paramétrées et prêtes à être immergées, celles-ci sont préparées pour la pose. La face ventrale des balises est enduite d'une pâte polymère, sur laquelle est ensuite déposé un filet dans lequel passent deux colliers de serrage, serrant le tout. La femelle recevant l'appareil est choisie en fonction de sa condition corporelle, qui ne doit pas être trop faible. L'animal est approché de face par deux opérateurs qui placent une capuche de contention sur sa tête, permettant de le désorienter et de réduire le risque de morsure. Un des deux opérateurs se place alors sur l'avant de l'animal afin d'entraver ses mouvements, ce qui permet à un troisième opérateur d'anesthésier l'animal à l'aide d'une injection en intraveineuse dans la veine vertébrale extradurale d'un mélange en rapport 1 :1 de zolazépam et tilétamine. La dose employée pour une piqûre en intraveineuse est de 0,8 mL pour 100 kg. L'effet de l'anesthésie se fait sentir dans la minute, ce qui donne le départ de la procédure de pose des appareils enregistreurs. Les balises sont ainsi collées sur la fourrure du pinnipède préalablement nettoyée à l'acétone, puis une couche de colle Araldite est déposée à cet endroit. Le dessous de la balise est également enduit de colle avant d'être placé sur la zone engluée du pelage. L'animal se réveille de son anesthésie en moyenne une trentaine de minutes après l'injection de l'anesthésiant, ce qui laisse le temps à la colle de sécher et de bien maintenir les balises en place sur l'animal.

2.4.2 Baleine à bec de Blainville

Le travail du dernier chapitre s'appuie sur l'analyse de balises posées sur les baleines à bec habitant la zone côtière de l'île d'El Hierro, la plus à l'ouest de l'archipel des Canaries. Les appareils sont déployés dans le cadre du programme de recherche porté par Natacha Aguilar de Soto sur les Ziphidés des Canaries, avec le support de l'université de La Laguna (Tenerife, Espagne). Trois fois par an, une campagne d'environ 3 semaines est dédiée à l'étude des baleines à bec évoluant au sud de l'île d'El Hierro. Elle s'organise autour de deux équipes en mer et d'une équipe à terre. La timidité de ces animaux, leurs capacités extrêmes de plongée et le peu de temps qu'ils passent en surface (entre 2 et 3 minutes entre chaque plongée) nécessite un balayage visuel depuis un point en hauteur afin d'indiquer toute observation de baleine à bec aux deux équipes en mer. Une des deux équipes focalise son travail sur la prise de photographies afin de permettre un suivi temporel des individus par photo-identification, le déploiement d'hydrophones dans la zone fréquentée par les mésoplodons, ainsi que les biopsies nécessaires à leur sexage. L'autre équipe se concentre uniquement sur le déploiement des balises DTAGs (*Digital sound recording TAG*), développées par Mark Johnson et Tom Hurst, permettant l'enregistrement du son et des mouvements de l'animal (Johnson 2005). Le DTAG est placé dans une coque plastique reliée à 4 ventouses, permettant de les accrocher sur la peau des cétacés. Le déploiement, à l'aide d'une perche de 3 mètres,

nécessite que l'embarcation dédiée s'approche suffisamment de l'animal ciblé, ce qui rend l'opération peu aisée. Une fois posée la balise restera accrochée au mieux pendant 24 heures, puis flottera en surface tout en émettant un signal localisable par VHF, avant d'être récupérée par les équipes scientifiques.

2.5 L'analyse des données fonctionnelles

2.5.1 *Les données fonctionnelles*

Les statistiques inférentielles couramment utilisées dans le domaine de la biologie se basent sur des données vectorielles, c'est-à-dire des données résumées en des valeurs discrètes, qui peuvent être représentées par un nuage de points. Mais de nombreuses données peuvent être disponibles sous la forme de courbes, lesquelles sont décrites par une fonction. Ce cas de figure se rencontre souvent dans les analyses de données écologiques, notamment lorsque l'on traite des séries temporelles, relatant de l'évolution d'une variable dans le temps. La différence entre les données vectorielles et les données fonctionnelles peut être facilement illustrée avec l'analyse de la taille des organismes. La taille observée à un temps donné t dans la vie d'un organisme est une donnée vectorielle, étant décrite par une valeur de taille. En revanche, si cette taille est relevée régulièrement tout au long de l'ontogenèse de cet organisme, il est possible de relier l'ensemble des observations ; on obtient alors la courbe de croissance de cet organisme, que l'on peut décrire sous la forme d'une fonction. Dans les statistiques classiques, il est fréquent de se confronter à l'étude de courbes, mais celle-ci sont généralement associées à une droite, dont l'équation, $Y = aX+b$ est bien connue, pour en extraire a , le coefficient directeur de la droite. Par exemple dans le cas de l'étude de la taille d'un organisme, ce coefficient est le taux de croissance, descripteur discret, de valeur unique, de la croissance dans le temps. Un tel résumé de l'information, qui facilite la manipulation des données, s'affranchit néanmoins d'une part non négligeable d'information sur la courbe. Toujours dans l'exemple des courbes de croissances, celles-ci peuvent montrer des variabilités importantes, comme des accélérations ou des ralentissements de la croissance sur de courtes échelles, qui ne sont pas pris en compte lors de comparaison de moyenne de taux de croissance entre différents échantillons.

Les analyses fonctionnelles permettent ainsi de travailler directement avec des courbes échantillonnées, et de les comparer en utilisant les mêmes outils que ceux existants pour les données vectorielles (Ramsay and Silverman 2005). Les profils océanographiques, relevant de l'échantillonnage

régulier en profondeur de variables océanographiques, se représentent sous forme de courbes. Les approches basées sur des données fonctionnelles sont ainsi tout à fait adéquates pour l'étude des profils océanographiques, en donnant l'avantage de s'affranchir des irrégularités de l'échantillonnage, comme par exemple comparer des profils océanographiques dont le pas de profondeur d'échantillonnage est différent, et de travailler directement avec l'information contenue dans la forme des courbes. On vient alors estimer la fonction sous-jacente à la dynamique du processus échantillonné, et donc considérer la continuité des données sur la profondeur. L'hypothèse de continuité permet d'une part de considérer deux observations rapprochées corrélées, et ainsi utiliser des opérateurs de dérivation pour étudier la régularité des courbes. En océanographie, le travail sur les courbes de température et de salinité s'est montré particulièrement pertinent pour déterminer les variations de densité le long de la colonne d'eau. En effet, la densité des eaux, ou plus précisément leur masse volumique, est déterminée par leur température, et leur salinité en fonction de la profondeur. L'observation conjointe des profils de température et de salinité permet d'obtenir la densité de l'eau à la profondeur observée. Ainsi, les discontinuités de la densité sont utilisées comme des marqueurs de discrimination entre deux masses d'eau. En revanche, l'application de méthodes statistiques développées pour les données fonctionnelles est plus récente, et permet de manipuler de grands jeux de données (Pauthenet et al. 2017). La première étape nécessaire à l'application des approches fonctionnelles est la reconstruction des profils à partir des données échantillonnées discrètement sur une grille de profondeur régulière. Cette transformation revient à une interpolation s'il est considéré que les valeurs ne souffrent d'aucune erreur d'observation. À l'inverse, quand on considère la présence des erreurs d'observation, on parle alors de lissage.

2.5.2 Reconstruction des profils

On considère les profils discrets d'une variable échantillonnée (dans le cadre des présents travaux, la température (θ), la salinité (S) ou la quantité de lumière $\{X(z_1), \dots, X(z_p)\}$ (par souci de clarté ne sont conservées que la température θ et la salinité S dans la suite des développements). Ces données sont projetées dans un système de fonctions de base, un ensemble de fonctions connues ϕ_k qui sont mathématiquement indépendantes les unes des autres, et qui ont la propriété de pouvoir approximer arbitrairement n'importe quelle fonction en prenant une somme pondérée d'un nombre suffisamment grand K de ces fonctions. Le système de fonction utilisé ici est une base de B-splines, polynômes de degré 3, dont la forme est déterminée par une séquence de nœuds, ces derniers démarquant des intervalles sur la séquence de profondeur. Ainsi, tout profil n peut s'exprimer comme:

$$x_n^i(z) = \sum_{k=1}^K c_{n,k}^i \phi_k(z) + \varepsilon_k, i \in \{\theta, S\}, n = 1, \dots, N \quad (2.3)$$

Avec $c_{n,k}^i$ les coefficients des fonctions ϕ_k déterminant la forme de la fonction $x_n^i(z)$ pour i variables et K le nombre de coefficients de cette base. Le choix du nombre de fonctions K de la base va directement influencer la forme du profil reconstruit ; plus K sera grand, plus la régression pourra s'ajuster fidèlement aux données échantillonnées. En contrepartie, un sur-ajustement aux données risque de se produire si K est trop grand, avec un ajustement sur les erreurs d'observations ou les variations à fine échelle que l'on veut ignorer. Tous les profils θ et S sont alors résumés par un même nombre K de coefficients, exprimés dans la même base.

2.5.3 Analyses en Composantes Principales pour des données Fonctionnelles (ACPF)

L'analyse en composantes principales trouve son équivalence pour les données fonctionnelles, l'ACPF, qui permet d'étudier la variabilité entre les courbes (Ramsay and Silverman 2005). À travers cette analyse, l'information contenue dans l'ensemble des N courbes étudiées peut être résumée en un petit nombre de dimensions, des fonctions de composante principale, conservant le maximum de la variabilité contenue dans cet ensemble de courbes. Dans le cas de plusieurs variables étudiées conjointement, comme tel est le cas ici, ce petit nombre de facteurs résumant l'information permet d'expliquer les variations conjointes des profils de température, salinité et lumière. Les variables d'entrée de l'ACPF sont les coefficients de la décomposition en B-spline appliqués sur les profils, et se présentent dans une matrice \mathbf{X} de taille N lignes et $L = 2 \times K$ colonnes. Chaque observation correspond ainsi au vecteur c_n qui regroupe les coefficients des profils des différentes variables. Dans le cas où sont seulement considérées les variables température θ et salinité S , on a $c_n = (c_{n,1}^\theta, \dots, c_{n,K}^\theta; c_{n,1}^S, \dots, c_{n,K}^S)$. L'ACP fonctionnelle consiste à appliquer une ACP sur les coefficients de la décomposition, et revient à trouver la décomposition unique de la matrice VWM en résolvant le problème aux valeurs propres suivant :

$$VWMb = \lambda b \quad (2.4)$$

Avec V la matrice de covariance croisée de taille $L \times L$:

$$V = \frac{1}{C'C} = \begin{bmatrix} V_{\theta,\theta} & V_{\theta,S} \\ V_{S,\theta} & V_{S,S} \end{bmatrix}$$

La matrice $V_{S,\theta}$ représente la matrice de covariance de taille $K \times K$ entre les coefficients de la salinité et de la température. C correspond à la matrice X des coefficients centrés $C = (C^\theta, C^S)$

La matrice W de taille $L \times L$ permet l'équivalence métrique entre le problème fonctionnel (travail sur les fonctions) et sa version discrétisée (travail sur les coefficients).

$$W = \begin{bmatrix} W_\theta & 0 \\ 0 & W_S \end{bmatrix}$$

Les matrices W_i intègrent les produits scalaires des fonctions de bases $\{\phi_1, \dots, \phi_k\}$. Dans le cas où les courbes de toutes les variables ont été décomposées dans la même base de B-spline, comme ici, alors $W_\theta = W_S$. Enfin, M est une matrice de poids de dimension $L \times L$, qui permet de normaliser les valeurs des coefficients de la décomposition, et de s'extraire de tout problème d'hétérogénéité des valeurs entre les différentes variables. Un vecteur propre $b_l = (b^\theta, b^S)_l$ associé à sa valeur propre λ_l va générer deux fonctions propres $(\xi^\theta(z), \xi^S(z))_l$ qui peuvent être exprimées dans l'espace des variables θ et S :

$$\xi^i(z) = \sum_{k=1}^K b_k^i \phi_k(z), i \in \{\theta, S\} \quad (2.5)$$

Les observations peuvent ensuite être projetées dans un espace de dimension réduite en calculant les composantes principales définies par :

$$y_k = CM^{-1/2}W^{-1/2}b_k \quad (2.6)$$

Dès lors, les coordonnées des N lignes du couple $y_1 y_2$ permettent de définir le plan factoriel maximisant la variance des profils dans l'espace des composantes principales.

L'ACPF est le point de départ de plusieurs analyses de ce manuscrit. À partir de cette analyse et de l'utilisation des premières composantes principales concentrant une large part de l'inertie du nuage de courbes, il est possible d'appliquer des méthodes de classification pour définir des ensembles océanographiques homogènes (Chapitre 1), ou de régression afin d'explorer les liens statistiques qui existent entre les profils de données environnementales et le comportement des éléphants de mer.

CHAPITRE 3 :
A NOVEL ANIMAL-BORNE MINIATURE ECHOSOUNDER
TO OBSERVE THE DISTRIBUTION AND MIGRATION
PATTERNS OF INTERMEDIATE TROPHIC LEVELS IN THE
SOUTHERN OCEAN



Authors

Martin Tournier¹, Pauline Goulet², Nadège Fonvieille^{1,3}, David Nerini³, Mark Johnson⁴, Christophe Guinet¹

¹Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS-La Rochelle Université, UMR 7372, 79360 Villiers-en-Bois, France

²Sea Mammal Research Unit, University of St Andrews, St Andrews, Fife KY16 8LB, UK

³Aix-Marseille Université, CNRS/INSU, Université de Toulon, IRD, Mediterranean Institute of Oceanography UM 110, 13288 Marseille cedex 09, France

⁴Aarhus Institute of Advanced Studies, Aarhus University, Høegh-Guldbergs Gade 6B, 8000 Aarhus C, Denmark

Highlights

- A novel sonar tag provides an acoustic scan of the elephant seal environment
- The sonar tag is able to detect common features such as the diel vertical migration of small organisms
- Contrasting oceanographic conditions affect the vertical distribution and abundance of mid-trophic level organisms
- Areas of high particle abundances were observed over 500 m, potentially corresponding to marine snow events

Abbreviations

DSL: Deep-Scattering Layer, DVM: Diel Vertical Migration, FPCA: Functional Principal Component Analysis, KER: Kerguelen Islands, PV: Peninsula Valdes, MTL: Mid-Trophic Level, NSAF: Northern Sub-Antarctic Front, PCAs: Prey Capture Attempts, SAF: Sub-Antarctic Front, SO: Southern Ocean

Abstract

Despite expanding *in-situ* observations of marine ecosystems by new-generation sensors, information about intermediate trophic levels remains sparse. Indeed, mid-trophic levels, while encompassing a broad range of zooplankton and micronekton organisms that represent a key component of marine ecosystems and sustain large and diverse communities of marine predators, are challenging to sample and identify. In this study, we examined whether an animal-borne miniature active echosounder can provide information on the distribution and movements of mid-trophic level organisms. If so, such a sonar tag, harnessing the persistent diving behaviour of far-ranging marine mammals, could greatly increase the density of data on this under-studied biome. High-frequency (1.5 MHz) sonar tags were deployed simultaneously with oceanographic tags on two southern elephant seals (*Mirounga leonina*), at the Kerguelen Islands and Valdés Peninsula (Argentina), and recorded acoustic backscatter while the seals foraged respectively in the Indian and the Atlantic sectors of the Southern Ocean. The backscatter varied widely over time and space, and the seals attempted to capture only a small fraction of the insonified targets. Diel vertical migration patterns were clearly identifiable in the data, reinforcing our confidence in the ability of the sonar tags to detect living mid-trophic organisms along with possibly sinking biological detritus. Moreover, CTD tags attached to the same animals indicated how the abundance, size distribution, and diel migration behaviour of acoustic targets varied with water bodies. These preliminary

results demonstrate the potential for animal-borne sonars to provide detailed *in-situ* information. Further validation effort will make it a valuable tool to refine the estimation of carbon export fluxes as well as for assessing the variation of mid-trophic level biomass according to oceanographic domains and seasons.

Keywords: sonar tag, diel vertical migration, micronekton, marine acoustics, biologging, functional data analysis.

3.1 Introduction

Marine ecosystems are manifesting multi-level responses to oceanographic changes related to global warming, from a suspected shift in phytoplankton communities (Montes-Hugo *et al.* 2009, Barton *et al.* 2016) to top-predator population-size variations (Bost *et al.* 2015, Sydeman *et al.* 2015). However, assessment of the biological consequences of a changing ocean is hampered by a scarcity of information on the intermediate or mid-trophic levels (MTLs) (Hidalgo and Browman 2019). The crucial MTLs linking phytoplankton to upper marine predators are composed of zooplankton and micronekton (e.g. mesopelagic fishes and squids, euphausiids, siphonophores) (Handegard *et al.* 2009, Escobar-Flores *et al.* 2018) presenting a wide range of body structures (e.g. crustaceans with a chitinous exoskeleton, bony or gelatinous organisms), sizes (from a few millimetres for euphausiid larvae to a meter for some siphonophores) and behaviours (e.g. planktonic or nektonic) (Sutton 2013, St. John *et al.* 2016, Kloser *et al.* 2016). The mesopelagic biome, comprising a third of the global-ocean volume, is one of the largest but least-known marine habitats (Reygondeau *et al.* 2018), and considerable uncertainties remain regarding the total biomass of mesopelagic fishes. Estimates of this biomass range from 2 to 20 gigatons (Irigoiien *et al.* 2014, Kloser *et al.* 2016, Proud *et al.* 2019), the latter being some 100 times the annual catch of all existing fisheries (Anderson *et al.* 2019, Hidalgo and Browman 2019). The resulting scantiness of information on the structure and turnover of mesopelagic food webs hinders accurate predictions about the consequences of environmental changes or industrial fishing on this biome, and on the numerous higher-level predators that it supports.

Information about the distribution and composition of MTLs is also critical for improved estimates of carbon export fluxes. The Southern Ocean (SO) in particular plays a crucial role in carbon sequestration, accounting for approximately 40% of global anthropogenic CO₂ uptake (DeVries 2014). The biological carbon pump operating in the SO remains only partially explained due to the difficulty in monitoring its

biotic environment, although recent programmes such as KEOPS or CROZEX have proposed, in some parts of the SO, a quantification of biological processes leading to carbon export (Blain *et al.* 2007, Pollard *et al.* 2009, Salter *et al.* 2012, Le Moigne *et al.* 2016). The biological carbon pump begins with primary production performed by phytoplankton, which represents the main source of organic carbon exported to mesopelagic layers (Buesseler *et al.* 2007). Gravitational sinking of phytoplankton as individual cells and aggregates is responsible for a significant portion of carbon export in the SO (Leblanc *et al.* this issue, Laurenceau-Cornec *et al.* 2015a). However, alternative biological mechanisms transporting the carbon trapped by phytoplankton to deep waters are still poorly understood as they are likely to rely mainly on the behaviour of MTLs.

Of particular note with regard to MTL behaviour is the phenomenon of diel vertical migration (DVM), which is performed by a large majority of MTL organisms, from small zooplanktonic organisms to mesopelagic fish (Hays 2003, Sims *et al.* 2006, Watanabe *et al.* 2006), and is found across all oceans (Behrenfeld *et al.* 2019). Representing the largest daily migration observed in the biosphere (Brierley 2014), and presenting differences in migration patterns depending on both the species and its life stage (Atkinson *et al.* 1992), DVM participates in a massive carbon transfer across the mixed layers of the ocean (Buesseler and Boyd 2009, Cavan *et al.* 2015, Aumont *et al.* 2018, Hernández-León *et al.* 2020). This vertical migration pump results from MTL zooplankton and micronekton rising to the euphotic zone near the surface where they generally feed at night. Carbon acquired at the surface is then actively transported during the day to deeper waters where MTLs release rapidly-sinking faecal pellets that form large aggregates (Belcher *et al.* 2017). This biological detritus gravitational flux, in addition to active transport by MTL organisms, increases the transfer and transformation of carbon (Cavan *et al.* 2015, Belcher *et al.* 2017, Cavan *et al.* 2019b), and contributes directly to deep carbon sequestration. Preliminary estimates suggest that MTLs may be responsible for about a quarter of carbon transport to deeper waters, though large uncertainties persist and regional variability exists (Boyd *et al.* 2019). Achieving better quantification of the role played by MTLs in the biological carbon pump is therefore still one of the current challenges in oceanography.

Although advances in marine acoustics, especially in multi-frequency and multi-beam echosounders, have resulted in a coarse classification of micronektonic organisms (Escobar-Flores *et al.* 2019), the understanding of MTL taxonomic composition, biomass, and behaviour remains limited due to the difficulty of sampling. This is especially true for the SO where logistics and weather constrain ship-based operations. Consequently, acoustic and net-tow surveys of the mesopelagic layer, such as krill stock

monitoring surveys (Fielding *et al.* 2014, Tarling *et al.* 2018, Manno *et al.* 2020), remain sparse for most SO sectors. In addition, although such surveys are highly valuable, they inevitably suffer from limited spatial and temporal coverage (Kloser *et al.* 2009). Each method also has its own sources of bias. Acoustic surveys are sensitive to regional differences in the relative abundance of mesopelagic species or in their body structure (Dornan *et al.* 2019). Net-tow sampling, which is often used to validate hydroacoustic surveys, suffers from an underestimation of energetic mesopelagic fishes that are able to escape the trawl (Kaartvedt *et al.* 2012, Proud *et al.* 2019), and rarely has sufficient spatial resolution to reveal mesoscale structuring (Davison *et al.* 2015). Although continuous ship-based acoustic surveys can sample over these larger spatial scales, they generally lack simultaneous sampling of fine-scale *in-situ* oceanographic profiles to investigate the coupling between physical and biological processes (Proud *et al.* 2019).

Helping to fill in the gaps left by ship-based surveys are autonomous ocean profilers (e.g. ARGO profilers and gliders), whose development has enabled extensive sampling of the physical properties of the water column. Recently some profilers were equipped to make continuous recordings of acoustic backscatter (Haëntjens *et al.* 2020). However, the relatively slow vertical movement of autonomous underwater robotic samplers may prevent reliable sampling of more rapid biological processes, such as the daily vertical migration of actively swimming larger-size micronekton species.

A creative approach to achieve dense sampling of physical oceanographic parameters in otherwise difficult-to-observe oceanographic regions has been to fit marine animals with multi-sensor biologging tags so that they become ocean samplers (Fedak 2004, Hindell *et al.* 2016, Harcourt *et al.* 2019). Although this method does not provide systematic surveys, it offers the important advantage of providing simultaneous information about marine predator foraging ecology along with oceanographic conditions such as temperature, salinity or light level (Biuw *et al.* 2007, Guinet *et al.* 2014).

Biologging tags with sensors for temperature, salinity, chlorophyll-*a* concentration, and dissolved oxygen have yielded fine-scale descriptions of oceanic processes in remote areas (Roquet *et al.* 2013, Bayle *et al.* 2015, Bailleul *et al.* 2015). Southern elephant seals (*Mirounga leonina*, SES hereafter) are particularly useful for such sampling as they perform long-range foraging trips with continuous diving to mesopelagic depths, routinely reaching 1000 m and in rare cases exceeding 2000 m (Roquet *et al.* 2009, Hindell *et al.* 2016). In recent years, animal-borne sensors have been developed to quantify the marine organisms encountered by deep-diving mammals. High-resolution accelerometers have been used to detect prey capture attempts by SES (Guinet *et al.* 2014, Jouma'a *et al.* 2016), providing critical insight

into interactions between these top predators and the MTLs. Importantly, this approach has opened the possibility of indirectly mapping the distribution of mesopelagic prey targeted by SES, in particular myctophid fish (Cherel *et al.* 2008, Vacquié-Garcia *et al.* 2015). While more detailed information on MTL prey encountered by northern elephant seals has been collected by camera tags (Naito *et al.* 2013), the high energy consumption of these devices has limited the amount of data that can be collected (Watanabe and Takahashi 2013). More recently, measurements of bioluminescence from some SES prey (Vacquié-Garcia *et al.* 2017, Goulet *et al.* 2020) have provided a means to distinguish classes of prey and their distribution. However, although these biologging approaches provide insight into the specific MTL prey targeted by SES (Yoshino *et al.* 2020), they offer little general information about the distribution of other MTL organisms. New perspectives are now offered by the miniature animal-attached echosounder used in our study. This sonar tag was deployed on female SES to study mesopelagic predator-prey interactions (Goulet *et al.* 2019). It can detect echoes from small organisms (ranging from a few millimetres to tens of centimetres) over a short distance (up to 6 m) in front of the seal, resulting in detailed profiles of sonar backscatter as the animal dives. Here, we use data recorded by the tag on two SES females to assess the biological conditions as they forage in contrasting oceanographic regimes off Patagonia (Argentina) and the Kerguelen Islands. The goal of this study is to assess whether hydroacoustic data collected from deep-diving SES can contribute to understanding pelagic ecosystems in the SO by: 1) measuring the variation of MTL abundance and acoustic size within the water column; 2) documenting the diel vertical migration of MTLs; and 3) mapping spatial variations in MTL abundance and behaviour, and their relationships to local oceanographic conditions. While the aim of the present study is not to quantify carbon fluxes, which is beyond the scope of this paper and not possible at present, it can provide qualitative information on some processes that are involved in controlling these fluxes.

3.2 Material and methods

3.2.1 Study sites and logger deployments

In October 2018, adult female SES breeding at Peninsula Valdes (Argentina, 42°57'S, 63°59'W, abbreviated to PV) and on the Kerguelen Islands (49°21'S, 70°13'E, abbreviated to KER) were fitted with biologgers using a standard procedure (McMahon *et al.* 2008). The animals were captured and anaesthetised with an injection of Zoletil100 (1:1 mix of tiletamine and zolazepam). In each study location,

three biologging devices were glued to the animal's fur using quick-setting epoxy (Araldite AW 1201): a head-mounted sonar tag (Goulet *et al.* 2019), a back-mounted Satellite Relayed Data Logger (CTD-SRDL, Sea Mammal Research Unit, St Andrews, UK), and an ARGOS transmitting tag (SPOT, Wildlife Computers, USA). The CTD-SRDL recorded conductivity, temperature, and pressure at 1 Hz while also sending summary data via ARGOS messages. The SPOT tag was included to facilitate recovery of the tags when animals returned to land, in case the CTD-SRDL had stopped transmitting. At-sea movements were monitored using the ARGOS satellite-tracking system, and the loggers were recovered as soon as the seals hauled out for moulting. The three loggers had a total mass of under 800 g, representing less than 0.5% of the animal weight, and should therefore have minimal impact on the survival or foraging success of equipped animals (McMahon *et al.* 2008).

The sonar tag recorded high-resolution sonar, location, and movement data. GPS positions were obtained at each surfacing. Pressure and triaxial magnetometer data were recorded at a sampling rate of 50 Hz while triaxial acceleration was recorded at 200 Hz. The active sonar had a centre frequency of 1.5 MHz and emitted 10 μ s pings at a rate of either 12.5 (PV) or 25 (KER) pings per second, with a source level of approximately 187 dB re 1 μ Pa at 1 m (Goulet *et al.* 2019). Sound was transmitted and received via a transducer with a -3 dB beamwidth of approximately 3.4 degrees. The complex returning signal was demodulated and the resulting baseband signal was sampled at 192 kHz for intervals of 8 ms following each ping, giving a spatial resolution of about 3.9 mm and a maximum range of 6 m (see Goulet *et al.* 2019 for device specifications). The sonar transducer on the tag has a rigid backing which does not compress with depth. Therefore, we assume that the performance of the transducer remains reasonably constant over the depth range explored by SES. More in-depth validation approaches are still in progress and will be the subject of future papers

In order to extend the recording duration, the sonar was switched on and off on a regular basis with a cycle of 5.5 h on and 5.5 h off for Kerguelen and 24 h on and 24 h off in Argentina. Both protocols provided a homogenous sampling of all periods of the day throughout the recording duration. The sonar was activated at depths deeper than 50 m for Kerguelen and 15 m for Argentina. The CTD and sonar tags were synchronised by matching the depth data sampled by their respective pressure sensors following Le Bras *et al.* (2016).

3.2.2 *Sonar data processing and analysis*

The echo level was calculated by first removing the mean values of the in-phase and quadrature received signals, and then computed as the root-mean square of these two signals. Echogram images were constructed from the log of the echo level, with each pixel representing a sonar sample (i.e., 1/192000 s or 3.9 mm of round-trip travel). Similar to echograms obtained from traditional fishery echosounders, the vertical dimension of the echogram represents the range to targets while the horizontal dimension represents successive pings (Figure 3.1). Hereafter, any insonified object giving an echo will be referred to as a scatterer, regardless of its nature or size. From the echograms, the two following metrics were derived:

Scatterer count

The scatterer count is the number of pixels for which the echo level exceeds a threshold chosen to differentiate actual scatterers from background noise. For each sonar-on phase of the sonar data, the background noise level was calculated from the signal contained in the last meter of the sonar range. A visual inspection of the sonar data indicated that targets were rarely evident at this range due to high spreading and absorption losses. The echo level of all pixels in the ~4.6-5.6 m range were therefore fit to a Rayleigh distribution to characterise the noise floor, and the detection threshold was set to the 99.9 percentile of this distribution (see Annexes, Figures A3.1, A32). The scatterer number (SN) was then calculated as the total number of pixels above the detection threshold for each sonar ping, averaged over a 2-second window, resulting in a proxy for absolute particle abundance. Scatterer abundance was then calculated as the standardised SN divided by the nominal sampled volume, resulting in an approximate scatterer abundance value, i.e., number per m³. The sample volume was taken as the truncated cone of the sonar beam in the 1-1.5 m range assuming a 3.4° beamwidth.

Maximum apparent target size

Acoustic studies often use the echo level as a proxy of the target size. In this study, it is not possible to ascertain the position of small echoic targets in relation to the beam axis, meaning that the echo level is dependent on the location, with the echo strength of a given target decreasing as its position departs from the centre of the beam, and varying with the orientation of the targets as well as their size and composition. However, the high spatial resolution of the sonar data allowed measurement of the echo duration, which is related to the target cross-section, shape and composition (Burwen *et*

al. 2003). Apparent size was therefore calculated for each detected scatterer using the duration Δt (s) for which the echo intensity was above the detection threshold. This was converted to distance to give a size estimate in metres: $\Delta t * ss/2 = \text{size}$, with ss = sound speed in seawater, taken as a constant 1500 m/s throughout the record. For each 2-second period, the scatterer with the largest apparent size was retained as the Maximum Apparent Size (MAS). Although the smallest organic particle size detectable by the sonar tag is about 1 to 2 mm (L. Petiteau, personal communication, Annexes, Figure A3.4), the smallest apparent size that can be calculated is 3.9 mm due to the limited sonar resolution. This spatial resolution allows, in theory, the detection of most mesozooplanktonic organisms of high ecological importance such as calanoids (e.g., *Rhincalanus gigas*), euphausiids (e.g., *Euphausia vallentini*), hyperiids (e.g., *Themisto gaudichaudii*), gelatinous organisms (e.g., *Rosacea plicata*). Considering that the sonar tag is able to detect targets as small as 1 mm (see Annexes 3), it is also probable that smaller copepods (e.g., *Calanus simillimus*, *C. acutus*) contribute to the signal obtained. The apparent size is dependent on many factors including the distance, orientation and composition of the target, and its position relative to the beam axis, making this a noisy proxy for the real size. We therefore graded the MAS into two broad size classes based on the 'Sieburth-scale' plankton classes (Sieburth *et al.* 1978): the first class contained small scatterers with MAS up to 20 mm which we considered as mesoplankton-like objects. The second class contained objects with MAS ranging from 20 to 50 mm which were considered as small macroplankton. Objects with MAS larger than 50 mm were rare (representing 2.2 % and 2.9 % of the signal for PV and KER respectively) and were often associated with a jerk (i.e., rapidly changing acceleration signal) which most likely indicates a prey capture attempt (Ydesen *et al.* 2014). These large targets are therefore likely to be macronekton, including the mesopelagic fish and squids preyed upon by SES (Daneri and Carlini 2002). This latter size class was therefore removed from the analysis to focus on potentially zooplanktonic organisms.

The above sonar metrics were calculated over non-overlapping 2-second windows and extracted at distances ranging from 1 to 1.5 m ahead of the elephant seal's head. The lower distance limit was chosen to be beyond the sonar near-field and yet close enough to potentially detect echoes from the full-size range of MTL organisms. The 0.5 m analysis range was a trade-off between a narrower range, which may lead to too few detections for statistical evaluation, and a larger sampling range over which the probability of detection would vary substantially and hence complicate analysis.

Combining these acoustic metrics with the depth and GPS positioning collected by the tag resulted in a set of time-depth profiles similar to the oceanographic data profiles obtained with CTD loggers deployed on SES (Fedak 2004). The acoustic data were analysed with MATLAB R2019b, using custom functions.

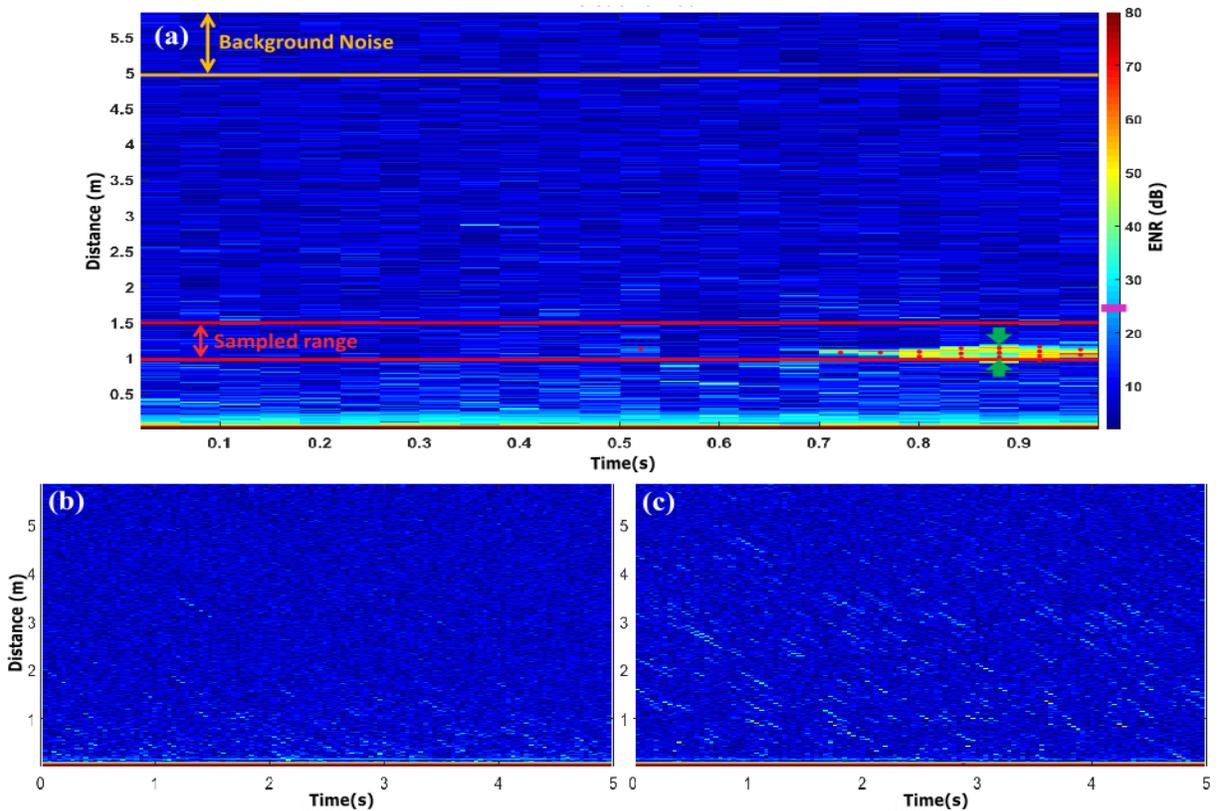


Figure 3.1: (a) Echogram with a schematic representation of the metrics calculations. Red lines mark the analysis range. The orange line shows the range used for Background Noise Level estimation. (b) Echogram from a regular area. (c) Echogram from the high-intensity signal region.

3.2.3 Water body classification

A typology of the water bodies was established to investigate whether scatterer abundance on the one hand, and day versus night vertical distribution on the other hand, varied according to the oceanographic conditions encountered by the seal. Despite the good spatial and temporal resolution of SO fronts position estimation (Sallée *et al.* 2008), finer-scale structures, such as sub-mesoscale eddies or

meanders, can have a strong impact on biological structure at a more local scale (Chapman *et al.* 2020), and by extension on the foraging behaviour of SES (Della Penna *et al.* 2015, Siegelman *et al.* 2019). Pauthenet *et al.* (2017) demonstrated that high-resolution oceanographic data sampled by CTD tags on SES can be used to objectively define the geographical extents of water bodies by analysing joint variation of temperature (T) and salinity (S). We therefore produced profiles of temperature and salinity for each dive, and fit B-splines to the sampled points. The structural variability between the splines was evaluated using the functional principal component analysis (FPCA) method developed by Ramsay and Silverman (2005), which is similar to a principal component analysis except that B-spline coefficients are used instead of raw data. Usage of FPCA enabled us to retain information about the shape of the temperature and salinity profiles (Nerini and Ghattas 2007, Pauthenet *et al.* 2017) while also allowing comparison between locations and individuals by smoothing out irregularities in data sampling.

Temperature and salinity profiles were generated on a constant vertical grid from 20 m to 200 m. This depth range was chosen to maximise temporal coverage especially at night when SES make shallower dives. As the objective of this analysis step was to describe near-surface mesoscale oceanic features that may influence MTL distribution, information loss on water structures below 200 m was not critical to our study. Dives shallower than 200 m were therefore removed. Oceanographic profiles were then decomposed on a B-spline basis with c coefficients estimated by polynomial regression (see Ramsay and Silverman 2005). The FPCA method was applied to the set of coefficients resulting in a compact representation of each profile according to its degree of similarity to the first principal components (PCs) generated by the FPCA.

Clusters of similar curves were discriminated using k-means supervised classification. The classification of temperature and salinity curves was achieved in the space of the 5 first PCs. These PCs account for more than 90% of the total inertia and 98 % and 91.5% of the entire variability for KER and PV, respectively. Based on the Ward criterion, minimising the total within-cluster variance, we determined the number k of clusters for each SES track, with a maximum of five groups (Murtagh and Legendre 2014). Different clusters were considered as representing different water bodies and were then projected to their geographical positions along the track of the elephant seal, and did not necessarily correspond to the water bodies traditionally identified in these regions by other studies (Carter *et al.* 2008).

3.2.4 Analysis of vertical distribution

Each scatterer sampled by the sonar tag was assigned to a given water body as defined by the cluster analysis, according to the oceanographic conditions in which they were encountered. Although SES perform long-range foraging trips, they only travel a few tens of kilometres per day. This pace allows capturing large-scale phenomena such as mesozooplankton swarms (Fielding *et al.* 2014), and also the daily DVM, which is relatively consistent in the same water body (Behrenfeld *et al.* 2019). Migration behaviour, however, is suspected to be dependent on the organism type, which may lead to a time-varying vertical distribution of different-sized scatterers. We therefore determined the relative abundance in the water column of each scatterer size class (i.e., smaller than 20 mm and from 20 to 50 mm) according to the period of the day. As the prey of SES performed DVM as well, and were shallower at night, the sampling effort for the lower depths was unbalanced between day and night. The day period was determined using the sun angle for the current position of the seal (Guinet *et al.* 2014). Then, for each water body, the mean abundance of each scatterer class for each 10-metre depth bin was calculated. The percentage difference between day and night means in each depth bin was computed to summarise the relative difference in migration behaviour for the two size classes.

The intensity of the DVM, for each water type, was determined by comparing the depth range of the migration (i.e., vertical amplitude), the total estimated abundance of scatterers present in the water column, and the mean acoustic size composition over the same depth range. For each profile, the depth with the highest abundance of scatterers was considered to represent the depth containing most of the organisms participating in the DVM. For each dive, the vertical distribution of the scatterers was determined by a simple peak-finding procedure. In most dives the vertical distribution of abundance was unimodal. In the case of a multimodal distribution, the largest mode was taken as the depth of maximum abundance. For each location, the range between the deepest and the shallowest abundance maximum was defined as the DVM range. Over these DVM ranges, the total abundance of scatterers was estimated by adding up interpolated values of the abundance for each depth meter. Finally, the mean size of the scatterers over the same depth ranges was compared between day and night in each water body. The numbers of samples for the different possible combinations of analysis categories (i.e., day period and water body) were unbalanced and heteroscedastic. Therefore, analyses assessing the effect of the period of the day and the water body were conducted using a multiway rank-based analysis (Rfit, Kloke and McKean 2012). Considering the large oceanographic differences between KER and PV regions, analyses

were performed separately for each location, to compare DVM range, total abundance and size composition. Analyses were carried out with R software (R 3.5 R core team 2019).

3.3 Results

3.3.1 Sonar observations

The maximum depth and mean (\pm standard deviation) diving depths were respectively 936 m and 413 ± 136 m for KER individual with a mean diving depth of 321 ± 109 m at night and 499 ± 105 m during the day, and 1109 m and 392 ± 249 m for PV individual with a mean diving depth of 218 ± 108 m at night and 539 ± 272 m during the day. A total of 313.8 and 408.8 hours of sonar data for KER and PV, respectively, were analysed. The abundance of scatterers ranged from 7 to 11940 scatterers.m⁻³ in KER (mean = 490 ± 530 and from 13 to 13800 scatterers.m⁻³ in PV (mean = 795 ± 1465). The echo signal was dominated by small objects (< 20 mm), representing 52.4 % of scatterers in KER and 93.9 % in PV, whereas the 20-50 mm size class represented 44.7 % and 5.6 % of the objects detected in KER and PV respectively.

The signals recorded by the sonar tag showed wide variability with time and depth (Figures 3.2 and 3.3). Scatterer abundance was the highest in the upper 200 m of the water column in both regions, for both day and night.

A portion of the KER recording (Nov 11th-15th, Figure 3.2) showed an unusually high abundance of scatterers throughout the entire water column (from 70 m to 500 m) (Figures 3.3a & 3.3b). Over these 4 days, the mean size of the scatterers was 12 ± 4.5 mm.

A DVM pattern appeared to be the main driver of the vertical heterogeneity of the PV sonar signal data, in terms of scatterer abundance (Figures 3.3 and 3.5). This feature was not as clear for the KER dataset (Figures 3.2 and 3.4).

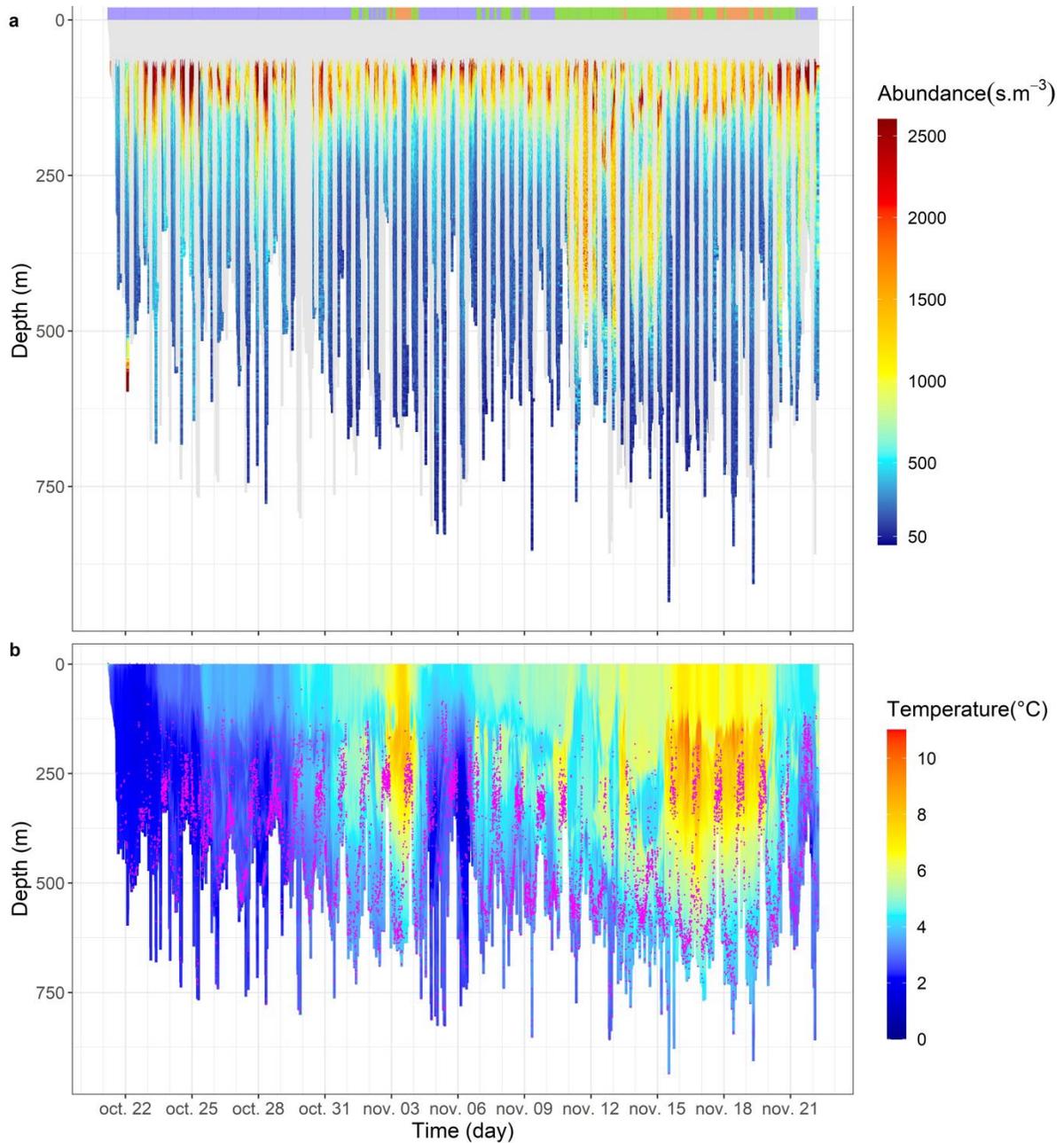


Figure 3.2 : (a) Time-depth series of scatterer abundance, expressed in scatterers. m^{-3} , detected by the sonar tag on a seal tagged on Kerguelen Island (KER). The coloured rectangles above the plot indicate the position of inferred water body types 1 (purple), 2 (green) and 3 (light orange). (b) Water temperature profiles recorded by a tag on the same animal. Pink points indicate prey capture attempts inferred from acceleration transients.

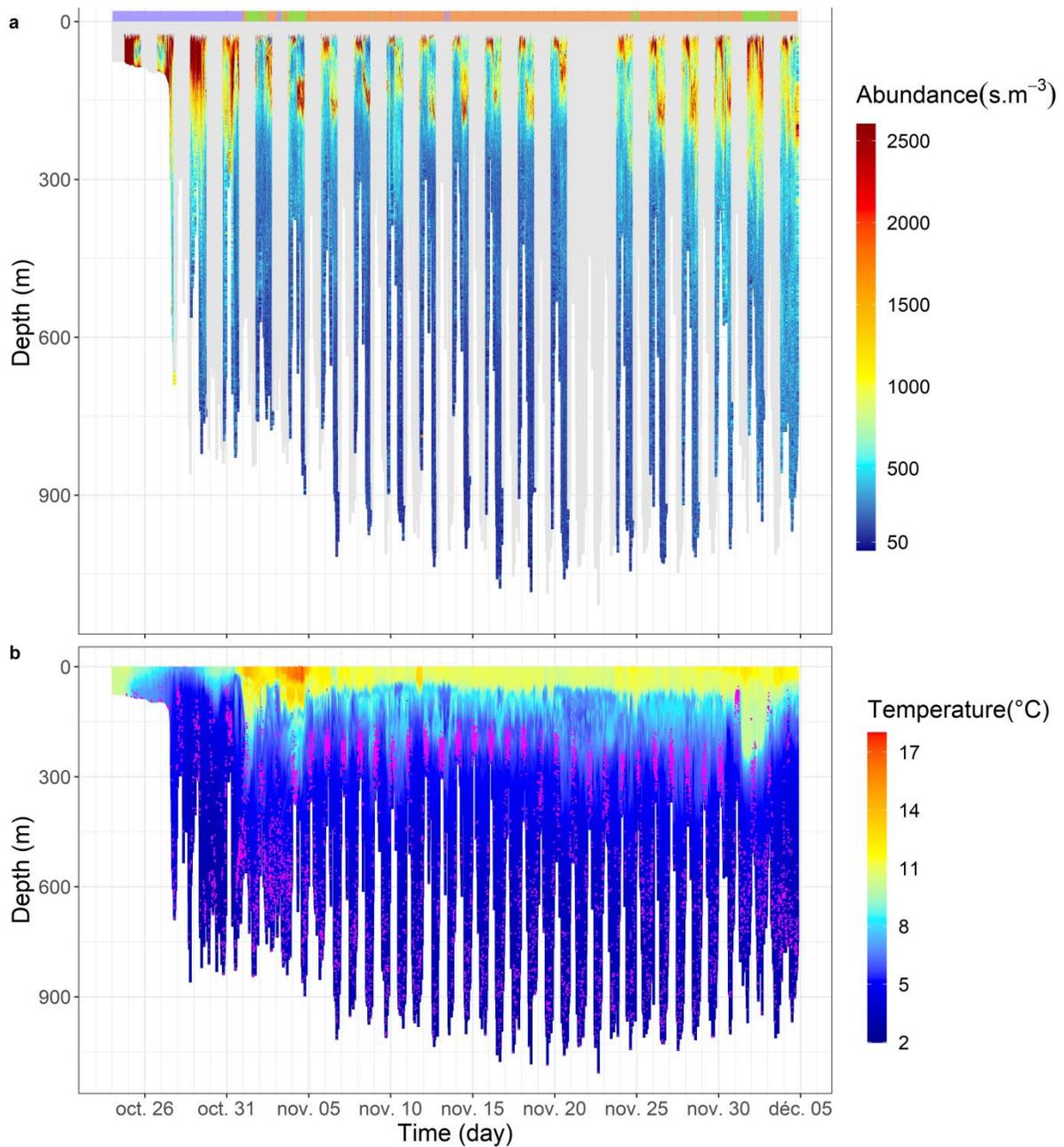


Figure 3.3 : (a) Time-depth series of scatterer abundance, expressed in scatterers.m⁻³, detected by the sonar tag on a seal tagged on Peninsula Valdés (PV). The coloured rectangles above the plot indicate the position of inferred water body types 1 (purple), 2 (green) and 3 (light orange). (b) Water temperature profiles recorded by a tag on the same animal. Pink points indicate prey capture attempts inferred from acceleration transients. The colour scales have different ranges than in Figure 3.2 to accommodate the differing conditions in this oceanographic region.

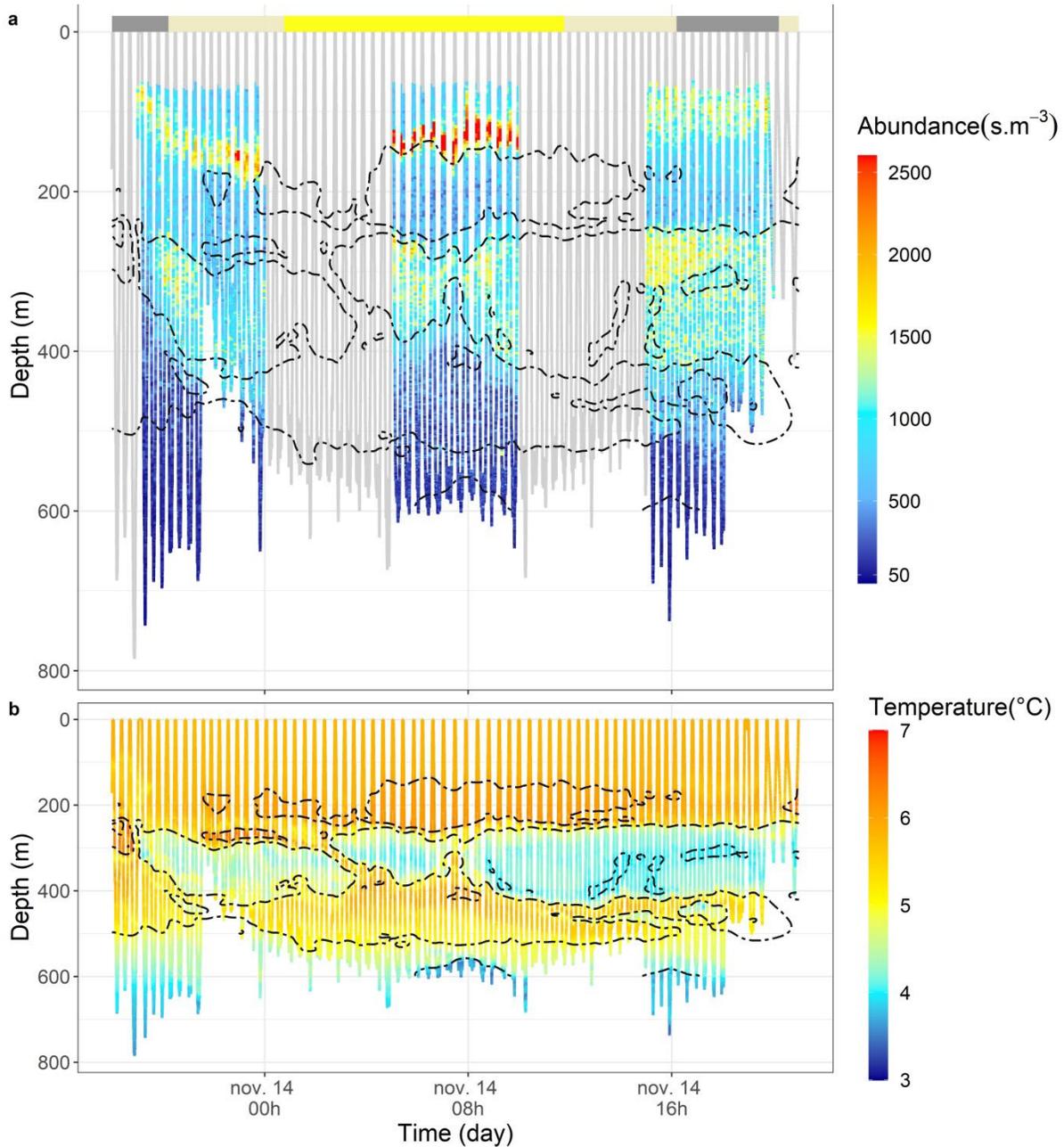


Figure 3.4 : (a) Time-depth representation of the relative abundance of scatterers, expressed in scatterers.m^{-3} , detected by the sonar tag, zoomed over a one-day period for KER. The coloured rectangles represent the light angle with yellow and grey for day and night, respectively, and the shaded grey for twilight. The sonar was operated on a 5.5-hour on/off duty-cycle. (b) Temperature profiles, in $^{\circ}\text{C}$ for the same time interval. The dotted black lines in both plots represent the isotherms, with an increment of 1°C .

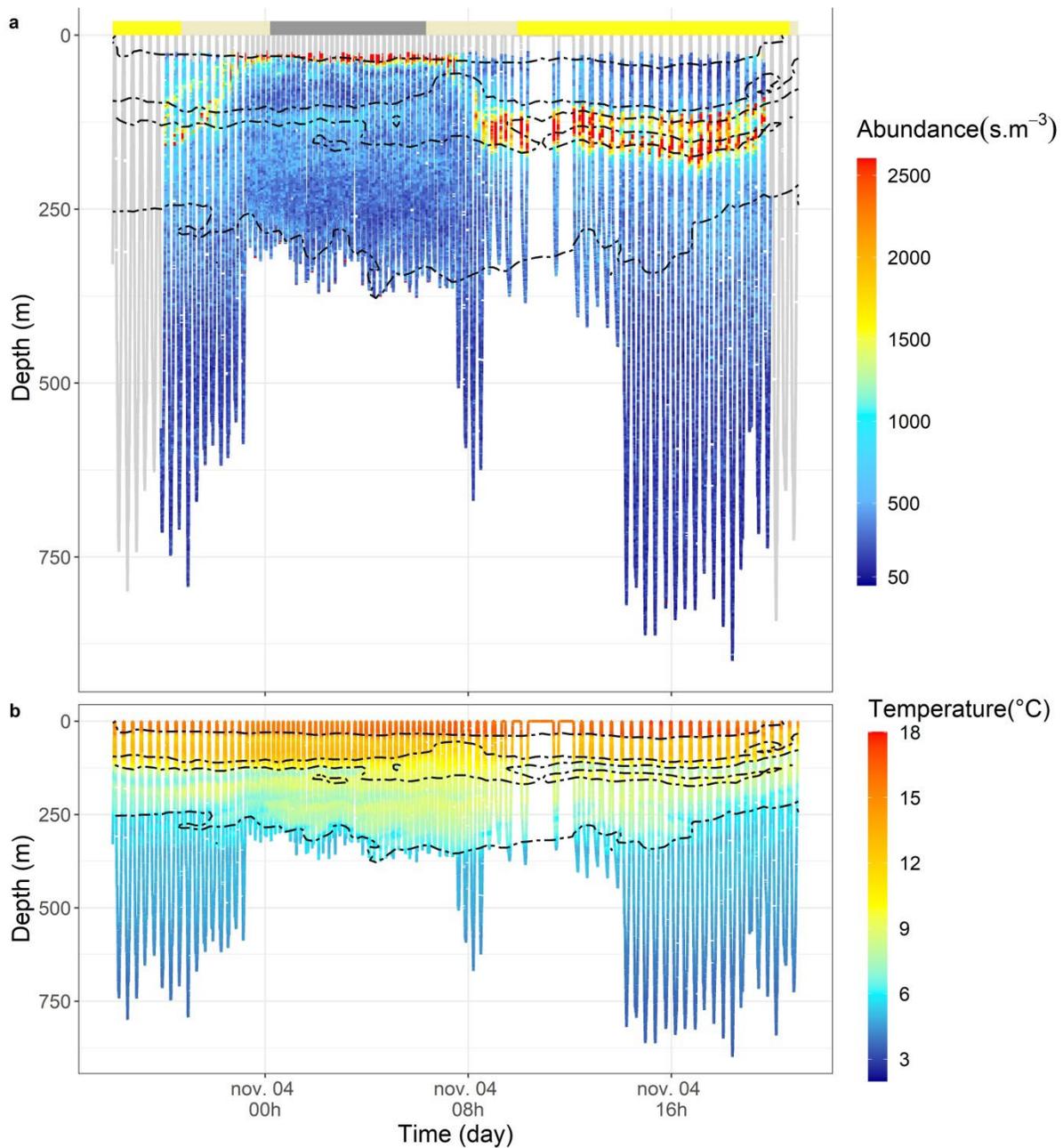


Figure 3.5 : (a) Time-depth representation of the relative abundance of scatterers, expressed in scatterers.m⁻³, detected by the sonar tag, zoomed over a one-day period for PV. The coloured rectangles represent the light angle with yellow and grey for day and night, respectively, and the shaded grey for twilight. The sonar was operated on a 12-hour on/off duty-cycle. (b) Temperature profiles, in °C for the same time interval. The dotted black line represents the isotherms, with an increment of 3°C.

3.3.2 Classification of water bodies and scatterer size differences

A total of 2094 and 2819 dives for KER and PV, respectively, were used for the FPCA procedure (representing 96.9 % and 85.5 % of the available profiles; the remaining profiles did not reach 200 m).

The first two principal components (PC) accounted for 80.1 % and 89 % of the variability in the individual profiles for PV and KER, respectively. CTD profiles were distributed within three water clusters for PV, with 226, 1819, and 364 profiles recorded for water clusters 1, 2, and 3, respectively. The water bodies were distributed along both temperature and salinity gradients, with, for each location, colder and less salty waters for cluster 1 and warmer and saltier waters for cluster 3 (Figure 3.6).

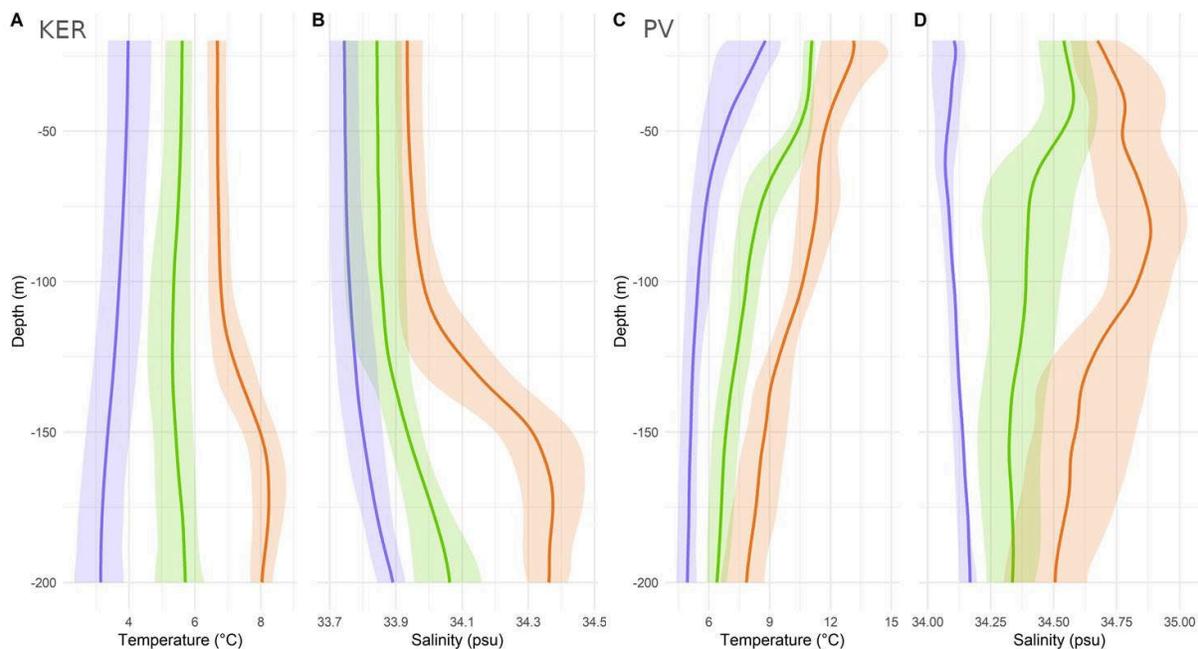


Figure 3.6 : Average temperature (A, C) and salinity (B, D) profiles of KER and PV datasets. The three clusters are shown in blue (cluster 1), green (cluster 2) and orange (cluster 3). For each profile, the envelopes are bounded by the first and last quartile and thus contain 50% of the profiles.

3.3.3 Analyses of vertical distribution

When considering all scatterers regardless of size, the mean vertical extent of the abundance maximum ranged from 30 to 260 m in PV (Figure 3.7) while a narrower depth range from 70 m (i.e. the turn-on depth of the sonar) to 160 m was observed at KER (Figure 3.8).

For KER, there was a significant difference in the depth of peak abundance between day and night (p -value > 0.001), but no significant variation in depth between clusters (Figure 3.8). However, significant differences in scatterer abundance were found between water clusters (p -value < 0.005). The mean size of scatterers differed significantly across water clusters, but no diel differences in this parameter were observed. Larger scatterer sizes were encountered in water clusters 1 (14.7 ± 5 mm) and 2 (14.8 ± 3.7 mm) compared to water cluster 3 (11.8 ± 3.8 mm) (p -value < 0.001).

For PV, due to the 24-hour duty-cycle, no sonar profile was available for the night period of water cluster 1. For daylight hours, the depth of the main abundance peak differed significantly between the 3 water clusters (p -value < 0.001), with a deeper location in water clusters 2 and 3 compared to water cluster 1 (p -value < 0.001). Furthermore, the depth of the abundance maximum was significantly deeper during the day than the night for water clusters 2 and 3 (day: 113 ± 56.5 m, night: 42.3 ± 18.9 m, p -value < 0.001 , for water cluster 2; day: 126 ± 49 m, night: 40.1 ± 13.1 m, p -value < 0.001 for water cluster 3; Figure 3.7b). The total number of scatterers, totalled over the depth range 30:260 m, was also significantly different between day and night for these water clusters (day: $194.10^3 \pm 48.10^3$, night $185.10^3 \pm 52.10^3$ for water cluster 2; day: $250.10^3 \pm 68.10^3$, night $125.10^3 \pm 46.10^3$ scatterers.m⁻³, for water cluster 3, Figure 3.7c), but did not differ significantly between them. However, significant differences in scatterer size were found between the three clusters during the day (p -value > 0.001) when they could be compared (water cluster 1: 15.4 ± 6.6 mm, water cluster 2: 10.7 ± 5.4 mm, water cluster 3: 11.5 ± 5.4 mm, Figure 3.7d).

The percentage difference between day and night for each scatterer size class in 10-metre depth bins showed a regular pattern of maximum abundance in upper layers at night, and in lower layers during the day (Figure 3.9). Depending on the water body, small (i.e. < 20 mm) and medium-sized (20-50 mm) scatterers exhibited some differences in their vertical distribution patterns (Figure 3.9).

Finally, clear differences were evident between KER and PV when looking at the complete depth range of 70 to 260 m that was sampled during the two surveys. Although the average scatterer abundance was similar in the two locations, PV data exhibited greater differences between the day and night vertical distributions of scatterers (p -value < 0.001 , Figure 3.10a). However, the mean size of scatterers was greater for KER (25.1 ± 7.1 mm, max = 175 mm) compared to PV data (17.4 ± 6.2 mm, p -value < 0.05 , max = 351 mm, Figure 3.10b).

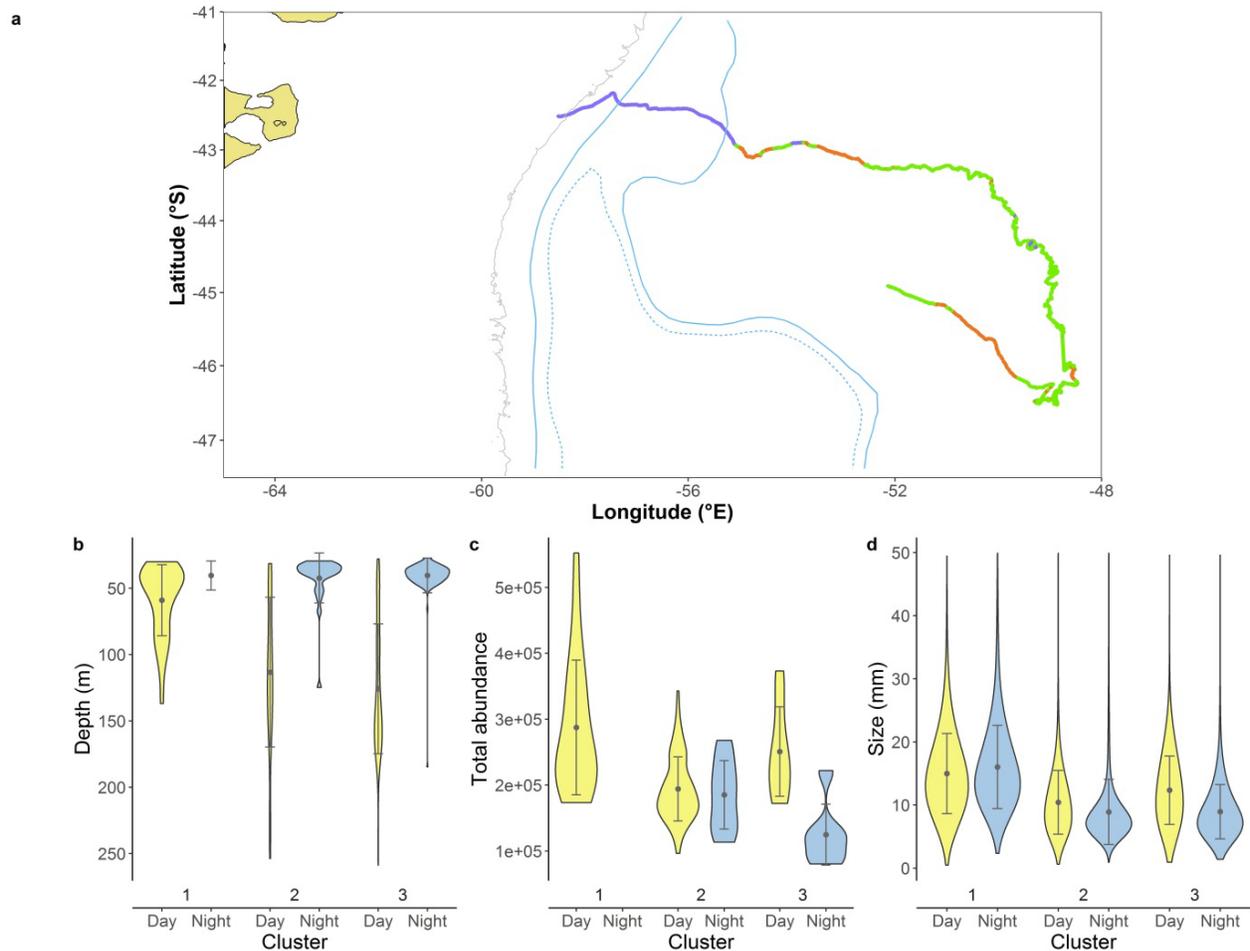


Figure 3.7 : (a) Track of the SES tagged on Peninsula Valdes during the interval recorded by the sonar tag (FPCA cluster colours as in Figure 3.6). The solid grey line shows the 1000 m isobath. Blue lines indicate the mean position of oceanic fronts over the study period, as given by the Centre for Topographic studies of the Ocean and Hydrosphere (see Sallée et al. 2008). Lower panels: (b) mean day (yellow) and night (blue) DVM depth (maximum abundance of profiles) for the 3 water clusters for the PV seal, (c) sum of the scatterers' abundances over the depth range 30-260 m (matching the vertical extent of the DVM depth for each cluster), (d) average scatterers' size distribution for each cluster. Grey dots and error bars respectively indicate the mean of each violin plot and the standard deviation.

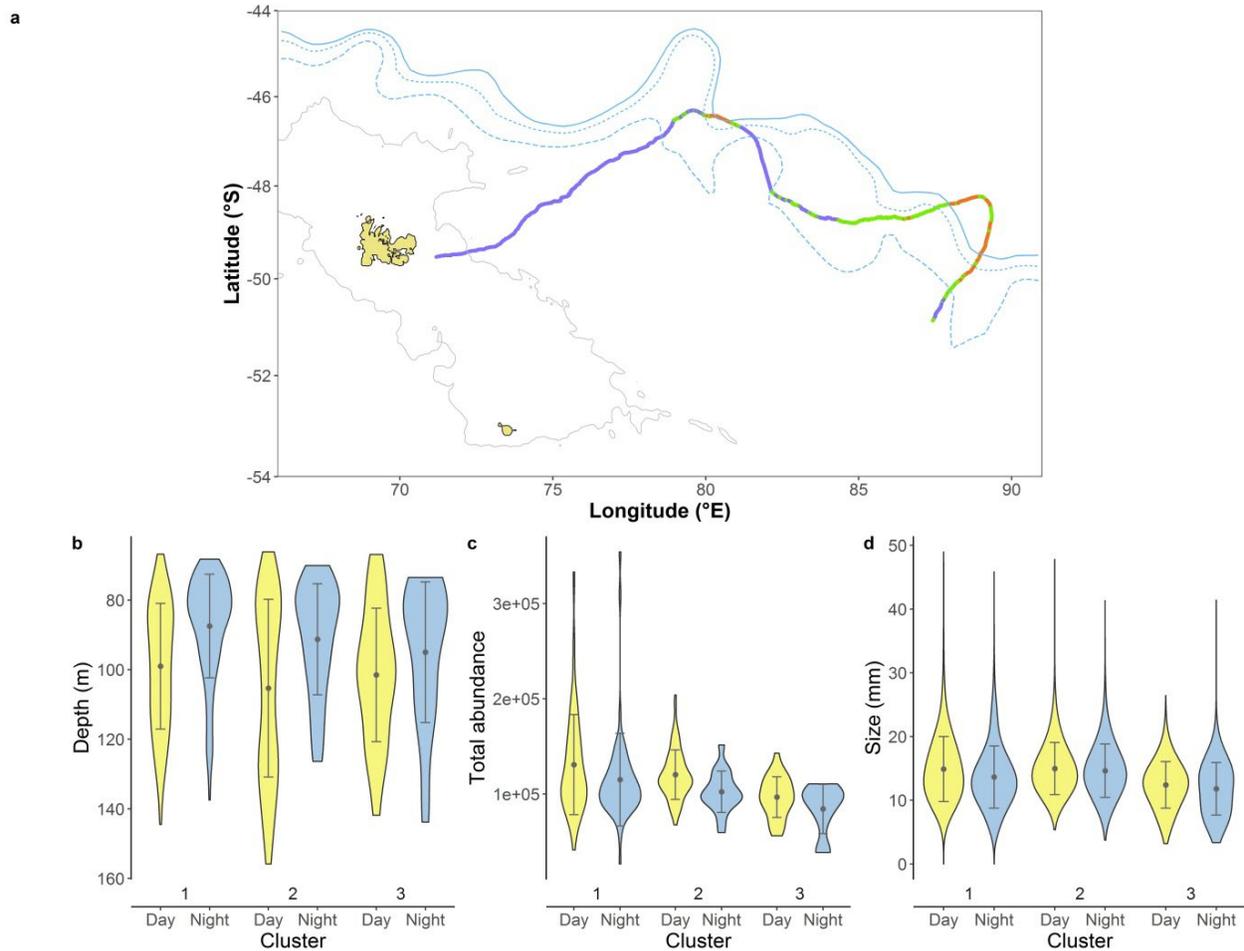


Figure 3.8 : (a) Track of the SES tagged on Kerguelen Island during the interval recorded by the sonar tag (FPCA cluster colours as in Figure 3.6). The solid grey line shows the 1000 m isobath. Blue lines indicate the mean position of oceanic fronts over the study period, as given by the Centre for Topographic studies of the Ocean and Hydrosphere (see Sallée et al. 2008). **Lower panels:** (b) mean day (yellow) and night (blue) DVM depth (maximum abundance of profiles) for the 3 water clusters for the KER seal, (c) sum of the scatterers' abundances over the depth range 70-160 m (matching the vertical extent of the DVM depth for each cluster), (d) average scatterers' size distribution for each cluster. Grey dots and error bars respectively indicate the mean of each violin plot and the standard deviation.

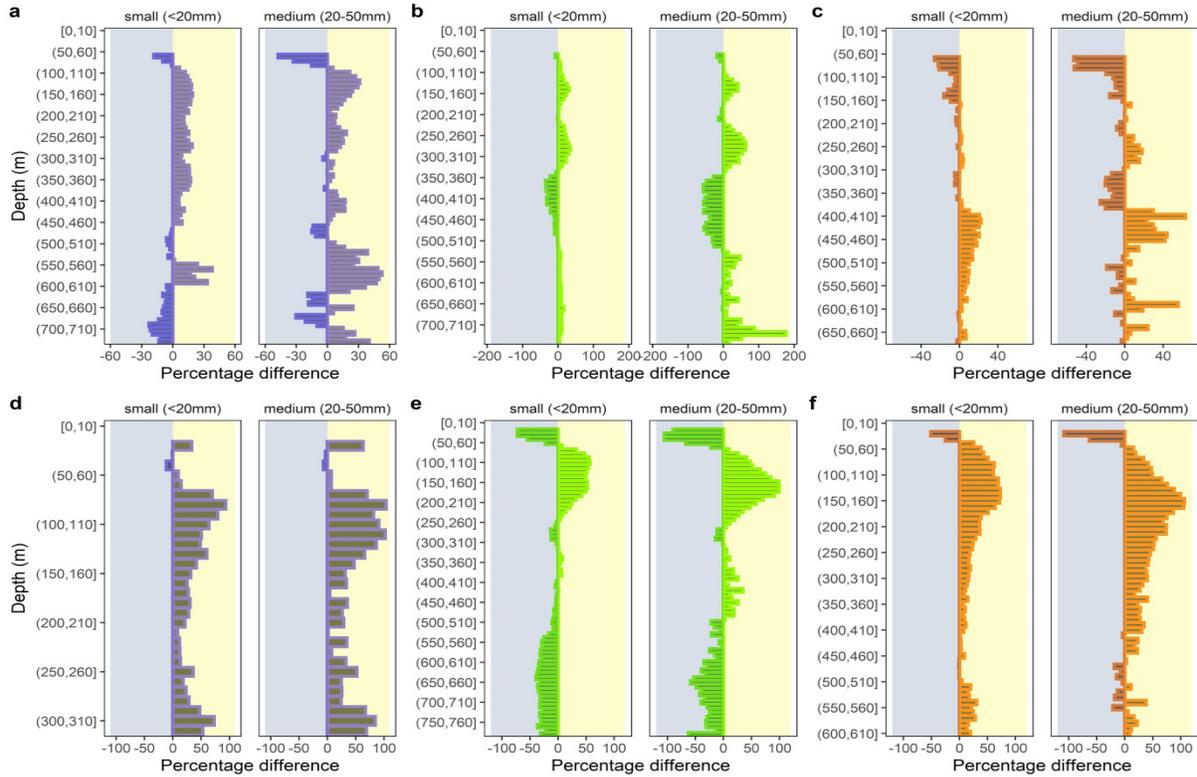


Figure 3.9 : Percentage difference, for small- (left) and medium- (right) size scatterers between day (yellow) and night (grey), calculated over 10-m depth bins, for the three water clusters (colours as in Figure 3.6) for KER (upper panel) and PV (lower panel). Positive values correspond to higher abundances during daytime than at night, and conversely a negative difference indicates higher abundances at night than during daytime for this depth bin.

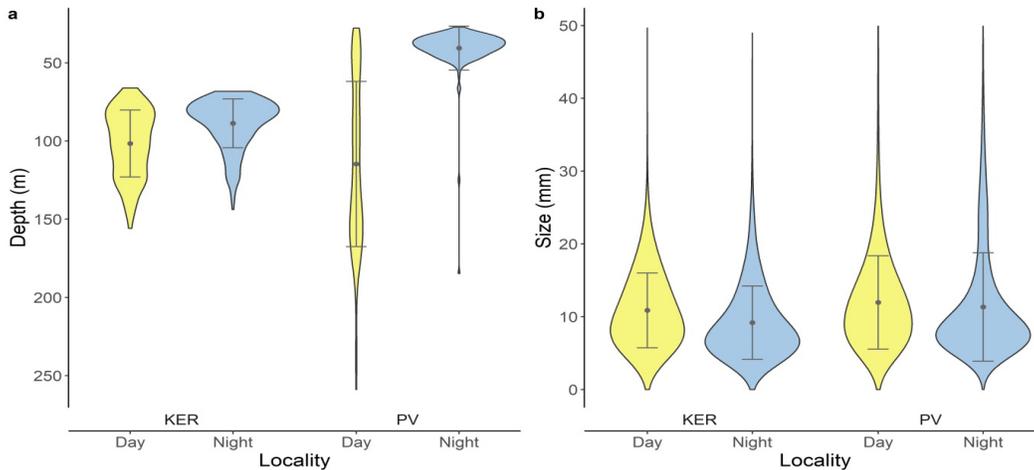


Figure 3.10 : (a) Mean day (yellow) and night (blue) DVM depth for the 2 locations. The DVM depth is the depth with the maximum density over a profile. (b) Mean particle size distribution over the depth range (70:260). Grey points indicate the mean, and the error bars represent +/- 1 standard deviation.

3.4 Discussion

3.4.1 Horizontal and vertical heterogeneity in the acoustic backscatter

Two sonar tags were deployed in parallel on elephant seals from distinct oceanographic regions to assess their performance in capturing the sizes, vertical distribution and diel dynamics of MTL organisms. While a previous study showed that mesopelagic fish/squids were detected by the sonar tag during close prey encounters (Goulet *et al.* 2019), the present study quantifies the abundance of smaller acoustic targets, insonified by the tags as the seals dived through the water column. The primary aim of this study, presenting the first-ever application of the new biologist, is therefore to assess its potential for quantifying the vertical and horizontal distribution of the MTLs during the far-ranging foraging trips of SES.

It is important to note that using a free-ranging foraging animal as a sampling platform may ineluctably lead to some sampling bias. Foraging SES tend to target, and therefore oversample, highly dynamic areas such as fronts (Cotté *et al.* 2015, Della Penna *et al.* 2015, Rivière *et al.* 2019) characterised by complex hydrodynamic conditions, which are favourable for prey aggregation. In contrast, SES may tend to undersample areas of lower organism concentrations. However, this prey bias was reduced in this study by excluding portions of the sonar signal corresponding to prey catch attempts. As a result, only MTL organisms which were not targeted by the SES were investigated in the present study. Conversely, it should also be noted that some of the sampling biases associated with the use of non-biological platforms, such as gliders or Argo floats, are absent when using animal platforms. For example, Haëntjens *et al.* (2020) report a possible attraction of MTL organisms to the LEDs used on Argo floats, which is avoided by the sonar tag without LEDs. In addition, the slow descent speed of a float is likely to cause a gathering of organisms in the echosounder beam, whereas the vertical speed of the elephant seal of about 1.4 m/s prevents any flock formation.

A comparison between an underwater vision profiler and a sonar tag for measuring organism abundance has revealed the sonar tag's ability to detect organisms as small as 1 mm in diameter (unpublished data; Petiteau in prep., see Annexes 3). However, it is important to underline that the method used in this study cannot distinguish between several small, closely aggregated targets (i.e., separated by less than 3.9 mm, the spatial resolution of the sonar), and a single target of the same apparent size. Nevertheless, as the deep-water environments visited by foraging SES contain relatively

few particles, the first scenario is rarely encountered, and should contribute only slightly to overall abundance estimates. Given the potential range of backscatter sources, the sonar tag data from SES in KER and PV likely include backscatter from a combination of objects whose nature cannot be determined, whether biological debris passively sinking to the ocean floor, or living organisms, some of them undertaking diel vertical migrations.

The main limitations being stated, we found that scatterers were more abundant and produced higher-intensity echoes in the upper part of the water column (i.e., above 250 m deep) in both locations. Temporal variations of the backscatter distribution were consistent with a daily cyclic movement in the water column corresponding to the daily migration of MTL organisms. However, this diel signal was not evident continuously throughout the datasets, and so is likely dependent on the nature of the scatterers present locally. Specifically, when the backscatter is dominated by small-size non-migrating items, we suggest that this could be indicative of biological detritus or else small-size non-vertically migrating zooplankton, such as *Calanus propinquus* (Conroy *et al.* 2020), highly abundant in the eastern sector of the Kerguelen shelf (Carlotti *et al.* 2008).

We also found evidence that both the horizontal and vertical distributions of scatterers vary according to the oceanographic conditions encountered. Five distinct water bodies were identified along the seal tracks, corresponding closely with weekly estimates of SO fronts positions (Sallée *et al.* 2008). Only one of these water bodies, water body 3, corresponding to Sub-Antarctic Waters (SAW), was encountered by seals from both KER and PV. Each seal also encountered two other water types but these were distinct in each location.

For the PV seal, clear differences in the vertical distribution, abundance and size of scatterers were found between each oceanographic domain visited, evidencing a change in MTL community composition and/or abundance depending on the water body. The changes in water body along the track may indicate that the seal encountered sub-mesoscale oceanographic features. Such structures are frequently used by SES and are often linked with improved foraging conditions (Dragon *et al.* 2010, Della Penna *et al.* 2015, Siegelman *et al.* 2019). Currently, the datasets are too limited to investigate the commonalities and differences of scatterers among similar water bodies, or to investigate seasonal changes. We can nevertheless expect an increased number of deployments of this tag, and the large ranges covered by SES, to lead to studies comparing the different large-scale water bodies explored by SES.

3.4.2 Regional differences in sonar signal

In both study areas, the abundance of scatterers varied depending on the water body. For the PV seal, significantly higher scatterer abundance was found in water body 1, which was close to the continental shelf, compared to the two other water bodies it encountered. This might be related to the highly productive waters of the Patagonian continental shelf, which receive nutrient-enriched inputs from the Malvinas current and support a large spring bloom (Lutz *et al.* 2018) with likely enhanced secondary production (Cepeda *et al.* 2018). However, the prey catch rate of the seal is low within this water body compared to elsewhere along its track, suggesting that this high spring productivity may not lead to increased abundance of the prey targeted by SES, or with a delay, due to the temporal decoupling of primary producers and primary consumers (Latasa *et al.* 2014). Further offshore, within the Sub-Antarctic Front (SAF) northward inclusion, primary production tends to be lower and supports communities of small mesozooplankton with lower biomass (Thompson *et al.* 2013) — a tendency that appears to be supported by the sonar tag data, revealing fewer and smaller scatterers with a very clear DVM pattern.

Similarly, MTL abundance in KER differs according to water mass, with the lowest abundance observed for water body 3 and the highest for water body 1. Water body 3 comprises profiles in the area around the North SAF and can be considered as a different bioregion than the other water bodies influenced by the subtropical regime (Godet *et al.* 2020). The warmer waters of this region tend to be associated with lower chlorophyll-*a* concentration and overall lower productivity than the high-productivity shelf and off-shelf waters of the Kerguelen plateau (Godet *et al.* 2020). The high abundance of scatterers seen in water body 1 may be associated with these enriched plateau waters, with eastward advection by currents releasing soluble iron, and enhancing primary production (Robinson *et al.* 2016, Schallenberg *et al.* 2018).

Overall, a higher abundance of larger-sized scatterers was encountered in KER compared to PV waters while the DVM pattern is more obvious within the PV dataset. These findings exemplify the differences between these two distinct marine provinces (Longhurst 2010, Fay and McKinley 2014). Our results also highlight the wide variability in vertical distribution patterns of the MTLs, a finding consistent with recent fine-resolution studies (Pinti and Visser 2018, Conroy *et al.* 2020) and global ocean studies (Behrenfeld *et al.* 2019). More extensive deployments of the sonar tag may therefore help improve our understanding of the environmental and biological factors that drive these differences.

3.4.3 *Diel vertical migration*

The current study also reveals fundamental differences in the vertical distribution and behaviour of zooplanktonic and micronektonic organisms according to their sizes. A day-scale cyclic vertical movement of a portion of the scatterers was evident in sections of the sonar recordings (see Figures 3.4b & 3.5b) comprising an upward migration at dusk and a downward one at dawn. The presence of this diel pattern in our data confirms the ability of the sonar tag to detect mesopelagic organisms, such as macrozooplankton, or other small MTL organisms involved in the DVM.

The extent of the vertical migration recorded by the sonar tag in both regions, reaching 160 m deep in KER and 260 m deep in PV, does not match the migration range of mesopelagic fish such as myctophids, and squid (Davison *et al.* 2015, Bianchi and Mislan 2016, Béhagle *et al.* 2016, Kloser *et al.* 2016), which is also revealed by the day and night mean diving depth of the two seals. Therefore, the observed DVM likely represents the vertical movement of zooplankton (i.e., the prey of SES prey) although inferences about the size of scatterers from the sonar data require validation. However, the minimum spatial resolution of the sonar tag (approx. 3.9 mm) means that smaller organisms will be lumped within the smallest size class resolved by the sonar tag. Nonetheless, the mean acoustic size (2 to 3 cm) of the migrating scatterers, and the depth range at which they are detected, suggest large zooplanktonic organisms like euphausiids. Indeed, the Kerguelen waters host high abundances of euphausiids (Cuzin-Roudy *et al.* 2014, Koubbi *et al.* 2016, Godet *et al.* 2020) such as *Thysanoessa macrura* and *Euphausia vallentini*, both with an adult size close to 3 cm. The Argentinian Patagonian waters also host high densities of *E. vallentini* (Cepeda *et al.* 2018). This krill species makes a diel migration between 100 and 250 m depth (Cuzin-Roudy *et al.* 2014), matching the vertical range of the migration detected by the sonar tag in this location.

3.4.4 *A possible marine snow event recorded off Kerguelen*

Between November 10th and 14th, the sonar tag deployed in KER recorded anomalously high and constant scatterer abundances throughout the epipelagic layer to 500 m deep. This could have been caused by large concentrations of salps (Wiebe *et al.* 2010), and validation of the sonar tag is required to determine the typical echo signals generated by low-target strength targets such as salps and jellyfish. However, the homogeneous distribution along the vertical dimension could also indicate a mass sinking event of biological detritus, known as marine snow (Alldredge and Silver 1988, Turner 2015). Marine snow events follow periods of high productivity, when heavy phytoplankton cells and zooplankton faecal pellets

sink downwards rapidly (Laurenceau-Cornec *et al.* 2015b). Some studies suggest that these events, occurring off the Kerguelen plateau twice a year during the seasonal blooms, represent, in the SO, one of the main contributions to the biological pump that exports particulate organic carbon (POC) to depth (Turner 2015, Rembauville *et al.* 2015). The spatial co-occurrence between such events and satellite-assessed POC from remote sensing may help resolve this question in the future (Tran *et al.* 2019).

3.4.5 *Where is the Deep Scattering Layer?*

A vast majority of the scatterers recorded by the sonar tags come from the epipelagic zone, whereas beneath 300 m, in the mesopelagic layer, echoes were scarce. One of the most notable acoustic features of the global ocean, the deep scattering layer (DSL), is therefore not immediately evident in the sonar tag data. The DSL, mainly composed of mesopelagic fish and squids (i.e., the main prey of SES), is found in the mesopelagic zone at a depth of around 400 to 500 m throughout the world oceans (Proud *et al.* 2018), and particularly in the SO (Kloser *et al.* 2016, Béhagle *et al.* 2017). This depth is consistent with the mean diving depth of the SES, and the sonar tag's inability to detect the DSL as a clear pattern in the way that ship-based echosounders have been found to do, can possibly be explained by their different sampling resolutions. Ship echosounders are mainly designed to detect mesopelagic scatterers composed of organisms exceeding several centimetres while the high frequency sonar tag is well-suited to detect smaller-size organisms. Studies have established that the abundance of zooplankton and micronekton decreases linearly with size following a log/log function (Heneghan *et al.* 2016)). Therefore, due to its narrow beam, the water volume sampled by the sonar tag is limited and may prevent the relatively low densities of micronektonic fish and squids from being properly assessed. In comparison, ship-based echosounders have a larger beam and are operated from the surface, leading to a much greater insonified volume of water at greater depths. Such sonars are well suited to sample bulk micronekton but are not so well-suited to assess small-size and dispersed zooplankton. Therefore, these two approaches should be seen as complementary with one another. Nonetheless, the bottom phase of SES dives, and more specifically the depth of prey capture attempts (PCAs), provide a proxy for the DSL depth in the water column (Guinet *et al.* 2014, McMahon *et al.* 2019). Both the dive depth and the depth of PCAs, as inferred from acceleration transients recorded by biologging tags on SES, vary with a diel cycle, presumably tracking the daily vertical migration of components of the DSL (Figure 3.4b and Figure 3.5b). The sonar tags frequently recorded scatterers with a large apparent size simultaneously with PCAs. The focus of the study being smaller-size MTL organisms, and the time SES spend foraging being disproportionate, PCAs

were excluded from this study. These larger scatterers however likely represent the DSL organisms targeted by SES and so provide some indication about the density and size distribution of the DSL that is the topic of a companion paper (Goulet *et al.*, in prep).

3.5 Conclusion

Although the sonar tag, aided by the persistent diving behaviour of SES, shows considerable promise for in situ studies of the biotic environment of the deep ocean, namely the distribution and movement of resident organisms, a recurring issue is the lack of certainty in inferring organism size and type from the echo returns. A key area for future work is therefore to assess how well the echo patterns associated with different sizes and categories of organisms can be distinguished with the current tag design. This information is critical for most trophic and carbon flux studies (Hernández-León *et al.* 2019). While careful tank-based validation studies can improve confidence in interpreting the sonar tag, ultimately in situ measurements will be most useful for the identification of unique deep-sea fauna that cannot be held in aquaria. One way to achieve in situ validation could be to combine the sonar tag with a camera tag in such a way that image capture is triggered by acoustic detections within a given detection range.

Acknowledgements

Marine mammal data were gathered by the international MEOP Consortium, including the French National Observatory Mammals as sampler of the Ocean Environment (SNO-MEMO). Fieldwork in Kerguelen was supported by the French Polar Institute (Institut Polaire Français Paul Emile Victor) as part of the Cycleleph programme (n. 1201, PI C.Gilbert). Fieldwork in Peninsula Valdes was supported by CNES-TOSCA (Centre National d'Études Spatial) as part of a French-Argentinian collaborative program (PI C. Guinet). This research was funded by the "Agence Innovation Défense" and the "Région Nouvelle-Aquitaine" to M.T.

The Kerguelen fieldwork team 2018-2019 as well as the Peninsular Valdes fieldwork team 2018-2019, who deployed and recovered the tags are gratefully acknowledged, with special thanks to J. Mestre, C. Vuillet, H. Allegue involved in the Kerguelen tagging, and to J. Campagna, C. Campagna, M.A. Hindell and C. Vera for the Argentinian deployments.

Declaration of interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

CHAPITRE 4:
MODELING VERTICAL HABITAT USE OF DEEP-DIVING
SPECIES USING IN SITU DATA: A FUNCTIONAL
APPROACH



© Elodie Trauchessec

Authors

Martin Tournier¹, Nadège Fonvieille^{1,2}, David Nerini², Baptiste Picard¹, Christophe Guinet¹

¹Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS-La Rochelle Université, UMR 7372, 79360 Villiers-en-Bois, France

²Aix-Marseille Université, CNRS/INSU, Université de Toulon, IRD, Mediterranean Institute of Oceanography UM 110, 13288 Marseille cedex 09, France

Abstract

Calls for the integration of the vertical dimension in habitat models of marine organisms are increasing. However, the transition from surface distribution models to true three-dimensional habitat models is currently hampered by the scarcity of environmental data characterizing the water column with adequate spatial and temporal resolution, as well as by the technical challenges of adding the vertical dimension. The rapid expansion of biologging approaches on marine predators allows the collection of high spatial and temporal resolution environmental information, along with information on their foraging behavior. Using data on the ocean environment collected by southern elephant seals (*Mirounga leonina*) equipped with oceanographic sensors, we propose to build a model of vertical habitat use using a functional data analysis approach. By assimilating the profiles of environmental variables to continuous functions, it is possible to retain all the information sampled along the water column. The proposed model is simple and uses predictors that summarize the environmental information using a functional principal component analysis. The prediction errors from the model show a spatial pattern, which correlates with ocean dynamics, suggesting that elephant seals make shallower dives than expected in the sub-mesoscale frontal zones. The results also confirm that accessibility to their prey appears to be facilitated in the vicinity of eddies or filaments. The approach presented here could serve as a baseline, subject to sufficient high-resolution data, for the development of three-dimensional habitat models.

4.1 Introduction

Ecological niche modeling (ENM) or species distribution models (SMD) (which will be referred to as 'habitat models' hereafter for simplification) are common approaches in modern ecology, aiming at obtaining a large vision of the targeted species distribution (Elith and Leathwick 2009). The outputs of these models have become one of the most important decision-making tools for defining conservation objectives (Guisan et al. 2013), anticipating variations in future biodiversity under global changes (Pearson and Dawson 2003), or predicting the potential niche of an introduced species (Peterson 2003). Developed and applied first for terrestrial species, these models were naturally applied to marine species without drastic modification of the modeling framework (Melo-Merino et al. 2020), despite some evident differences between terrestrial and marine habitats. One can think about the intrinsic dynamic nature of the oceanic water masses and the different spatial and temporal scales for which interactions between the environment and species operate (Redfern et al. 2006, Scales et al. 2017). This dynamic feature leads

to the use of many dynamic predictors varying over time rather than static ones to explain the presence/absence data distribution. Despite an increasing number of guidelines in the literature to better consider the spatio-temporal scale issues (Mannocci et al. 2017), how to handle it is still an open discussion. The main difference lies in the number of dimensions that can be assessed; marine species, unlike terrestrial ones, are evolving in a 3-dimensional environment. It is accepted that, over the same distance, the physicochemical parameters variability of the ocean is greater vertically than at the surface, reflecting the presence of vertical gradients much more accentuated than the horizontal gradients of surface for an equal distance (Wunsch and Ferrari 2004). Although some species can reasonably be assumed to be constrained by surface environmental conditions, like phytoplankton (Mousing et al. 2016) or surface feeding seabirds (Scales et al. 2014), most habitat models proposed for diving species that may evolve between different layers of the water column rely mainly on surface predictors, such as the sea surface temperature (SST), sea surface height (SSH) or chlorophyll-a (Bombosch et al. 2014, Coro et al. 2016, Druon et al. 2016). For models that represent the distribution of species evolving far below the surface, using surface variables can lead to misleading or erroneous predictions (Duffy and Chown 2017). Many studies use bathymetry as an environmental proxy to compensate for the lack of available depth data. Its use in habitat models remains problematic, as depth is a non-causal variable that is often inconsistently correlated with causal variables such as temperature when they are both considered over large geographic areas (McArthur et al. 2010).

Over the past decade, there have been increasing calls to consider the vertical dimension in habitat modeling procedures (Dambach and Rödder 2011, Duffy and Chown 2017). Rather than a technical barrier, the primary impediment to the development of such models is the lack of in-depth data for either the environmental predictors or the species sampled (Costello et al. 2018). Most environmental data available on global databases (e.g., COPERNICUS) describe the near-surface layers or the ocean floor (Assis et al. 2018). However, very recently, numerical models returning ocean properties outputs provide a view of oceanographic data at depth, as shown by the example of the CMEMS model, which provides the estimations of several physical variables on 50 discrete depth levels, down to 5000 m depth (Mason et al. 2019). Nevertheless, these modeled data are an approximate of the ocean realm. They can suffer localization inaccuracy or lack of variability for the deep layers, with direct consequences on the estimation of the mixed layer depth (Lellouche et al. 2018). Some 3D habitat modeling developed recently, were based on these multi-layers data (Bentlage et al. 2013, Pérez-Costas et al. 2019) and models integrating the species distributions for several layers have been proposed. The most straightforward

procedure is using several habitat models stacked together to describe the in-depth distribution of the species, which the authors called the “2.5D model” (Duffy and Chown 2017). The simplicity of this procedure suffers from some biases, especially when subsetting environmental data values from the whole vertical range corresponding to the species distribution, resulting in different habitat patterns for each depth considered (Dambach and Rödder 2011). (Bentlage et al. 2013) proposed to gather all depth information in one environmental grid layer to overcome this issue. But still, excluding the extrapolation problems linked to the critical issue of data scarcity in the three dimensions leading to an evident overestimation of the species distribution, the model's projection is carried out on a stack of 2D layers. A recent study proposes to consider a vertical semi-continuous gradient for environmental data, allowing insight into the maximum depths at which the species can be present (Pérez-Costas et al. 2019), using remote sensing information. But, as the authors point out, these 3D models would gain in predictive power only if the data could be more accurate both environmentally and geographically, such as unbiased in-situ data.

The recent expansion of biologging devices and the constant improvement of sensors in terms of accuracy or battery lifetime enables recording in-situ environmental data with excellent temporal and spatial accuracy. These improvements can be used to develop case-sensitive SDM. In the case of deep-diving marine mammals equipped with such devices, the acquisition of dive information along with concomitant environmental data is now made possible by implementing bio-loggers in deep-diving marine predators. This information, which can be represented as a curve of the environmental value against depth, called profile, is often not used in their whole but reduced to descriptors such as the temperature at 200m (Guinet et al. 2014, Freer et al. 2019), or the mean for a defined depth range.

We propose the integration of the vertical dimension in SDM for deep-diving animals, using the complete, accurate, and concomitant environmental information collected by bio-logger sensors deployed on deep-diving marine mammal species. To circumvent central tendency statistics that severely reduce the available information, the data can be analyzed through functional data analysis (FDA) framework, manipulating the profiles or functions rather than scalars or vectors. Even if FDA were introduced in the early 1980s (Ramsay 1982), it became popular within the last two decades (Yen et al. 2015, Wang et al. 2016). The use of FDA in environmental sciences appeared more recently, as in oceanography (Nerini and Ghattas 2007, Stewart-Koster et al. 2014, Bayle et al. 2015, Pauthenet et al. 2017), ecology (Ainsworth et al. 2011, Embling et al. 2012, Yen et al. 2015), and even behavioral ecology (Godard et al. 2020). Studies focused on fish distribution had the common aspect of performing regression

on functional data, whether it is the response data or the predictors, by forecasting the distribution of the studied species according to the variations of the environmental predictors. Recently, Boudreault et al. (2021) went a step further in comparing a GAM and a functional regression model (FRM) to model habitat selection of young salmon in a river flow. The FRM demonstrated a higher sensitivity to some local variations, those being widely smoothed when using GAMs, and captured most of the variability contained in the data. Hence FRM performs more accurate predictions than classical point-based regression techniques. Based on this observation, the integration of FRM into correlation-based habitat models when regularly sampled data allows it, such as high-frequency data from biologging sensors, would represent a valuable addition.

Amongst the few deep-diving mammals able to reach the mesopelagic layer, the Southern Elephant Seal (SES), *Mirounga leonina* is a convenient species to study thanks to its life cycle bringing it back to land twice a year. Performing as much as 60 dives in one day during its foraging trips, SES represents a unique opportunity for the deployments of time-depth recorder (TDRs). For the last 20 years, data has been collected using this technic, representing one of the most extensive oceanographic datasets. Thanks to the large amount and the diversified nature of data collected by TDRs deployed on SES, an accurate description of their foraging habitat is available (Biuw et al. 2007, Guinet et al. 2014, Vacqu  -Garcia et al. 2015). The depth of their foraging dives, described as the bottom phase (Jouma'a et al. 2017, Le Bras et al. 2017), refers to a period between the descent and the ascent phases, corresponds to the depth where the environmental conditions maximize their prey presence (Hindell et al. 2016). This diving phase, during which most prey capture events occur, is found in many diving predators (Hooker et al. 2002, Wilson et al. 2002, Austin et al. 2006). Temperature and light conditions have been shown to be the main driver of the diving depth (Guinet et al. 2014, Vacqu  -Garcia et al. 2015). Recent studies attempted to predict their foraging depth using indirect information about the prey field (McMahon et al. 2019, Green et al. 2020). However, using the entire environmental profiles as predictors would allow a direct approach to modeling their sourcing habitat and determining the environmental cues that SES use to decide on the depth to explore. The availability of a large number of in situ profiles allows us to address habitat use modeling using functional statistics rather than classical statistics, enabling us to retain all the environmental information contained in these profiles.

The present paper proposes to implement an original framework to design a 3-dimensional habitat use model using environmental data acquired at high temporal and spatial resolution. This study aims to determine i) if the environmental profiles differ depending on the diving depth ranges of the SES, ii) if the

hydrographic profiles can be used to predict the depth of the bottom phases of southern elephant seals dives, and iii) if we can link the predictions anomalies to oceanic features. To assess these relationships, functional statistical methods are implemented rather than statistics on single measurements or central tendency metrics.

4.2 Material and methods

4.2.1 Data collection and processing

The study focuses on data sampled from seven post-breeding female SES tagged in 2019 in the Kerguelen Islands (Figure 4.1). Different tags set up were fitted on the individuals, including at least a CTD-SDRL tag (Sea Mammal Research Unit, St Andrews, UK) mounted either on the head or the back. When the CTD is back-mounted, either a sonar tag (Goulet et al. 2019) or a DTAG (Johnson and Tyack 2003) was placed on the head, both models providing inter-dives GPS localizations along the seal track. An ARGOS transmitting tag (SPOT, Wildlife Computers, USA) was also fitted on the back of the animal to ensure the recovery of the loggers in the event the CTD-SDRL stopped transmitting before the seal came back ashore. Within the CTD tag, an ARGOS satellite-tracking system is integrated to monitor at-sea movement and for the recovery of the tags when the animals hauled-out for molting. CTD tags recorded the conductivity, temperature, light, and pressure at 0.5 Hz. While a summary of the collected data was satellite-transmitted via the ARGOS system, the raw profiles were archived in the internal memory, accessible only when the tags were recovered. To attach the loggers, each animal was captured and anesthetized using an intravenous injection of Zoletil®100 (1:1 combination of tiletamine and zolazepam) following the standard procedure described in McMahon et al. (2008). Using a quick-setting epoxy glue (Araldite AW 2101), the tags were attached to the animal's pelage. The handling of each animal respected the best practice recommendations, including the 3R's framework (Reduction, Refinement, Replacement; Horning et al. 2019), and was approved by the French Committee for Polar Environment.

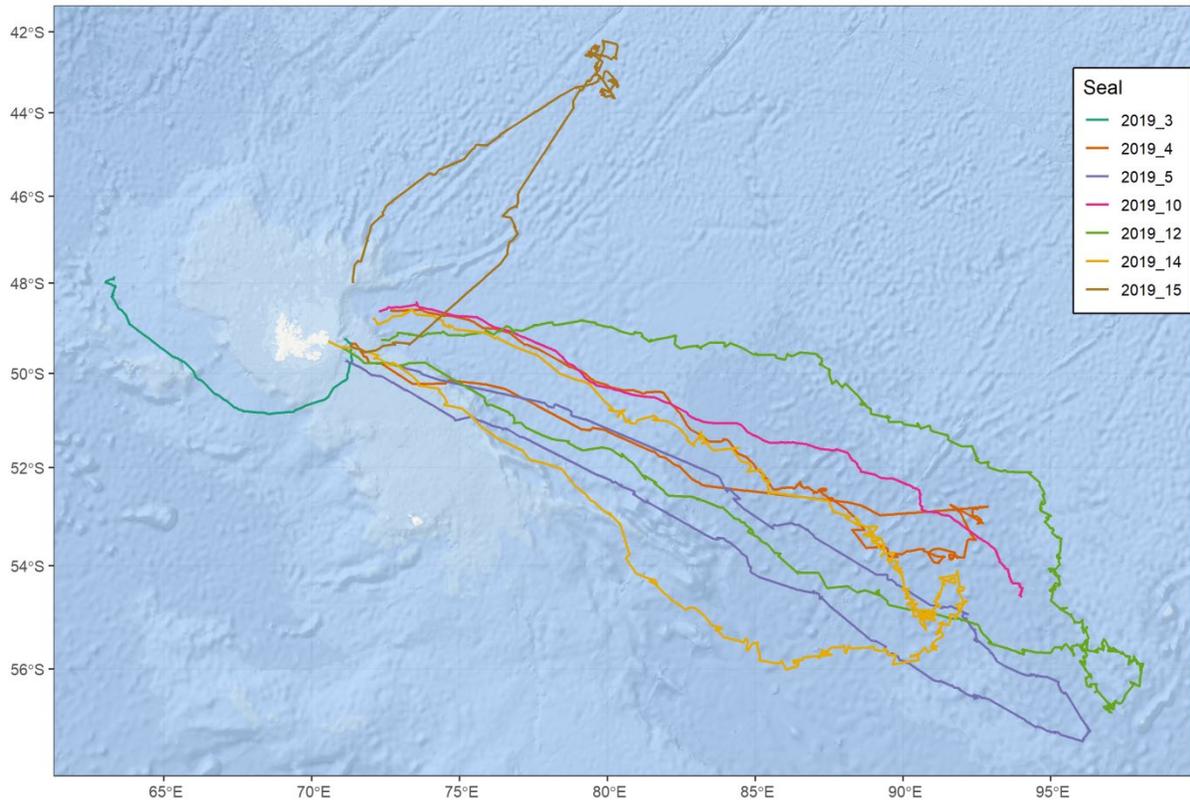


Figure 4.1 : Map of the 2019 elephant seal trips equipped in Kerguelen. The environmental profiles are derived from those trips. The low-quality trips have been removed.

The choice of a unique year of data collection, here 2019, is motivated by the will to exclude the inter-annual variability of the oceanic conditions, which is not considered here. When the CTD was back-mounted, the scarce ARGOS localizations constrained us to remove them from the analyses, retaining only the GPS positions collected by the head tag. For each environmental data, a profile is obtained from the data collected on the elephant seal dive's ascending phase, from the deepest point of the dive to the surface. The salinity can be affected by thermal mass inertia of the tag, inducing a lag effect on the temperature sensor and, therefore, errors on the calculated salinity values. To correct these errors, the procedure described in Mensah et al. (2018) was implemented. The light data is recorded as Photosynthetically Active Radiations (PAR) profiles (in $\mu\text{mol}\cdot\text{quanta}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) and receives three corrections before being analyzed: i) removing the sensor noise for the deep zone by defining a dark depth, i.e., the depth from which the signal is pure noise, ii) removing the upper part of the profiles where the light sensor is saturated, and the profile forms a straight line and iii) ensuring the physical and optical consistency of the PAR throughout the dataset, discarding any variations due to a cloud or a wave (see Annexes 4 for further information). The CTD-light profiles were then curtailed to a standard 20 m-200 m

depth range, where the largest temperature, salinity, and light variations occur for these areas of the Southern Ocean (Dong et al. 2008). Generally, the light sensor gets saturated within the first 20 meters, justifying the removal of this value range. Each dive was classified as either night or day based on the solar angle at the start of the descent phase, any angle above 0° being considered as day and below -6° as night.

Depending on the time collection, two distinct analyses are conducted. To be included in the analysis, each profile needs to be complete over the 20 m-200 m depth range and contain all the variables selected, such as temperature (θ)/ salinity (S), or temperature (θ)/ salinity (S) / light (P) when considering the night or the day respectively. The bottom phase of the dive was assessed and calculated according to Le Bras et al. (2016), and corresponds to the dive period for which the prey catch attempts rate is the highest and the vertical speed is lower than $0.75 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$. The median depth of the bottom phase of the dive was used as the response variable of the regression model.

4.2.2 Profiles interpolation

The purpose of using Functional Data Analysis (FDA) approaches is to assess the concomitant variations of θ , S, and P profiles as a function of depth. Whatever the spatial or temporal resolution, any sampling results in a collection of discrete values expressed along with time or space. Before applying FDA, the first step is to transform these discrete sampling values into continuous curves $x_n(z)$, defined by a function along with depth (z). The joint use of the different variables requires first to express the sampled values using a common vertical grid. Thus, raw values are linearly interpolated onto a uniform vertical grid of $181 \times 1 \text{ m}$ levels. To obtain a continuous curve $x_n(z)$, the profiles are expressed as a linear combination of K known basis functions $\{\phi_1, \dots, \phi_K\}$:

$$x_n^i(z) = \sum_{k=1}^K c_{n,k}^i \phi_k(z), \quad i \in \{\theta, S, P\}, \quad n = 1, \dots, N \quad (4.1)$$

Where $c_{n,k}^i$ are the coefficient estimated by least squares regressions. Here the profiles are decomposed in a B-spline basis. We chose a cubic B-spline basis where the splines are polynomials segments of degree 3 joining up at specific arguments values, called knots. This choice is the most appropriate for profiles that are non-periodic curves and provides a large flexibility and fast computation (Ramsay and Silverman 2005). The number of basis functions K dictates the flexibility of the fit on the data, the bigger the K, the closer the fit. This number must be chosen according to the desired balance between over-fitting the data, which may include sampling noise, and over-smoothing, which may mask essential properties of the

curve. The choice of K was made on the criterion of minimizing the squared error between the functions and the data (see Annexes 4, Figure A4.1).

4.2.3 Functional ANOVA

To confirm the presence of differences between the oceanographic profiles of the different depth levels visited by the seals, we performed a Functional ANOVA (FANOVA) on grouped profiles (Górecki and Smaga 2017). For this purpose, 5 depth classes are formed using the median depth of the bottom phase of the dives, each group corresponding to a 200 m depth bin. The profiles are also following the same depth classes. The differences between the depth classes can be assessed using a functional equivalent of the analysis of variance. The FANOVA describes the variability in the profiles in terms of combined effects of the variations between the depth classes. If l groups of random functions $X_{p,q}, p = 1, \dots, l, q = 1, \dots, n_p$ are considered, these groups may differ in their mean functions $\mu_p(z)$. Assuming they are stochastic functions, we want to test the ensuing null hypothesis $H_0 : \mu_1(z) = \dots = \mu_l(z)$. The alternative is the rejection of this null hypothesis. The testing procedure is known as the one-way analysis of variance problem for functional data (FANOVA). The usual tests for H_0 are based on the pointwise F statistic (Ramsay and Silverman 2005)

$$F_n(z) = \frac{SSR_n(z)/(l-1)}{SSE_n(z)/(n-l)} \quad (4.2)$$

where $SSR_n(z) = \sum_{p=1}^l n_p (\bar{X}_p(z) - \bar{X}(z))^2$, $SSE_n(z) = \sum_{p=1}^l \sum_{q=1}^{n_p} (\bar{X}_{pq}(z) - \bar{X}_p(z))^2$

are the pointwise between-subject and within-subject variations, respectively. The testing procedure retained in this study is the modified procedure designed by Górecki and Smaga (2015). This procedure uses the B-spline decomposition (1) to compare the different groups of profiles. For each observation, a number K of basis functions is selected based on some information criterion (e.g., BIC, AIC), and a common K value is then chosen among the mean, the mode, or the extrema. The test statistic is then estimated as:

$$\frac{(a-b)/(l-1)}{(c-a)/(n-l)} \quad (4.3)$$

Where

$$a = \sum_{p=1}^l \frac{1}{n_p} \mathbf{1}_{n_p}^T c_p^T J_\phi c_p \mathbf{1}_{n_p}, \quad b = \frac{1}{n} \sum_{p=1}^l \sum_{q=1}^{n_p} \mathbf{1}_{n_i}^T c_p^T J_\phi c_q \mathbf{1}_{n_q}, \quad c = \sum_{p=1}^l \text{trace}(c_p^T J_\phi c_p)$$

1_n is the $n \times 1$ vector of ones, $c_p = (c_{p,q,k})_{p=1,\dots,l; q=1,\dots,n_p; k=1,\dots,K}$ are the $K \times n_p$ matrices of coefficients p , and J_ϕ is the $K \times K$ cross-product matrix corresponding to the vector $\phi(z) = (\phi_1(z), \dots, \phi_K(z))^T$. The F-statistic can be calculated based only on the coefficients $c_{p,q,k}$ and the matrix J_ϕ . This test, named FP test, was implemented by Górecki and Smaga (2019) in the R package fdANOVA, and was the most advised to control between and within group variability. This test relies on a permutation procedure to approximate the null distribution of the profiles. Here 1000 replications were performed to obtain the p-values.

4.2.4 Scalar regression model by functional principal components approach

Since the aim is to model predictive relationships between the median depth of the bottom phase and the environmental profiles, a multiple linear regression was performed:

$$y_n = a_0 + a_1 X_1 + \dots + a_n X_n \quad (4.4)$$

With y_n the observed bottom depth of each dive and x_n the N principal components coordinates. It is possible to simplify the approach by reducing it to a scalar multivariate model by first applying a PCA on the covariate matrix and using the projections of the profiles on the first principal components as predictors. Considering the large number of observed profiles for several environmental covariates and the high dimensionality of the predictors, an appropriate regression approach is to reduce the covariates by a low-dimensional approximation using functional principal component analysis (fPCA) (Ramsay and Silverman 2005, Yao et al. 2005). The fPCA is widely used when comparing a high number of curves and was recently used in oceanographic studies to identify variability patterns of oceanic profiles (Bayle et al. 2015, Pauthenet et al. 2017, 2018). Similar to the PCA applied on scalars crossing N observations (profiles) and I variables, the difference lies in the variable being B-splines coefficient in the functional version (Ramsay and Silverman 2005). B-spline coefficients of the ϕ , S and P covariates are stored jointly in a table of dimensions $N \times IK$. The fPCA decomposes this table of coefficients into principal components (PCs), which are the uncorrelated combinations of the original variables maximizing the variance. The fPCA was performed following the procedure presented in Pauthenet et al. (2017), including a third covariate, the light profiles P, for daytime's models. Then, the observed profiles can be reconstituted in a space of reduced dimension, using principal coordinates of the first selected PCs. The PCs coordinates obtained for each observation on the first j Pcs are used as predictors in the linear regression.

4.2.5 Predictions and co-localization with sub-mesoscale structures

The goodness of fit for both day and night linear models was estimated using metrics such as the adjusted R squared. Although predictor significance was assessed, the number j of predictors was chosen according to the minimum number that captures 95 % of the total inertia. Predictions based on the outcoming models were performed to check model accuracy on both in-sample and out-sample data and performed iteratively in a global cross-validation framework with an 80 / 20 % split for training and testing data, respectively. The prediction error was calculated for each pair of observation/prediction, as the difference between the observed and the predicted depth.

To identify possible distribution patterns of the prediction errors, the Finite Size Lyapunov Exponent (FSLE) values colocalized and concomitant to each dive were extracted from the database AVISO+ (ref AVISO). This parameter uses altimetry remote sensing data to measure the divergence speed of water particles for a given position and allows identifying regions where mesoscale velocities are strong and indicative of the occurrence of oceanographic fronts. Considering the location errors, the FSLE values were downgraded to a lower spatial resolution, from $1/25^\circ$ originally to $1/5^\circ$ and averaged over the set of days corresponding to the elephant seal's track. In order to extract a average FSLE value matching each dive, we took the FSLE values at the nearest point of the dive location. A linear mixed model was then used to consider the potential relationship between the prediction errors and the average FSLE value, treating the individual as a random effect to handle the longitudinal nature of repeated measurements by the same individuals. A model was built for each of the two periods considered, night and day

4.3 Results

4.3.1 Summary statistics and profiles comparison

As previously mentioned, the FDA's initial step is to reconstruct the functional forms of the curves from the discrete values sampled by the sensors. This procedure of approximating the data into a functional profile involves several parameters, the most important being the number of basis functions K chosen for the decomposition. We used the same K value for the three covariates, for both day and night. A good trade-off across all the conditions was found for $K = 20$, with 16 equally spaced knots, a flexible choice allowing to capture local variations and preserve the information about the real shape of the profiles. A total of $N_{\text{day}} = 9667$ and $N_{\text{night}} = 3692$ profiles were complete over the depth range 20 m-200 m for all the covariates considered. For the calculated median depth of the bottom foraging phase, the

overall mean across the seven individuals is 468.5 ± 212.3 m for daytime and 408.33 ± 177.5 m for the night.

For three environmental data, profiles got integrated over 200 m into a mean value for day (Figure 4.2, upper panel) and night (Figure 4.3, upper panel). As it can be performed for scalar sampled values, functional data like profiles can be summarized into a mean profile and its standard deviation (Figures 4.2 & 4.3 lower panels) (see Godard et al. 2020 for equations). For the day, the mean temperature increase with increasing depth (from $\theta_{\text{depthclass1}} = 1.78 \pm 0.78$ °C to $\theta_{\text{depthclass5}} = 9.69 \pm 2.48$ °C), and salinity showed a similar increasing pattern (from $S_{\text{depthclass1}} = 34.07 \pm 0.1$ PSU to $S_{\text{depthclass5}} = 34.8 \pm 0.25$ PSU), which can be seen both on the scalar means and on the profiles. This trend seems to occur at night for temperature (from $\theta_{\text{depthclass1}} = 2.10 \pm 1.38$ °C to $\theta_{\text{depthclass4}} = 9.13 \pm 3.05$ °C) and salinity (from $S_{\text{depthclass1}} = 34.07 \pm 0.15$ PSU to $S_{\text{depthclass4}} = 34.74 \pm 0.34$ PSU), but the very low number of profiles (25) as deep as 800 m (depth class 5) at night prevents the comparison of this depth class to others.

To confirm the statistical relationship between the oceanic profile shape and the depth of the bottom phase, a FANOVA procedure was implemented on grouped profiles. As these depths are not maximum depths, the median depth of the bottom phase of the dive might be shallower than the 200 m deep shown on the profiles. For all tests, p-values are considerably lower than the significance level $\alpha = 0.05$ for θ , S, P and θ , S for the day and the night, respectively, suggesting differences in the mean profiles of the environmental covariates between the depth classes. It is worth emphasizing that the FP–statistic, a functional adaptation of the ANOVA F-stat, were not of the same magnitude, with a much lower one for the salinity (FP = 177.6) than for the temperature (FP = 1073.8) for day profiles, suggesting a lower inter classes variability for the salinity profiles.

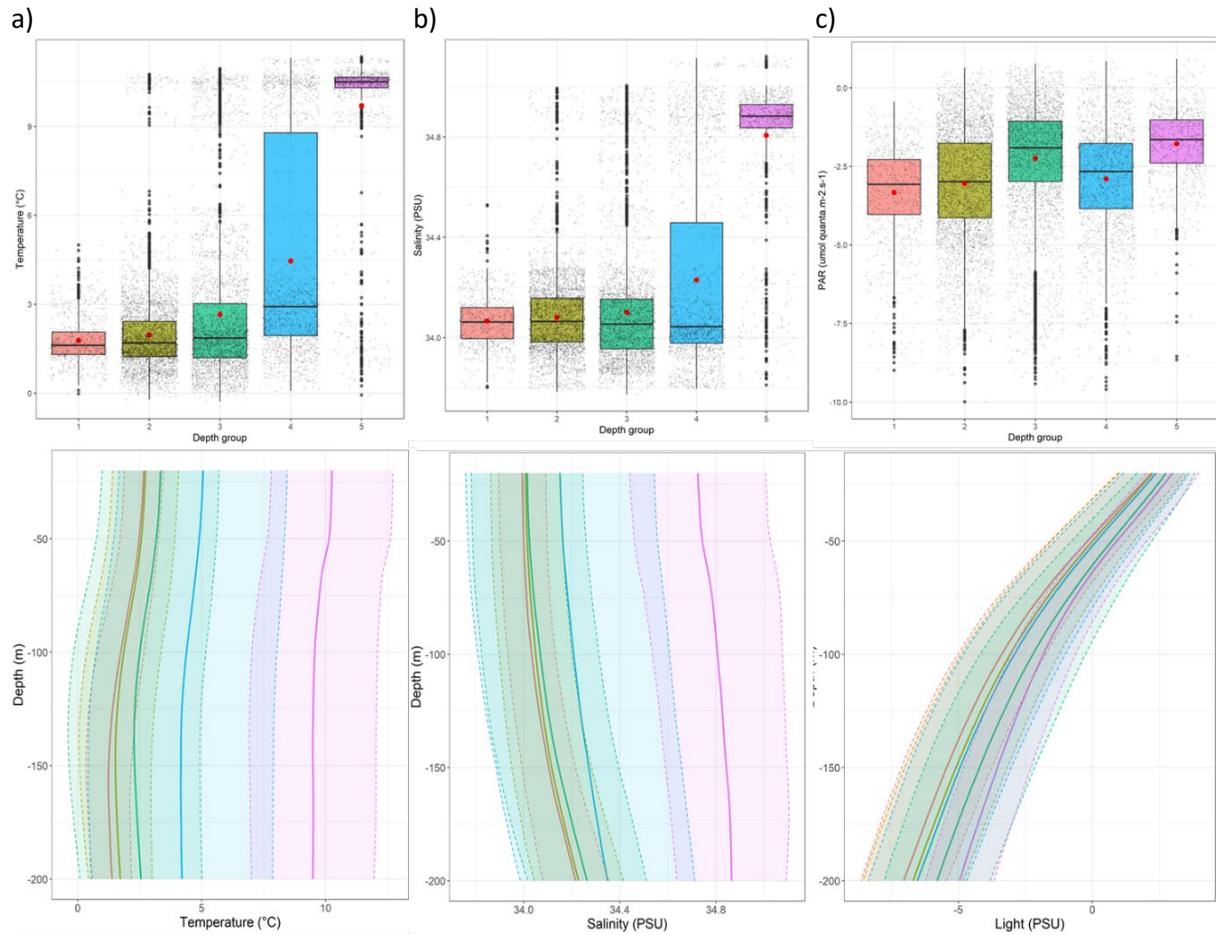


Figure 4.2 : Day distribution of the temperature (a), salinity (b) and light (c) integrated over the depth range 20-200m within the five depth groups for each profile (up panel). The corresponding mean profiles and their standard deviations for the same environmental covariates are represented in the lower panel.

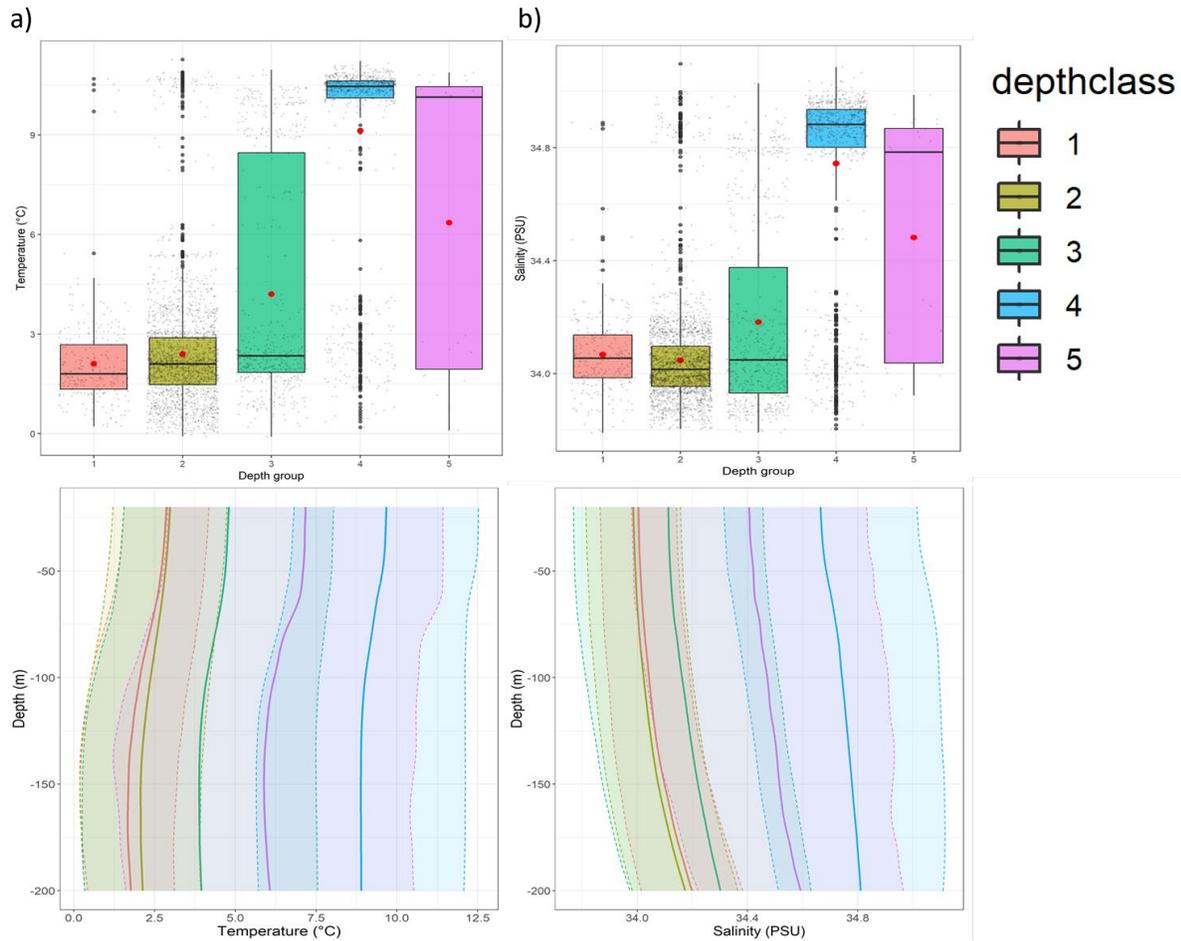


Figure 4.3 : Night distribution of the temperature (a), and salinity (b) integrated over the depth range 20-200m within the five depth groups for each profile (up panel). The corresponding mean profiles and their standard deviations for the same environmental covariates are represented in the lower panel.

4.3.2 Depth response model by fPCA

The variance captured by the three first PCs account for 97.96 % and 99.37 % of the overall inertia for the day and night fPCA, respectively (Figure 4.4). For the day fPCA, the first PC explains as much as 90.52 % of the variance, and strongly opposes shallow dives with deep dives. However, PC1 for night fPCA accounted for less variance (61.42 %), but the same opposition on the depth of the dives is observed. The variance contained by each variable (θ , S , P) for a PC can also be determined. Looking only at the first principal axes, the one for the day fPCA contains 47.95 % of the variance in the temperature profiles, 48.55% in the salinity curves, and only 3.5 % in the light profiles. For the night, the first PC contains 50.2 %

of the temperature and 49.8 % of the salinity variabilities. For day and night, the three first PCs were used as the predictors of a linear regression against the median bottom depth of the dive. The quality of the functional predictors (PCs) to explain linearly the response y can be measured in terms of the coefficient of determination, the R^2 , metric defined as the proportion of the scalar response variance explained by the functional predictor. Interactions between the predictors were not included in the model. For the two multivariate linear models obtained, the three PCs were retained as significant predictors. The fit was slightly better for the night model ($R^2 = 0.49$) than for the day ($R^2 = 0.44$) (Figure 4.5).

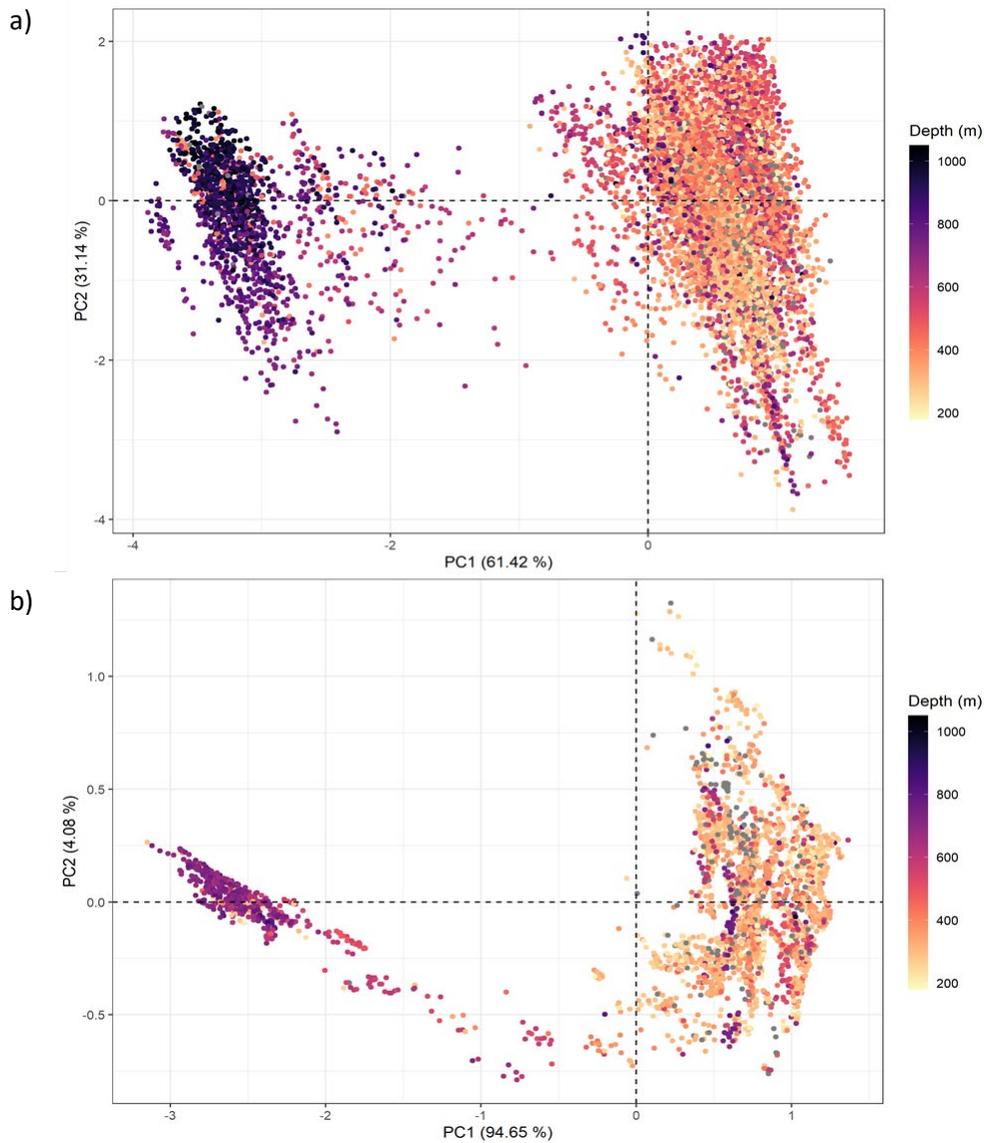


Figure 4.4: Projections of the reconstructed files in the space of the first two principal components, for the day (a) and night (b) profiles. The color range indicates the median depth of the bottom phase associated with each profile.

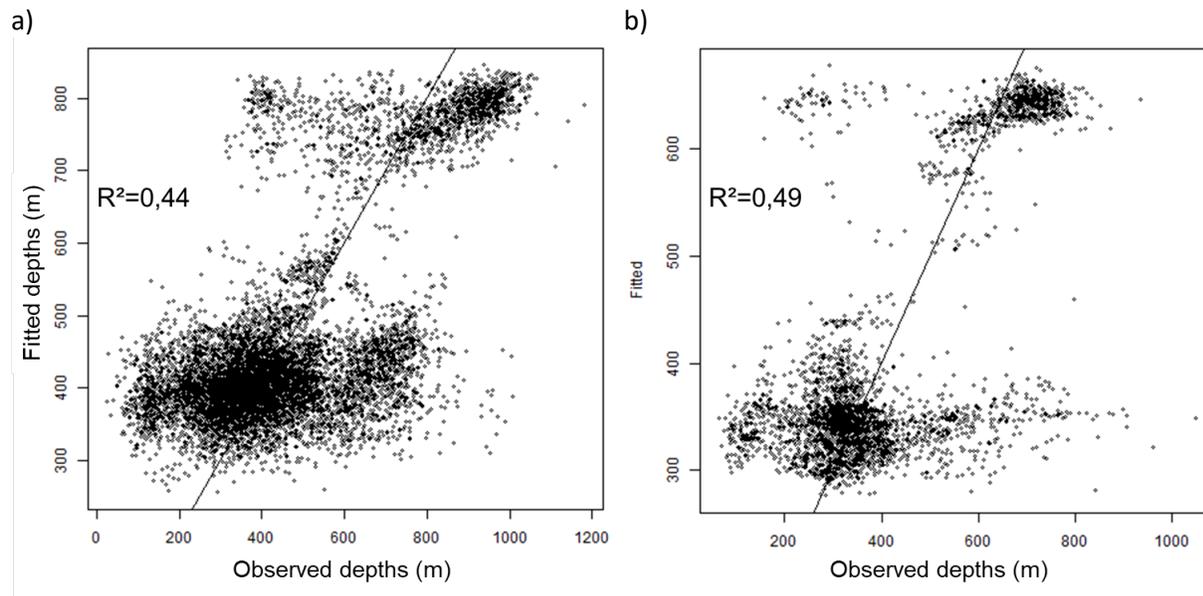


Figure 4.5 : The fitted vs. observed response values from the multiple linear model fitted with the day (a) and night (b) data.

The models were then used to predict the median depth of the bottom phase. The model's performance, tested with the tenfold GCV procedures on out-sample profiles, gave a robust estimation of the RMSE. The predictions were less accurate the day, with a RMSE= 159,4 m than the night, RMSE = 126.5m. Both models predict that the animal will be deeper than observed, and so predictions tend to overestimate the depth.

4.3.3 Dive depth prediction error and mean Finite-Size Lyapunov Exponents (FSLE)

The colocation of the dive depth estimation errors and the average FSLE for the period is represented in Figure 4.6 in the area visited by the seal ml2019-12, during the day (4.6a) and the night (4.6b). During this period, the average FSLE were higher in the further east of Kerguelen (from 82° to 95° E) than in the vicinity of the Kerguelen archipelago. Foraging locations appear to be in more dynamic waters. The greater sinuosity of the SES track in high FSLE areas reflects greater foraging activity and, therefore more time spent in that area. Dives whose median depths of the bottom phase are underestimated by the predictions tend to be concentrated in the area where the average FSLE value over the period is greater than 0.1, while the depth predictions of the bottom phase are relatively closer to the observed depths in the area where the FSLE is low. The same pattern can be observed for the other individuals (see

Annexes, Figure A4.). The mixed model supports this observation, confirming the presence of an overall strong effect of the averaged FSLE on the prediction errors, for both day (-1181.6 m, $CI_{\alpha=5\%} = [-1197.6, -948.1]$) and night (-1286 m, $CI_{\alpha=5\%} = [-1347.6, -1007.5]$) models (Figure 4.7). The bottom phase median depth tends to be more overestimated (i.e., predicted to be deeper) when the FSLE values are higher. The intraclass correlation is low (12.9% for day and 8.8% for night), individual effects explain only a small part of the residual variability.

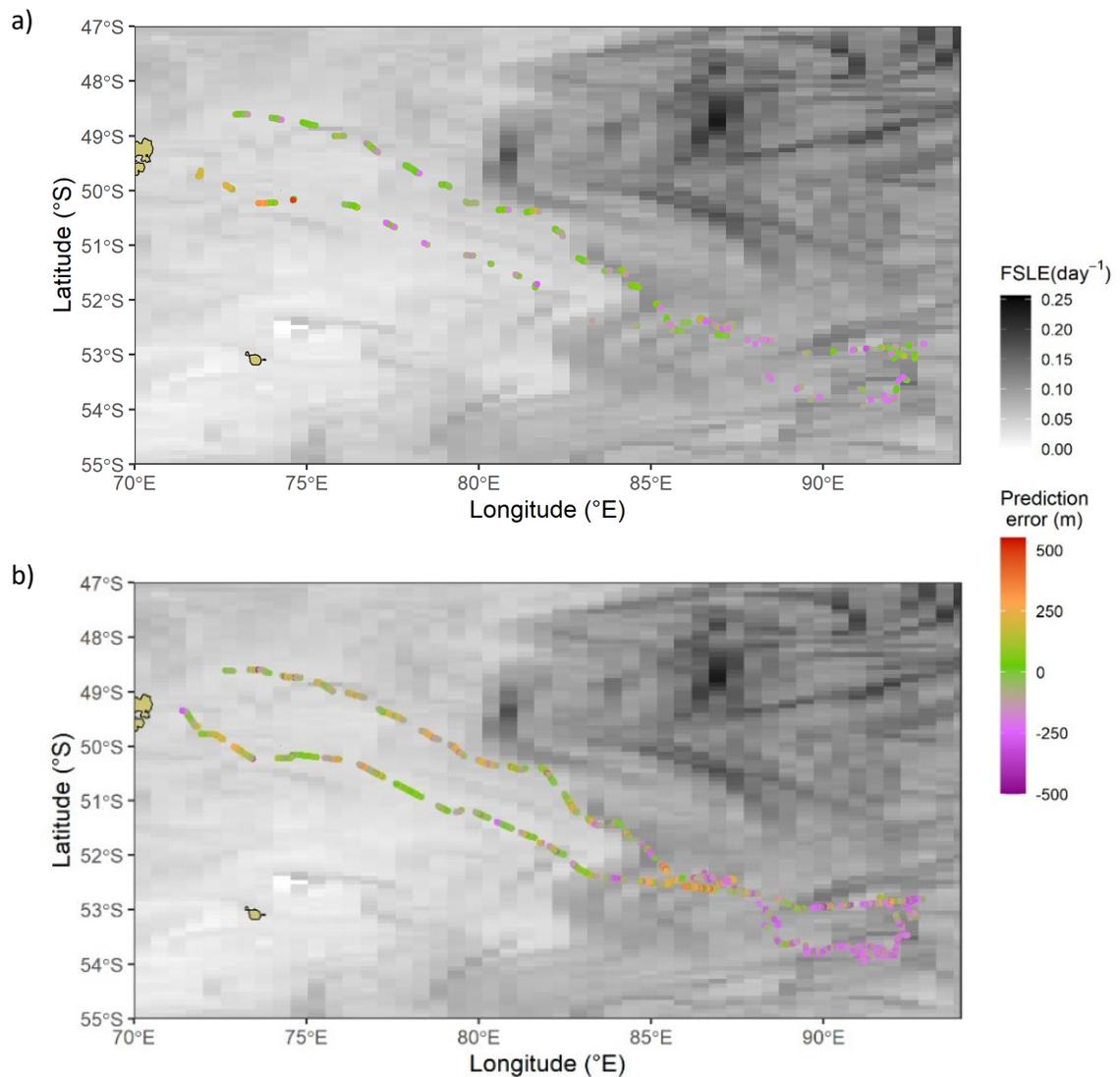


Figure 4.6 : Superposition of dive depth prediction errors with average FSLE for the area visited by the seal ml2019-12 during the austral summer 2019/2020, for day (a) and night (b) periods. The background represents the average FSLE value for each 0.25° cell over the whole duration of the seal trip (37 days). The colored points represent the error of the prediction made from the functional principal component regression, with negative values indicating an overestimation and the positive values an underestimation.

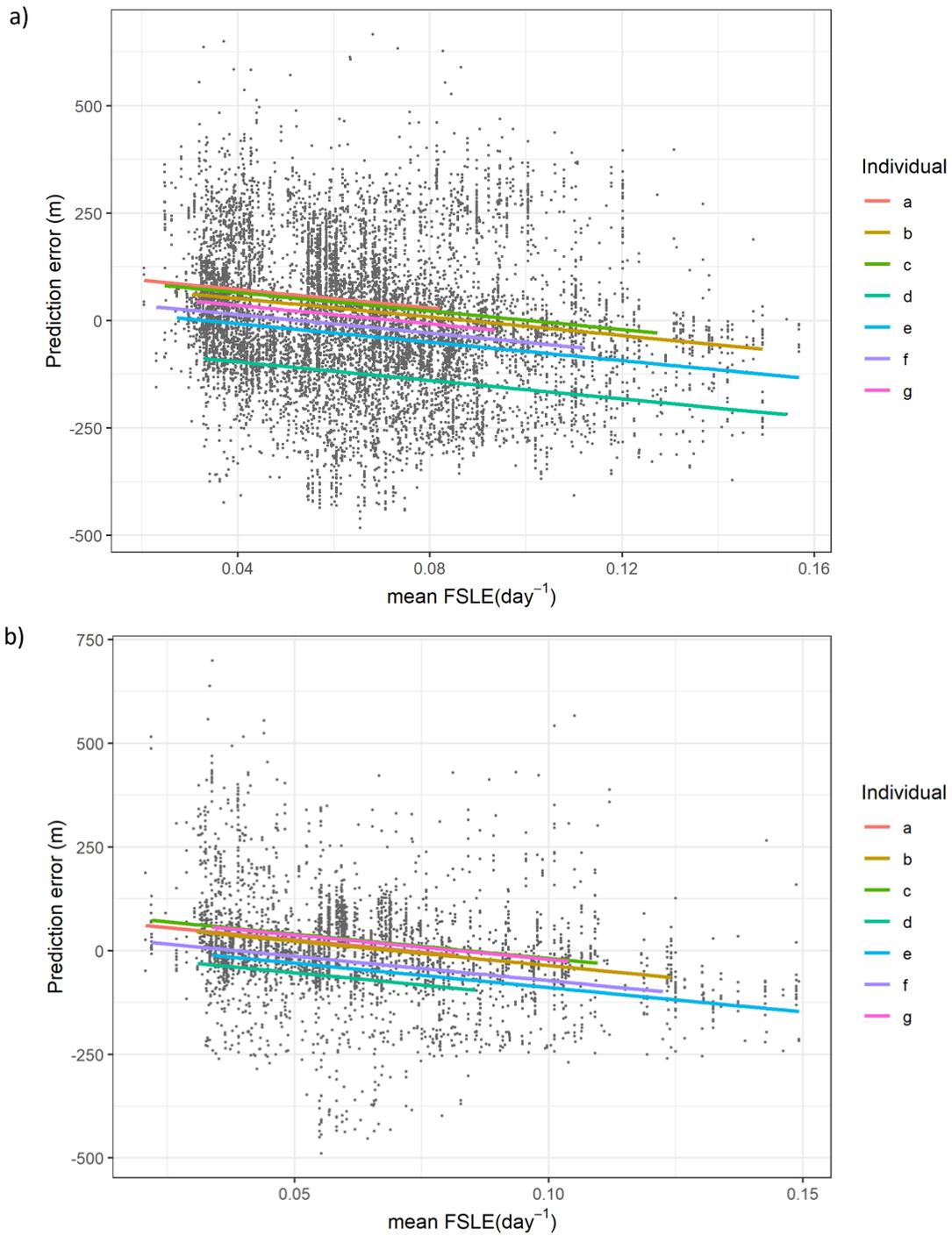


Figure 4.7 : Linear mixed effects models regressing the bottom depth prediction error against the averaged FSLE value corresponding to the dive position, for the day (a) and the night model (b), with individual (colored lines) as a random effect.

4.4 Discussion

The present study introduces a statistical method based on the functional data analyses (FDA) to predict the position of a deep-diving predator in the vertical dimension of the ocean, the water column, using high-resolution data collected by an animal-borne sensor. The originality of this approach is to use the entire environmental information to reveal its relationship with the SES diving behavior, using the environmental predictors, such as hydrographic profiles, as curves. We show that the statistical toolbox available for functional data is relevant for analyzing high spatial and temporal resolution data. The work is divided into two reverse inferences. The first compares the profiles grouped on the basis of the depth reached by the SES associated to this dive, using an ANOVA for functional data. It confirms the differences exhibited between the mean profiles of temperature, salinity, and light between each group. It confirms the well-informed influence of some physical properties of the ocean on the diving behavior of the SES. It is important to note that these environmental parameters will primarily influence the vertical distribution of elephant seal prey, and any approach that uses these variables to explain their dive depth is equivalent to determining their resource vertical distribution. The water temperature is known to dramatically impact the diving depth, with cold waters associated with shallower dives (Hindell et al. 1991, Biuw et al. 2007, Guinet et al. 2014). Indeed, temperature is a key criterion for the delimitation of the different water masses of the Southern Ocean (Orsi et al. 1995), in which SES will feed, and for which the vertical distribution of their prey will vary (Vacquié-Garcia et al. 2015). However, the salinity is also a reliable indicator of water masses, especially for the deep-water masses such as the Circumpolar Deep Water, where waters rise, up to 200 m south of the polar front (Orsi et al. 1995). This upwelling brings with it mesopelagic resources and ultimately makes their accessibility facilitated for the SES (McMahon et al. 2019). Although the amount of light received is a more instable variable dependent on atmospheric conditions, its evolution along the water column gives an indication of its attenuation and is an indirect proxy for phytoplankton concentration at the location where it is recorded (Bayle et al. 2015, Le Ster pers. Comm.). Ultimately, this can inform the depth at which higher trophic levels supported by primary producers will be found (Aksnes et al. 2017). For SES, light can be a determining factor on the depth of dives, explaining notably the strong differences in foraging depths between day and night (Jaud et al. 2012). Despite the significance of the differences across all variables, the light should be considered with caution, as it reveals less discrimination than temperature or salinity.

Further confirmation of the link between depth and oceanic profile patterns is highlighted by their opposition on the FPCA factorial plane. Indeed, for both day and night profiles, the depth of the dive are

found to be distant on the first principal component. Thus, a large part of the variability found between the profiles seems to be associated with the depth of the bottom phase of the SES dives. The use of FPCAs on oceanographic profiles has shown that SES cluster according to the water masses they characterize and allow us to identify their spatio-temporal variability (Pauthenet et al. 2017, 2018). Knowing the links between water masses and elephant seal prey distribution, it becomes logical that oceanographic profiles and dive depth show robust relationships. With confirmation of real differences in oceanographic profiles with respect to dive depths, it is then reasonable to use these profiles as predictors of dive depth.

Here, the choice was made to use a simple linear model to explain the median depth of the bottom phase for each individual against the scores of the corresponding profiles projection on the principal component, to show that the use of high dimensionality data does not necessarily add complexity to the modeling framework. Doing so, it is easy to use simple goodness of fit metrics to evaluate the model accuracy, such as the coefficient of determination. This coefficient exposes a slightly better fit for the night model than for the day. Using this model, the prediction of the vertical position of the elephant seal is erroneous by an average of 126 m at night versus 159 m during the day. Although the magnitude of the error is relatively high, given the very limited number of environmental predictors, the fit can be considered relatively decent compared to the ones reached by predictive models of surface presence for several marine mammal groups (Gutiérrez-Muñoz et al. 2021).

Spatial representation of the prediction errors can reveal the areas for which the foraging depth prediction accuracy will vary. Figure 4.6 illustrates a spatial segregation of the error, with the easternmost area having a high density of dives where the depth was overestimated compared to the actual depth, in contrast to the western part of the path where the errors are low. The spatial structure of the error suggested the influence of other factors. This seems to be, at least partly, related to the hydrodynamics of the areas visited by the seals, such as the high mesoscale activity, depicted by the higher FSLE values observed eastward. The FSLE value provides information on the speed of divergence and their persistence over time. The areas where divergence is most rapid, the filaments, represent sub-mesoscale frontal zones, known to enhance primary production and nutrients availability (Lévy et al. 2012). Frontal systems are known to aggregate and rise close to the surface mesopelagic organisms targeted by marine predators (Bost et al. 2009, Cotté et al. 2011). The importance of frontal systems on elephant seals movement and foraging behavior is also well documented (Cotté et al. 2015, Della Penna et al. 2015, Siegelman et al. 2019). Models confirm that seals dive at shallower depth than expected when the sub-mesoscale activity

is high, and that for both periods of the day, they dive shallower than would be predicted using information on the environmental conditions of the water column. Therefore, the underestimation of depths by the predictive model in regions where the average FSLE is higher suggests that the accessibility of the prey is significantly improved in areas of strong hydrodynamism, and thus the possibility for SES to find sufficient prey at less depth. This finding is consistent with Rivière et al. (2019) who showed that SES hunt prey closer to the surface when foraging in sub-mesoscale fronts. They also observed that, by foraging at a shallower depth, the elephant seal increases its foraging time by decreasing its speed during the bottom phase of the dive. Increasing the duration of the bottom phase generally results in an increase in prey capture attempts (Jouma'a et al. 2016), although the relationship between duration and capture success is not linear (Thums et al. 2011). Increased duration of the bottom phase is also marked by greater sinuosity of seal movements and consequently increased capture success (Le Bras et al. 2016). Two hypotheses can be formulated as to the cause of the depth of the bottom phase decrease. Either the prey, regardless of its density, is more accessible, as the mechanisms underlying the formation of sub-mesoscale structures bring prey up to shallower depths, or these same mechanisms not only increase its accessibility but also the local density. It is likely that these two effects combine to allow elephant seals to increase their effective foraging time and subsequently increase their energy intake. Investigating the number of prey catch events per unit of time spent at the bottom phase of the dive could provide an indicator of prey density independently of its accessibility. While dive duration increases with diving depth, the duration of the bottom phase of the dive varies non-linearly but tends to decrease with increasing diving depth. Future studies should investigate the change in the number of prey catch rates, as an indicator, of the local foraging success to investigate the respective contribution of accessibility versus local density of prey in the variation of prey ingestion. According to Jouma'a et al. (2016) a decrease in diving depth should allow the elephant seal to increase the amount of efficient foraging time, i.e., the cumulated time spent at the bottom phase of their dive. Over a 24 hours period, we can coarsely estimate the gain in foraging time allowed by the reduction of the depth at the frontal zones. Considering the mean square error at 140 m when the SES are foraging in a frontal system, this would result in an increase of the overall time spent foraging at depth by nearly one hour in a day.

The methodological framework presented in this study can constitute a step forward in the integration of the vertical dimension in future habitat models for species using a large range of depths, like deep-diving marine mammals. The use of functional data-based approaches allows incorporating all the information contained in the variable profiles without using complex models. It also has been showed

that the use of functional predictors provides more flexibility to the models and allows for better fits than current regressive methods in habitat modeling, by allowing for the identification of hidden local responses that would have been hidden with the use of GAM (Boudreault et al. 2021). However, it is important to be aware that obtaining regular, accurate, and concomitant data with the animal's behavior along the vertical dimension is still an exception. The need for high-resolution data, recorded by a biologging device that does not fit many marine species constitutes a significant hurdle. Access to high-resolution data requires costly efforts to equip many individuals and recover the tags. Another important limitation is the scarce number of environmental variables sampled at high resolution, and the small number of available functional predictors which has diverted us from a more conventional approach with prior variable selection in the present study. Nevertheless, advances in the field of biologging will enable access to more in situ variables to characterize the environment of deep-diving species in a near future, notably the biological information such as the presence of bioluminescent organisms (Goulet et al. 2019), or the densities of organisms detected by active acoustics (Tournier et al. 2021). In the meantime, oceanographic databases, like the European COPERNICUS database, allow access to data on multiple depth levels, at daily time steps, enabling functional approaches in the context of vertical habitat modeling.

The relationships between the species and its environment, on which are based regression models for habitat predictions, can change from year to year. This variability across spatio-temporal contexts requires caution when it comes to predicting distribution over different locations or periods (Péron et al. 2018). Here, we deliberately chose to apply the functional methodological framework on a specific year and set aside the concerns related to the interannual variability of oceanographic conditions. Future developments should address the question of the model extrapolation, and the spatio-temporal transferability of such models. That being said, the approach developed here may prepare the grounds for future three-dimensional habitat use models integrating both surface and vertical information for marine species using a large range of the water column.

CHAPITRE 5 :
EXPLORATION DE LA VARIABILITÉ DES PLONGÉES D’ALIMENTATION
DES BALEINES À BEC DE BLAINVILLE (MESOPLODON
DENSIROSTRIS), MISE EN LIEN AVEC DES FACTEURS
ENVIRONNEMENTAUX



Ce chapitre se propose d’appliquer certains développements méthodologiques des chapitres précédents, dans le contexte d’une espèce de mammifère grand plongeur dont l’étude s’avère plus complexe que pour les éléphants de mer. En effet, les baleines à bec sont un groupe de cétacés discrets et craintifs, sur lesquels les connaissances sont très limitées. Malgré ces contraintes, les forts enjeux de conservation concernant ces cétacés motivent le développement de procédures de gestion. Il est ainsi nécessaire de mieux appréhender comment ces animaux utilisent leur habitat, afin de mieux définir leur distribution. L’espèce étudiée ici, la baleine à bec de Blainville, s’oppose aux éléphants de mer sur un autre aspect : ce sont des populations résidentes qui concentrent leur activité de recherche alimentaire dans un rayon n’excédant pas quelques dizaines de kilomètres. Pouvant effectuer des plongées en deçà de

1500 m de profondeur, la variabilité de l'utilisation de leur habitat porte tout particulièrement sur la dimension verticale. De la difficulté de leur observation en milieu naturel en découle des jeux de données restreints, nécessitant des adaptations en termes de méthodes d'analyse. Le but du présent chapitre est d'explorer la variabilité dans l'utilisation par les mésoplodons de la dimension verticale de leur habitat, et de déceler l'éventuelle influence des paramètres environnementaux disponibles sur cette utilisation d'habitat. Il est à noter que la réception du jeu de données complet s'est faite dans le mois précédant (Janvier 2022) le rendu du présent manuscrit, ce qui a de fait limité le temps consacré au travail d'analyse sur ce chapitre.

Résumé

Parmi les menaces grandissantes pesant sur les écosystèmes marins, la pollution sonore, malgré son caractère invisible, engendre les impacts les plus directs. Dotés de la faculté d'écholocation, les perturbations sonores d'origine anthropique affectent tout particulièrement les cétacés. Un des groupes de cétacés les plus sensibles aux perturbations sonores sont les baleines à bec, dont les réactions face à une exposition au bruit peuvent être comportementales ou physiologiques. Les perturbations sonores peuvent les amener à sortir de leur zone d'alimentation, ce qui peut avoir des conséquences à long terme sur leur équilibre énergétique. Dans ce contexte, il semble crucial de mieux comprendre leurs distributions dans les trois dimensions composant leur habitat. Cependant, ces animaux discrets sont difficilement observables, limitant les données pouvant servir à la description de leur habitat à de fines échelles spatiales. Nous proposons ici de mettre en lien l'utilisation de la colonne d'eau par les baleines à bec de Blainville (*Mesoplodon densirostris*) équipées de balises DTAG et les conditions environnementales physico-chimiques de leur milieu, par une approche d'analyse fonctionnelle. Des modèles océanographiques permettent l'obtention de données environnementales sur plus de 50 niveaux de profondeur, permettant de décrire la totalité de l'habitat vertical de ces cétacés grands plongeurs. Aucun des trois prédicteurs fonctionnels utilisés (température, salinité et oxygène dissous), ne semble influencer la position verticale des baleines à bec. Nous mettons en cause le découplage entre la résolution spatio-temporelle des prédicteurs environnementaux et celle des données comportementales. Ces résultats révèlent la difficulté d'accéder à une information adéquate pour la modélisation des comportements de plongée de ces cétacés, et incitent à échantillonner à fine échelle les données environnementales structurant leurs habitats.

5.1 Introduction

L'écholocation est une capacité partagée par l'ensemble des cétacés à dents (Odontocètes), leur permettant, outre la communication entre congénères, le déplacement tridimensionnel dans le milieu marin et la traque de leurs proies (Jones 2005). Cependant, dans un contexte de pollution sonore sous-marine croissante d'origine anthropique, le paysage acoustique dans lequel évoluent ces cétacés se retrouve modifié (Hildebrand 2009). Les sources de cette pollution sont multiples, et vont des moteurs de navires aux sonars militaires, en passant par les canons sismiques à air comprimé ou les explosifs (Simmonds et al. 2014). Les bruits les plus intenses peuvent avoir des conséquences comportementales et physiologiques (Soto et al. 2006, Pirotta et al. 2012, Rolland et al. 2012), qui peuvent *in fine* affecter la santé d'une population. Les baleines à bec sont parmi les cétacés les plus sensibles à ces nouvelles sources de bruit d'origine anthropique (Southall et al. 2016), et de nombreuses études étayent le lien de causalité direct entre les exercices navals impliquant l'utilisation de sonars à moyenne fréquence (MFAS, pour *mid-frequency active sonar*) et des échouages de masse inhabituels (Frantzis 1998, Balcomb III and Claridge 2001, Cox et al. 2006, Filadelfo et al. 2009). Mise à part ces cas extrêmes où la mortalité est directement induite par les MFAS, les principales préoccupations portent sur les effets sublétaux que peuvent avoir des expositions répétées sur les baleines à bec. Ces effets, moins visibles, pourraient engendrer des ruptures des plongées de recherche alimentaire et des déplacements en dehors de leur zones d'alimentation, ayant des conséquences potentielles sur les équilibres énergétiques et la reproduction (Claridge 2013, New et al. 2013, Moretti et al. 2014). Dans un nombre croissant de pays, des réglementations strictes encadrent les activités humaines produisant des nuisances sonores, à l'image de la *Marine Mammal Protection Act* amendée en 1972 aux Etats-Unis, qui incite à l'amélioration de la connaissance des impacts engendrés par les nuisances sonores sur la dynamique des populations de cétacés (Dolman and Jasny 2015, Harris et al. 2018). Pour l'Union Européenne, la directive cadre stratégie pour le milieu marin (DCSMM), adoptée en 2012, prévoit la mise en place de mesures correctives de réduction des nuisances et d'une stratégie de surveillance permettant d'en évaluer la performance (Dekeling et al. 2014).

La mise en place de mesures de réduction des impacts de la pollution sonore nécessite une meilleure compréhension de la distribution et de l'utilisation de l'habitat par les baleines à bec. Cependant le peu de données quantitatives sur leur distribution rend les études sur leur habitat particulièrement complexes, à tel point que la quasi-totalité des espèces sont inscrites en tant que « *Data Deficient* » sur les listes de l'UICN (Parsons 2016). Néanmoins de récentes études ont permis de regrouper les données

d'observation et de proposer des modèles d'habitat, outils utilisés dans le cadre de mesure de gestion (Virgili et al. 2017, 2019, Cañadas et al. 2018). Il ressort de ces études que la présence des baleines à bec est fortement corrélée à la bathymétrie et plus particulièrement à leur distance au talus continental, et plus faiblement aux variables environnementales dynamiques comme la température (Virgili et al. 2021). Néanmoins, les résolutions spatiales et temporelles de ces modèles d'habitat sont insuffisantes pour comprendre les comportements alimentaires spécifiques à la distribution locale des ressources (Sims et al. 2006). De plus, ces modèles d'habitat font abstraction de l'utilisation de l'habitat vertical par ces espèces qui effectuent des plongées d'alimentation dépassant régulièrement les 1000 m de profondeur (Tyack et al. 2006). En effet, les baleines à bec trouvent leurs ressources alimentaires en profondeur (Arranz et al. 2011, Henderson et al. 2016, Breen et al. 2020), et la compréhension de leur utilisation de la dimension verticale permettrait d'améliorer la compréhension de leur répartition, directement liée à leurs zones d'alimentation (Hooker et al. 2019).

Afin d'explorer les comportements de recherche alimentaire des baleines à bec, le recours au *bio-logging* s'est révélé pertinent. Une grande partie de ces études impliquant le déploiement de balises portent sur la baleine à bec de Blainville (*Mesoplodon densirostris*), qui présente une large distribution globale et des populations résidentes autour d'îles volcaniques (Arranz et al. 2011, Abecassis et al. 2015) ou d'îles proches de fosses abyssales (Hazen et al. 2011). Les balises permettant l'enregistrement des signaux acoustiques, comme le DTAG (Johnson and Tyack 2003) sont adaptées pour l'étude des vocalisations des cétacés, et permettent d'identifier plusieurs signatures spécifiques à la recherche et à la capture de proies (Johnson et al. 2004). À travers cette approche, des études ont pu révéler la variabilité des profondeurs auxquelles les baleines à bec rencontrent leurs proies, et ce même entre deux plongées consécutives (Tyack et al. 2006, Arranz et al. 2011). Ces résultats suggèrent ainsi la que la distribution verticale des proies varie dans le temps et dans l'espace. Il est également observé que les populations de baleines à bec de Blainville étudiées dans des endroits distincts montrent des comportements de recherche alimentaire différents. Ces différences s'expriment notamment en matière de profondeur de plongée, avec les individus résidant autour de l'archipel d'Hawaii plongeant en moyenne à 1000 m (Abecassis et al. 2015), tandis que ceux des Bahamas effectuent des plongées de 500 m en moyenne (Hazen et al. 2011, Claridge 2013). La population des îles Canaries montre également que plusieurs modes d'alimentation peuvent exister, et ce au sein d'une même plongée, avec 43 % des captures qui correspondraient à des proies benthopélagiques. Les autres captures se font dans le domaine pélagique, presque exclusivement en dessous de la *deep-scattering layer* (DSL) (Arranz et al. 2011).

Cependant il reste difficile de relier le comportement de recherche alimentaire à fine échelle au seul environnement biotique. Une étude combinant suivi par acoustique passive et échosondage a montré une corrélation positive entre la densité de présence des baleines à bec et l'intensité de rétrodiffusion par la DSL (Abecassis et al. 2015). En revanche, la profondeur estimée de la DSL entre 400 et 600 m était en contradiction avec les signatures acoustiques concomitantes de recherche de proies détectées à plus de 700 m de fond (Hazen et al. 2011). De telles différences ne peuvent pas être imputées uniquement aux incertitudes d'estimations des profondeurs de la DSL et des vocalisations des cétacés, et ce décalage vertical suggère que la relation entre environnement biotique et utilisation verticale de l'habitat par les baleines à bec est de nature complexe.

Ces constats motivent à prendre en compte l'influence des paramètres environnementaux abiotiques sur le comportement de plongée des baleines à bec. Il est ainsi raisonnable d'avancer l'hypothèse que d'autres signaux environnementaux que ceux directement liés aux proies peuvent éventuellement conduire les individus à inspecter une gamme de profondeurs précise lors de leurs plongées. Le manque de données environnementales *in situ* concomitantes à l'étude du comportement de plongée limite les études mettant en relation les paramètres abiotiques et la variabilité verticale des captures de proie lors des plongées. La présente étude se place ainsi dans un contexte de données restreintes pour décrire les relations entre variables océaniques et comportement alimentaire des baleines à bec. Ce jeu de données regroupe un nombre limité de DTAGs déployés, s'étalant sur dix ans, dont la durée de fixation sur l'animal ne dépasse pas 24 h. Cependant, aucune donnée environnementale *in situ* n'est enregistrée simultanément aux données comportementales. Ainsi le but de ce travail est de déterminer, s'il est possible d'affiner la compréhension de l'utilisation de l'habitat vertical d'une espèce rare (i.e. aux faibles densités de population) concernée par des mesures de conservation, dans un contexte de données environnementales limitées.

5.2 Matériel et Méthode

5.2.1 Zone d'étude et approche de terrain

L'ensemble des individus proviennent de la population résidente du sud de l'île d'El Hierro, située à l'extrême sud-ouest de l'archipel des Canaries, Espagne (Figure 5.1). Les données utilisées sont issues de balises de type DTAG (Johnson and Tyack 2003), dotées d'un capteur de pression, d'un accéléromètre,

d'un magnétomètre ainsi qu'un hydrophone. Les données acoustiques sont enregistrées à 192 kHz. Ces balises sont montées sur un socle équipé de ventouses, et fixées sur le dos des cétacés à l'aide d'une perche, depuis un canot pneumatique. Entre 2003 et 2013, quinze individus ont été équipés avec succès, pour l'obtention d'enregistrements d'une durée de 3 à 21 heures. L'heure et les positions GPS sont relevées lors de la pose d'une balise sur un individu. Une fois détaché de l'animal, le DTAG remonte en surface à l'aide de flotteurs et est récupéré en mer. Afin de réduire l'impact potentiel sur les animaux, seuls les individus adultes et sub-adultes ont été équipés, et les tentatives d'approche sur le même groupe ont été limitées à trois par jour. Les déploiements ont été effectués à l'automne ou au printemps.

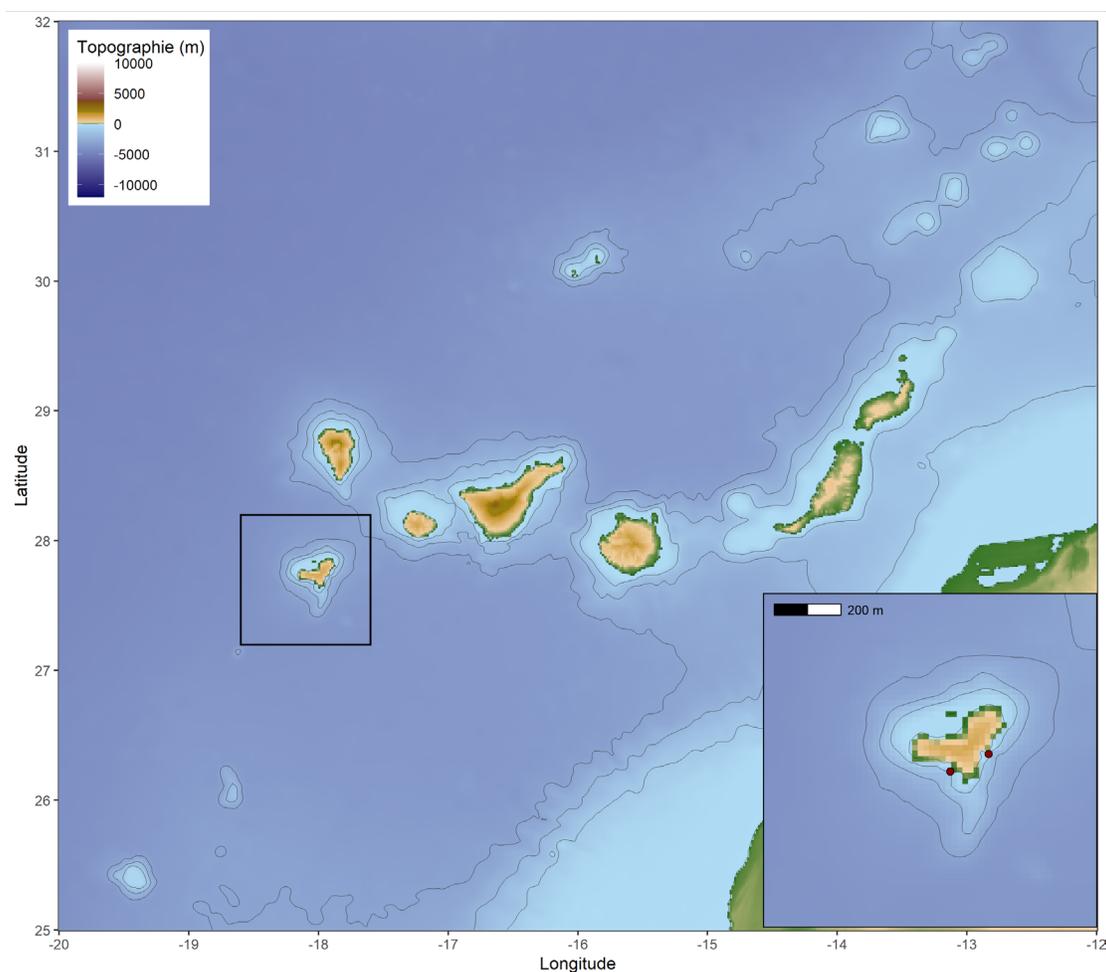


Figure 5.1 : Carte topographique de l'archipel des Canaries et de l'île d'El Hierro (encart). Les points rouges représentent les deux localités où s'effectuent la recherche d'individus de *M. densirostris* et le déploiement de DTAG.

5.2.2 Cycles de plongée et activité d'alimentation

Le traitement des données acoustiques a été réalisé par l'équipe de la Dr. Aguilar de Soto de l'université de La Laguna, Tenerife (voir Arranz et al. 2011 pour plus de détails). À partir des enregistrements acoustiques ont été identifiés les *buzzes*, assimilés à des captures de proie (Johnson et al. 2004) et les séquences marquées par la présence de clics, indicatives des phases de recherche de proies. Les plongées ont ainsi pu être divisées en trois phases : (i) le transport, correspondant aux phases entre la surface et le premier clic (SOC, *start of click*) et entre le dernier clic (EOC, *end of click*) et le retour à la surface, où aucune vocalisation n'est émise (ii), la recherche de proie, représentant le temps dédié à l'écholocation entre le SOC et le EOC et (iii) la phase inter-plongées, correspondant aux phases silencieuses de surface ou aux courtes plongées effectuées entre deux plongées de recherche alimentaire. Seules les plongées d'alimentation où des vocalisations ont été détectées sont utilisées dans la suite des analyses (Figure 5.2). Une plongée est considérée effectuée soit de jour soit de nuit selon si la majorité de sa durée s'étend avant ou après le coucher du soleil.

À partir des signaux acoustiques, plusieurs indicateurs du comportement alimentaire sont dérivés pour caractériser et comparer les plongées : i) le nombre de *buzzes*, ii) la profondeur moyenne des « *buzzes* », iii) la profondeur maximale des *buzzes* et iv) le temps d'écholocation par plongée (Tableau 5.1). Dans un premier temps, des séries d'ANOVA (ou tests de Kruskal-Wallis en défaut de validité des conditions d'application) ont été appliquées pour comparer les indicateurs comportementaux entre les différents individus. La variabilité de ces indicateurs a ensuite été étudiée pour déceler les éventuelles différences selon la saison et le cycle jour-nuit. L'effet de la saison est estimé à l'aide de tests de comparaison de moyennes, et des ANOVA hiérarchiques sont utilisées pour comparer ces mêmes indicateurs entre les plongées de jour et les plongées de nuit, en utilisant l'individu comme sous-groupe.

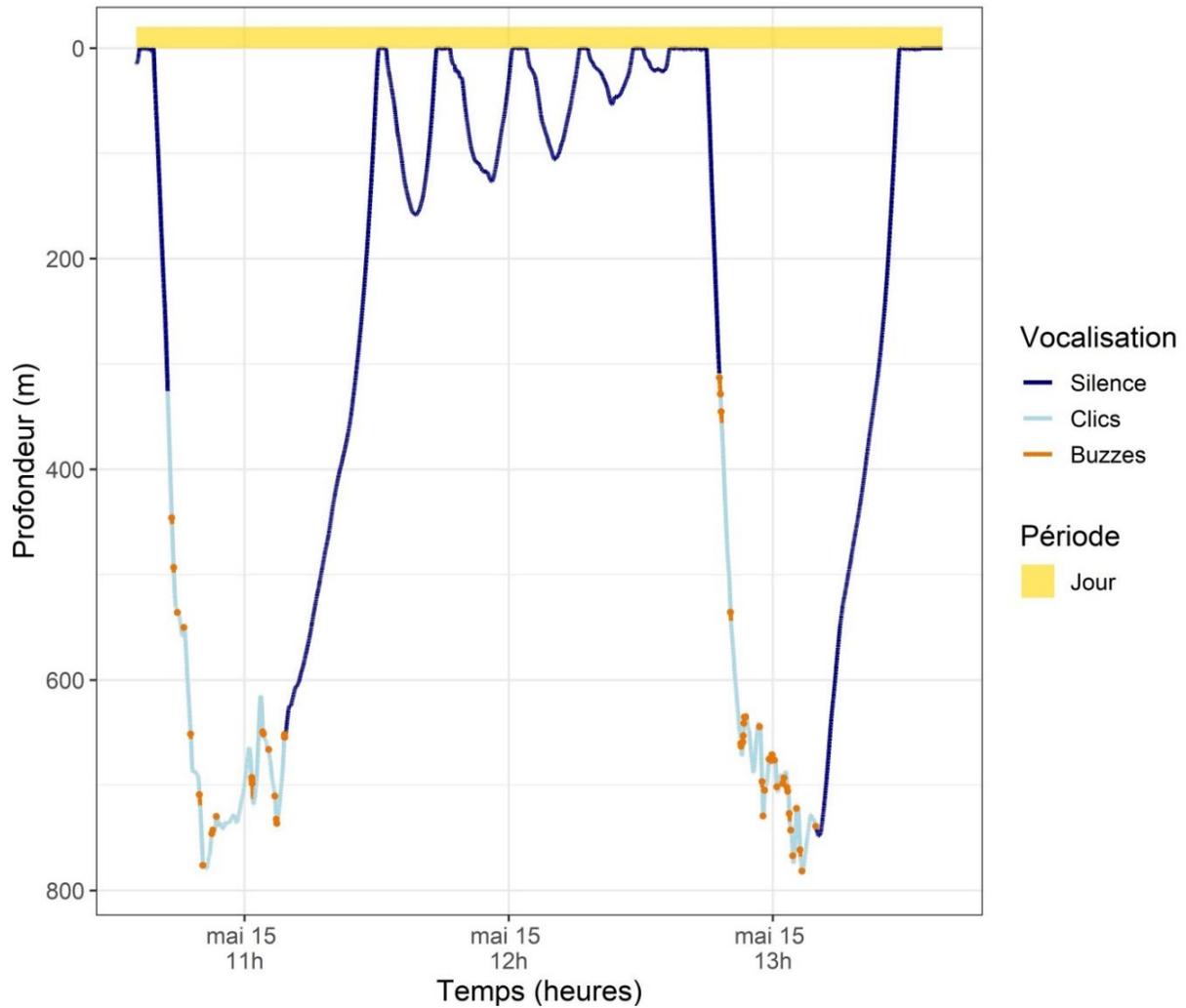


Figure 5.2 : Profil de plongée d'une baleine à bec de Blainville présentant les phases de vocalisation (bleu clair) et les positions des buzzes, correspondant aux captures de proie (points orange).

Table 5.1 : Résumé des statistiques des 60 plongées de recherche alimentaire pour les 15 déploiements de balises sur les baleines à bec de Blainville au large d'El Hierro. Pour les 4 dernières colonnes, les moyennes sont présentées avec les écarts types. ID : identifiant du déploiement ; Date : jour du déploiement ; Nb plongées : Nombre de plongées effectuées par l'individu ; P.Moyenne : profondeur moyenne des buzzes en mètres ; P.Max : profondeur maximale (en mètres) pour laquelle a été détecté un buzz ; Nb buzzes : nombre moyen de buzzes par plongée; DV : durée de la phase de vocalisation.

ID	Date	Nb plongées	P.Moyenne (m)	P.Max (m)	Nb buzzes	DV (s)
md03_284a	11/10/2003	6	640 ± 75.2	777.3 ± 73.9	23.3 ± 14.2	24.5 ± 6
md03_298a	25/10/2003	2	711.7 ± 12.7	771.6 ± 59.5	24 ± 5.7	24.6 ± 2.9
md04_287a	13/10/2004	4	778.3 ± 168.4	957.9 ± 231.5	33 ± 5.3	21.9 ± 12.8
md05_277a	04/10/2005	3	718.6 ± 57.6	905.5 ± 47.3	29 ± 7.2	25.4 ± 3.2
md05_285a	12/10/2005	4	716.1 ± 90.1	822.1 ± 146.1	42.8 ± 7.9	26.4 ± 2.8
md05_294a	21/10/2005	2	590.1 ± 1.2	602.9 ± 9.4	11 ± 9.5 9.9	13.1 ± 11.2
md05_294b	21/10/2005	4	649.3 ± 77.7	707.2 ± 94.4	20 ± 6.2	19.5 ± 3.4
md08_136a	15/05/2008	2	658.4 ± 5.7	778.8 ± 3.9	26.5 ± 6.4	24.3 ± 3.3
md08_137a	16/05/2008	8	805.4 ± 286.3	954 ± 316.8	34 ± 12.5	27.4 ± 5.6
md08_142a	21/05/2008	2	657.3 ± 5.3	704.4 ± 46.2	11.5 ± 0.7	16.1 ± 6.1
md08_148a	27/05/2008	2	753.9 ± 141.9	929.3 ± 130.4	34.5 ± 3.5	27.2 ± 4.7
md08_289a	51/10/2008	7	591.4 ± 129.4	682.8 ± 175.8	23.9 ± 12.6	24.9 ± 9
md10_146a	26/05/2010	1	837.6	918.4	35	21.9
md10_163a	12/06/2010	9	708.5 ± 85.6	804 ± 44.8	16.6 ± 7.2	21.3 ± 5.1
md13_134a	14/05/2013	4	687.6 ± 193.6	798.3 ± 193.9	29 ± 4.7	24.3 ± 2

5.2.3 Effet des paramètres environnementaux

Ne disposant pas de données océanographiques *in situ* simultanées aux suivis comportementaux, les données environnementales utilisées sont issues du modèle océanographique MERCATOR implémenté dans le cadre de *Copernicus Marine Environment Monitoring Service (CMEMS)*. Afin d'obtenir des données caractérisant toute la colonne d'eau, des variables obtenues sur des niveaux de profondeur multiples, donc sous forme de profils, ont été choisies dans la base des données multi-annuelles ré-analysées. Pour chacune des variables sélectionnées, à savoir la température (θ , °C), la salinité (S, PSU) et l'oxygène dissous (O , $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-3}$), un profil moyen journalier était disponible. Ainsi chaque déploiement de DTAG correspond à un unique profil de chacune des variables, correspondant à la position géographique à laquelle a été équipé l'animal. Afin d'étudier les effets potentiels des variables environnementales sur les indicateurs comportementaux, des modèles de régression par analyses en composantes principales (ACPF) ont été effectués. L'ACPF permet de représenter les profils dans un espace de dimension réduite, en conservant le maximum de l'information contenue dans la structure de ces profils (Ramsay et Silverman 2005). Dans le cas présent, l'objectif est d'étudier les variations conjointes entre les trois variables. Le prérequis de

cette approche nécessite d'exprimer les profils environnementaux comme des fonctions continues sur une fenêtre de profondeur définie, commune aux trois variables. Les profils sont ainsi délimités entre 0 et 1500 m de profondeur, gamme de profondeurs qui correspond aux plongées des baleines à bec de Blainville. Les profils ont été décomposés sur une base de B-splines, permettant de normaliser les profils aux mêmes pas de profondeur. Le nombre de coefficients utilisés pour cette décomposition est de $K = 20$, regroupés dans un tableau de dimensions $(N = 15) \times (3K)$, chacune des variables θ , S et O ayant ses propres coefficients. L'ACPF décompose ensuite ce tableau en composantes principales (PC), c'est-à-dire en combinaisons linéaires non-corrélées des variables d'origine, qui maximisent la variance. Pour plus de détails sur les calculs, se référer à Pauthenet et al., 2017. La valeur des projections de chaque observation sur chacune des trois premières PC est ensuite utilisée comme covariable dans le modèle de régression linéaire appliqué aux indicateurs comportementaux de plongée.

5.3 Résultats

Les 15 déploiements regroupés totalisent 161.1 heures d'enregistrement acoustique, comprenant 60 plongées dont l'acoustique a été entièrement analysée. Les plongées d'alimentation des baleines à bec équipées ont une durée moyenne de 36.4 ± 14.5 minutes (moyenne et écart-type), une profondeur maximale moyenne de 822 ± 170 m et un nombre de buzzes moyen de 26.1 ± 11.8 . La profondeur moyenne des buzzes se situe à 811 ± 180.4 m (Table 5.1). Le temps moyen de recherche de proies par plongée est de 23.5 ± 6.7 minutes. En termes de comportement de plongée, seul le nombre de proies capturées par plongée est significativement différent entre les individus (ANOVA, $F=3.23$, $p = 0.002$, Figure 5.3).

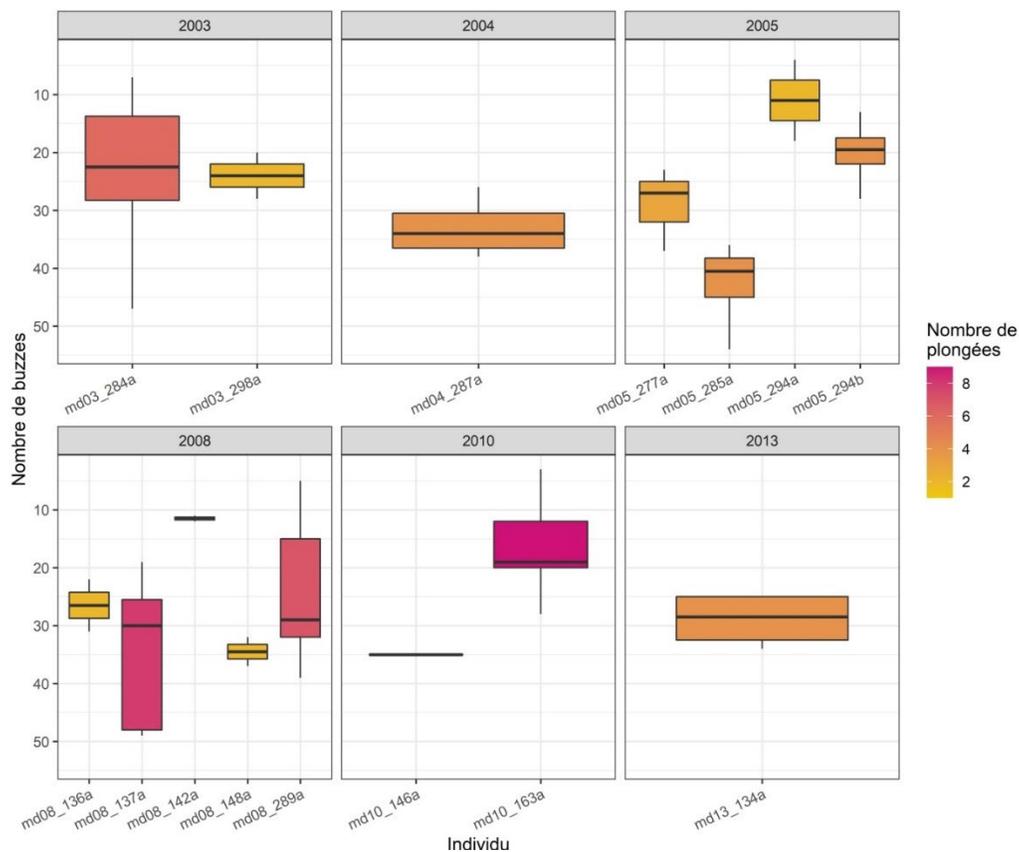


Figure 5.3 : Nombre de captures de proie pour l'ensemble des 15 individus de *M. densirostris* équipés entre 2003 et 2013. La couleur des boîtes est indicative du nombre de plongées profondes alimentaires disponibles par individu.

5.3.1 Variabilité temporelle

La variabilité saisonnière des comportements de plongée a été comparée entre 6 déploiements printaniers (mai, juin) et 8 déploiements automnaux (octobre). Aucun des quatre indicateurs de comportement n'a montré de variabilité significative entre le printemps et l'automne. Les différences nyctémérales ont été testées sur les individus ayant effectué au moins deux plongées complètes, correspondant à 14 individus et 60 plongées. La profondeur moyenne des captures de proie est significativement différente entre les plongées de jour (731.8 ± 149.8 m) et les plongées de nuit (642.7 ± 134 m) (ANOVA hiérarchique, $F = 5.9$, $p = 0.022$ pour le facteur période, $F = 1.13$, $p = 0.36$ pour le facteur individu). Il en est de même pour la profondeur maximale des captures, avec des profondeurs plus importantes de jour (843.7 ± 194.9 m) que de nuit (758.5 ± 142.9 m) (ANOVA hiérarchique, $F = 4.19$, $p = 0.047$ pour le facteur période, $F = 1.8$, $p = 0.058$ pour le facteur individu). Le nombre moyen de captures

est également significativement plus important le jour (29.1 ± 9.9 captures) que la nuit (21.1 ± 13.01 captures) et entre les individus (ANOVA hiérarchique, $F = 10.305$, $p = 0.003$ pour le facteur période, $F = 2.258$, $p = 0.015$ pour le facteur individu). Le temps d'écholocalisation n'a pas présenté de différences significatives entre le jour et la nuit.

5.3.2 ACPF et régression

Les profils ne montrent que très peu de variations entre les différents déploiements. Pour la température, la moyenne des profils en surface est de $23.9 \pm 1.7^\circ\text{C}$ contre $3.6 \pm 0.1^\circ\text{C}$ à 100 m de fond. De même, la salinité est en moyenne de 36.9 ± 0.17 PSU en surface, et de 34.6 ± 0.03 PSU à 1000 m. L'oxygène dissous pour sa part montre une moyenne en surface de 214.1 ± 5.7 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-3}$ et de 180.2 ± 3 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-3}$ au niveau des 1000 m (Figure 5.4). La projection conjointe des 15 profils dans l'espace défini par les deux premières composantes est présenté Figure 5.5. Les deux premières composantes contiennent 69.16 % de l'inertie totale des observations, et les 5 premières composantes totalisant 96.55 % de l'inertie sont prises comme covariables des modèles de régression linéaire. L'effet des composantes principales sur la courbe peut être observé en ajoutant ou en soustrayant les fonctions propres aux profils moyens de chaque variable (Annexe 5). Les effets des deux premières fonctions propres sont peu visibles, traduisant le peu de variabilité existant entre les profils d'origine. Aucun des modèles de régression ne présente de covariable avec un effet significatif sur l'un des quatre indicateurs de comportement de plongée.

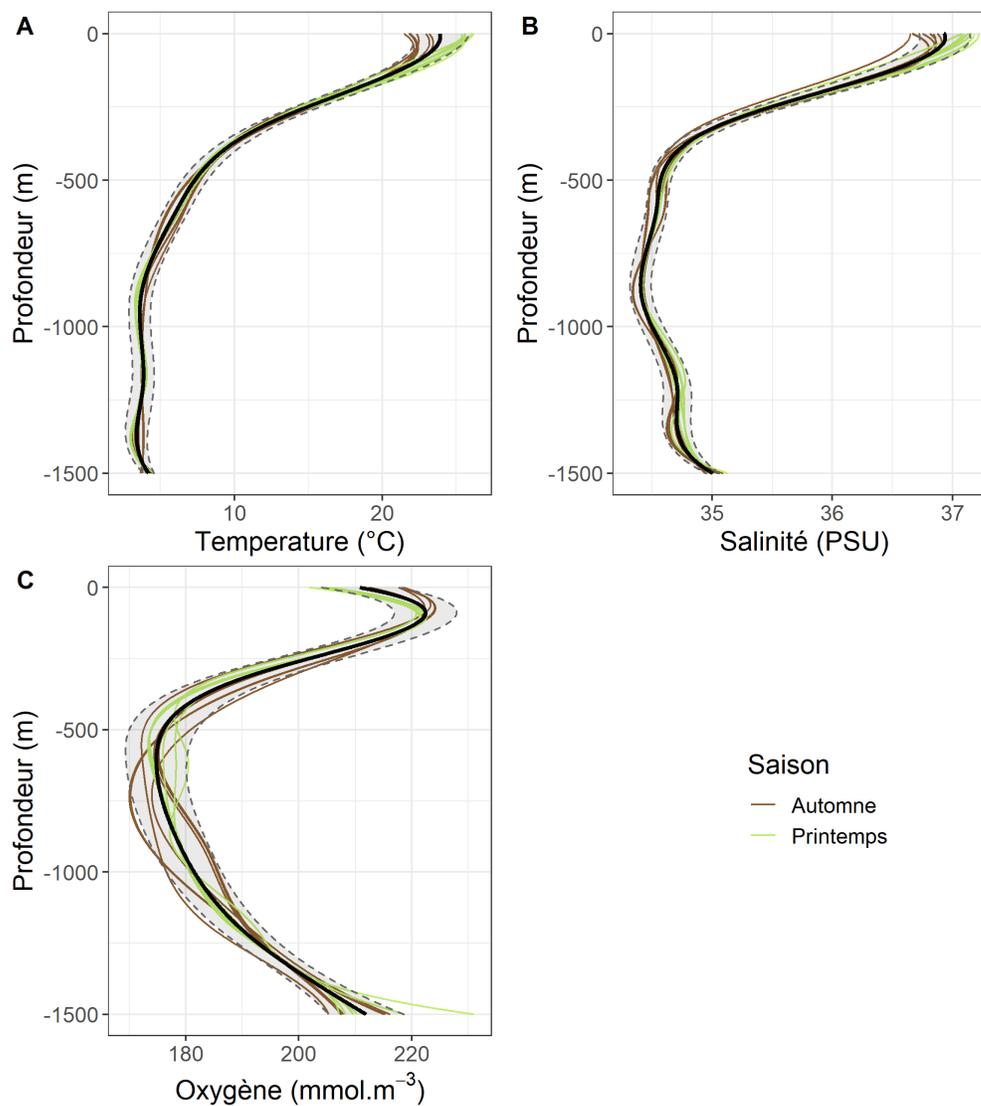


Figure 5.4 : Profils des variables issues de la base CMEMS, présentés selon la saison correspondante pour la température (A), la salinité (B) et l'oxygène dissous (C). Le profil moyen est représenté par la courbe noire, encadrée par l'écart-type (en gris)

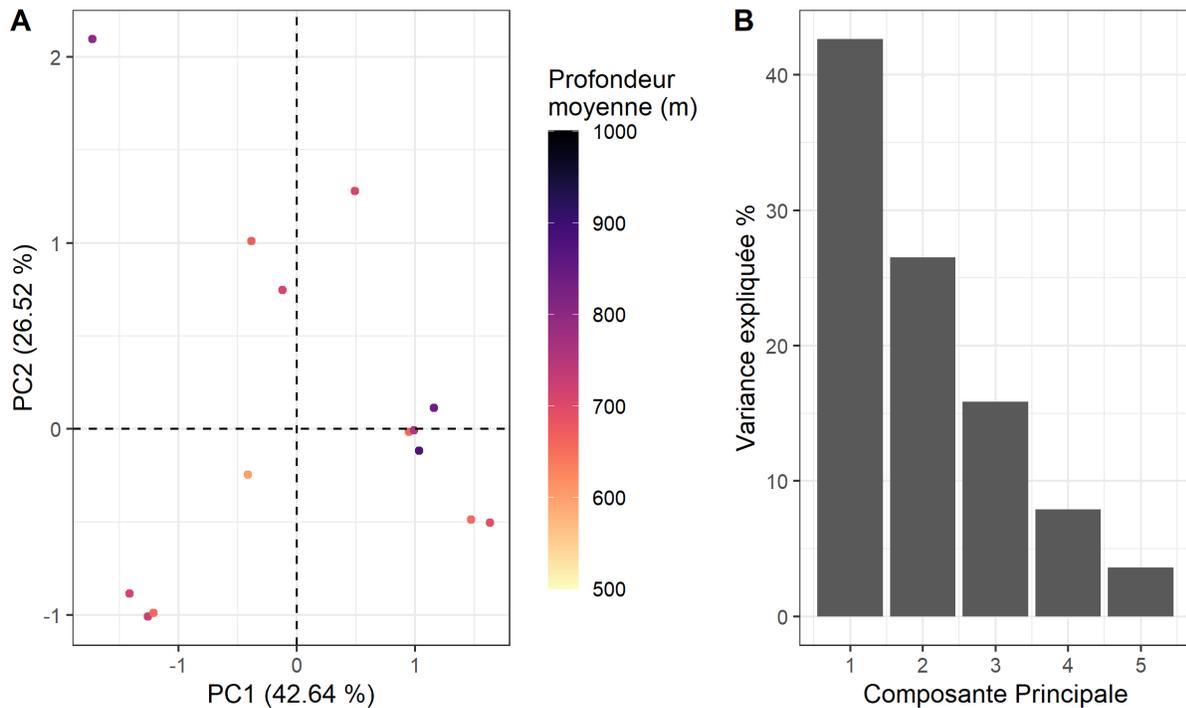


Figure 5.5 : Projections des profils joints (ϑ , S , O) dans l'espace défini par les deux premières composantes principales de l'ACPF (A). Inertie représentée par les 5 premières composantes principales (B).

5.4 Discussion

Les baleines à becs, comme l'ensemble des mammifères marins grands plongeurs, ont une stratégie d'alimentation qui repose sur un équilibre fin entre les dépenses énergétiques engagées lors de longues plongées et les gains. D'autant plus pour les baleines à bec de Blainville, dont la relative petite taille (entre 4 et 5 mètres) comparée à leurs performances de plongée, les pousse à investir beaucoup d'énergie dans leurs plongées, impliquant probablement l'utilisation d'un métabolisme anaérobie pour prolonger leurs longues et profondes plongées (Joyce et al. 2017). De telles dépenses énergétiques peuvent avoir des impacts délétères rapides si elles venaient à ne pas être compensées. Pour la population résidente des îles Canaries, il a été montré que seule la moitié des temps de plongée était effectivement consacrée à la recherche de proies, le reste du temps comprend les phases de descente et de remontée qui s'effectuent en silence, comportement discret probablement adopté pour limiter le risque de prédation par les orques (Aguilar de Soto et al. 2012, 2020).

La stratégie d'alimentation des *M. densirostris* repose sur un équilibre à l'apparence fragile. Cela fait craindre que les perturbations des comportements alimentaires induits par le bruit d'origine anthropique ne compromettent à court ou moyen terme leur balance énergétique. Les effets des dérangements sonores répétés, et en particulier des MFAS, sur les baleines à bec résidentes se manifestent de plusieurs manières : un éloignement des animaux de la source sonore, les amenant à sortir de leurs zones d'alimentation (McCarthy et al. 2011), ou une rupture de l'activité d'alimentation (Manzano-Roth et al. 2016, Joyce et al. 2020). Les baleines à bec de Blainville étant relativement fidèles à leur zone d'alimentation, les déplacements induits par les dérangements acoustiques peuvent les amener à s'alimenter dans des zones où la qualité ou la densité de leurs proies serait plus faible, et les inciter à compenser partiellement la dégradation de leur ressources par une augmentation de la durée ou de la profondeur de leurs plongées (Joyce et al. 2020). En effet, leur comportement alimentaire repose sur la sélection de proies dont la disponibilité peut varier, et dont la distribution doit être facilement prédictible, afin de pouvoir maximiser le rapport entre les dépenses et les gains énergétiques à chaque plongée. Leur distribution, fortement corrélée aux régions présentant un relief sous-marin important, comme les talus continentaux et les canyons sous-marins, indique que leur comportement de chasse est spécialisé (Rogan et al. 2017). Un autre indice de leur spécialisation se manifeste par les différences d'utilisation de la colonne d'eau entre les différentes populations étudiées, suggérant une adaptation de leur comportement à des proies spécifiques. Cependant, au sein de chacune de ces populations, il existe une variabilité de comportement de plongée, notamment sur les profondeurs utilisées pour leur recherche alimentaire.

5.4.1 Différences de comportements alimentaires

Les résultats exploratoires présentés ici montrent qu'il existe une variabilité interindividuelle uniquement sur le nombre de captures de proie, mais pas sur les profondeurs maximales ou moyennes auxquelles sont rencontrées ces proies. Cela indique que les différents individus présentent un comportement d'utilisation de la colonne d'eau similaire. La comparaison du nombre de captures entre le jour et la nuit suggère qu'il existe bien une différence circadienne du taux de capture, dépendant toutefois de l'individu. Ces observations sont en désaccord avec celles obtenues par Arranz et al., 2011, qui ne détectèrent pas de différence au niveau du nombre moyen de captures. Le jeu de données n'ayant reçu l'addition que de deux nouveaux déploiements depuis l'analyse de Arranz et al., 2011, l'explication la plus raisonnable de cette inconsistance repose sur des différences méthodologiques. En effet, dans la présente étude, nous considérons que chaque déploiement est indépendant, en dépit du fait que ces

déploiements peuvent être effectués sur des mêmes individus d'année en année. Par précaution vis-à-vis de cette différence d'approche, les différences sur le nombre de captures ne seront pas interprétées. En revanche, les observations vont dans le même sens concernant les différences de variation nycthémerale des profondeurs visitées. Ces résultats sont en accord avec ceux que présentaient Arranz et al., 2011 sur la variabilité des profondeurs du SOC entre le jour et la nuit, suggérant une recherche de proies à moindre profondeur de nuit. C'est en utilisant les détections acoustiques du fond, que l'étude d'Arranz et al., 2011, a pu mettre en évidence l'existence de deux stratégies d'exploitation des proies profondes, avec une majorité des captures réalisées en milieu pélagique, mais une part importante des captures étant benthopélagiques. Dans les deux situations, la première capture intervient en moins de deux minutes après les premières écholocations. Si les facteurs guidant le choix d'un des deux modes d'alimentation sont encore indéterminés, cette variabilité comportementale suggère que pour accéder aux secteurs où les proies sont abondantes, les baleines à bec sont susceptibles d'utiliser des signaux autres que l'échololocation. La distribution des proies mésopélagiques de certains mammifères grands plongeurs est influencée par des facteurs environnementaux (Della Penna and Gaube 2020), facteurs pouvant être utilisés comme des signaux pour les prédateurs marins (Braun et al. 2022). Il est ainsi raisonnable de formuler l'hypothèse que certaines variables environnementales servent de signaux permettant aux baleines à bec d'augmenter la prédictibilité dans leur choix de strate verticale à prospecter.

5.4.2 Mise en relation du comportement de plongée avec les données environnementales

L'analyse par ACP fonctionnelle des profils de température, de salinité et d'oxygène correspondant spatialement et temporellement à chaque déploiement souligne le peu de variabilité dans l'information qu'ils contiennent. En utilisant une décomposition sur une base fonctionnelle commune, il est alors possible de comparer conjointement la variabilité contenue dans les trois variables entre les différents déploiements. Ce type d'approche analytique permet ainsi de maximiser l'information, ce qui semble être adéquat dans un contexte où les données sont limitées. Les déformations liées à l'ajout ou la soustraction des fonctions propres sont faibles (Annexe 5), ce qui traduit une certaine uniformité entre les profils malgré le fait qu'ils proviennent de différentes saisons et différentes années. Cette uniformité révèle la première limite d'une approche de modélisation de l'utilisation de l'habitat en utilisant des profils issus de modèles basés sur la réanalyse et l'interpolation de données océanographiques. Cette uniformité pourrait être la conséquence de l'imprécision des estimations en zones côtières fournies par ces modèles

(Le Traon et al. 2019). Par ailleurs, les données CMEMS disponibles à l'échelle globale au 1/12° demeurent trop imprécises pour évaluer des processus de très fine échelle (Sotillo et al. 2021). Cependant cette uniformité pourrait être propre à cette zone d'étude côtière. En effet, le modèle CMEMS reflétait bien l'étendue de la variabilité mise en évidence par un éléphant de mer équipé d'une balise océanographique le long du talus continental argentin (Aubone et al. 2021). En dépit de ces limites de l'usage des données CMEMS, elles restent l'unique source d'informations océanographiques à fine échelle spatio-temporelle. Ces limites sont ainsi suspectées dans l'absence d'effet des 5 premières composantes principales de l'ACPF sur les indicateurs de plongée. En effet, les plongées de baleines à bec autour de l'île d'El Hierro sont très localisées, leur déplacement horizontal quotidien se limite à une dizaine de kilomètres. Dans ce contexte, la résolution des données environnementales semble trop grossière pour caractériser les conditions réelles expérimentées lors de leurs plongées, masquant également les variations locales pouvant exister. La difficulté de prédire leur utilisation de la dimension verticale peut également avoir des explications écologiques. En effet, il est possible que les signaux environnementaux guidant le comportement vertical des baleines soient plus directement reliés à leurs proies (Hazen et al. 2011). Cependant, les données de distribution en surface ne sont pas réellement corrélées aux estimations d'abondance des proies mésopélagiques issues du modèle écosystémique SEAPODYM (Virgili et al. 2021), suggérant que l'abondance des proies pourrait ne pas être un prédicteur fiable de la distribution des cétacés grands plongeurs. À l'inverse, pour la population suivie à Hawaii, les densités en organismes micronectoniques semblent être positivement corrélées à la position des baleines à bec (Abecassis et al. 2015). Finalement, plusieurs études, portant sur différentes populations, montrent que la topographie sous-marine constitue le prédicteur le plus fiable de la présence de baleines à bec de Blainville (Hazen et al. 2011, Abecassis et al., 2015, Virgili et al., 2017). Cela indiquerait que les milieux dans lesquels elles effectuent leur recherche alimentaire sont relativement stables, abritant des proies dont la disponibilité est suffisante pour assurer des plongées avec un taux de capture homogène, pérennisant ainsi leur stratégie alimentaire. Cette stratégie deviendrait alors caduque dans un milieu pour lequel la distribution de la ressource serait moins prévisible et homogène. Ce comportement spécialisé sur leurs ressources locales, est également suggéré par les différences de position verticale des efforts de recherche alimentaire entre les populations (MacLeod and Zuur 2005, Hazen et al. 2011, Claridge 2013). Ainsi la transférabilité d'un modèle d'habitat vertical basé sur les comportements d'une population localisée à d'autres populations semblerait difficile. Il serait également peu pertinent d'extrapoler les prédictions de ces modèles localisés aux populations océaniques, dont la distribution est vaste et qui regroupent sans doute des effectifs beaucoup plus

conséquents que les populations côtières étudiées (Virgili et al. 2019, Pitman 2020), et dont le comportement alimentaire est ignoré.

La confirmation de ces hypothèses nécessite en premier lieu de collecter une information environnementale *in situ* localisée et de fine résolution temporelle, qui soit collectée de manière simultanée aux comportements d'alimentation enregistrés. De tels jeux de données ont permis d'établir des corrélations à fine échelle entre le comportement des prédateurs grands plongeurs et les conditions environnementales (Scales et al. 2017, Behrenfeld et al. 2019). L'obtention de telles données serait bénéfique pour un travail d'identification des potentielles variables influençant l'utilisation verticale par les baleines à bec de Blainville de leur habitat, et ainsi de comprendre les processus sous-jacents aux variations de profondeur d'alimentation. La mise en évidence de relations entre prédicteurs environnementaux et comportement vertical est en effet un prérequis nécessaire à toute tentative de modéliser l'habitat tridimensionnel de cétacés grands plongeurs. Dans le cas particulier d'espèces confrontées à de forts enjeux de conservation, cas de toutes les espèces de baleines à bec, il semble crucial de continuer ces efforts pour une meilleure compréhension de leur comportement de plongée. Un modèle pouvant prédire avec un niveau d'incertitude raisonnable la profondeur visitée par une baleine à bec en se basant sur les informations environnementales pourrait permettre de mieux évaluer les impacts de l'exposition répétée aux perturbations sonores, en regardant par exemple les écarts entre les prédictions et le comportement réel des cétacés (Joyce et al. 2020). Et de manière plus générale, une meilleure connaissance de leur habitat peut permettre d'affiner les mesures de mitigation des nuisances.

CHAPITRE 6: DISCUSSION GENERALE



6.1	Apports d'une meilleure caractérisation biotique de la colonne d'eau.....	112
6.1.1	<i>L'approche par acoustique active</i>	112
6.1.2	<i>Le micro-sonar : un nouveau point de vue sur la structuration biologique des habitats océaniques</i>	114
6.1.3	<i>Les perspectives du bio-logging pour améliorer la description des processus biologiques.....</i>	117
6.2	Modélisation verticale de l'utilisation de l'habitat	119
6.2.1	<i>Modélisation par approche fonctionnelle</i>	119
6.2.2	<i>Hétérogénéité des comportements verticaux et de l'utilisation d'habitat</i>	121
6.2.3	<i>Les apports des approches fonctionnelles.....</i>	125
6.3	Vers des modèles d'habitat tridimensionnels ?.....	126
6.3.1	<i>Les défis de l'intégration de la dimension verticale</i>	126
6.3.2	<i>Limites et futures directions.....</i>	130
6.4	Conclusion.....	133

Il existe aujourd'hui dans le domaine de l'écologie marine, un appel consensuel à intégrer la dimension verticale dans l'approche des processus écologiques intervenant au niveau des océans. De nombreuses espèces pélagiques utilisent les trois dimensions des océans, et ce pour assurer une multitude de fonctions dont, en premier lieu, la recherche de ressources alimentaires. Comme évoqué dans l'introduction, l'un des principaux outils permettant d'appréhender la distribution des organismes marins, mais aussi leurs densités, sont les modèles d'habitats. Extensivement utilisés dans les cadres de gestion et de conservation des populations, peu de ces modèles intègrent l'utilisation de la dimension verticale par les espèces ciblées. La majorité d'entre eux reposent sur l'établissement de liens statistiques entre les variables environnementales et la présence de l'espèce cible au sein d'une zone, et permettent ainsi de prédire leur distribution en surface dans le futur ou sur de plus vastes espaces. De ce fait, la limitation majeure du développement de modèles d'habitat tridimensionnels reste le manque d'information concernant la distribution verticale des espèces et la prédominance des échantillonnages provenant de la couche épipélagique, proche de la surface (Webb et al. 2010). L'autre frein à leur généralisation est d'ordre technique, marqué par l'absence d'une approche méthodologique standardisée. Les travaux de la présente thèse se concentrent sur l'exploration des possibilités de développement de modèles permettant de prédire l'utilisation de la colonne d'eau par des mammifères marins grand plongeurs. En effet, la première limitation peut être levée à l'aide des approches de bio-logging, pouvant récolter des données environnementales précises tout au long des plongées de ces animaux. Par ce biais, de nombreuses données environnementales peuvent être récoltées, mais ce sont surtout des informations concernant les caractéristiques physico-chimiques de l'eau, et rarement les conditions biologiques. Le premier chapitre vient ainsi déterminer si l'utilisation d'une nouvelle balise intégrant de l'acoustique active, déployée sur les éléphants de mer austraux permet une amélioration de la caractérisation biologique de la dimension verticale. Le chapitre suivant se concentre sur l'exploration d'une approche originale de modélisation de l'utilisation de l'habitat vertical des éléphants de mer en utilisant l'intégralité de l'information contenue dans les profils des variables enregistrées lors de leurs plongées. Cette approche fait intervenir des méthodes statistiques appliquées aux données fonctionnelles, encore peu utilisées dans le domaine de l'écologie. Enfin, le dernier chapitre vient interroger la faisabilité et la pertinence d'une telle approche pour une espèce qualifiée de rare, et pour laquelle les données, autant comportementales qu'environnementales, sont très limitées.

6.1 Apports d'une meilleure caractérisation biotique de la colonne d'eau

6.1.1 *L'approche par acoustique active*

Une grande diversité de prédateurs marins dépendent directement des ressources mésopélagiques pour assurer leur survie et leur reproduction, notamment des poissons évoluant dans cette zone (Pauly et al. 1998, Bost et al. 2002, Cherel et al. 2008, Schaber et al. 2022). La biomasse de ces poissons mésopélagiques, majoritairement représentés par les myctophidés, dans l'océan Austral vient tout juste d'être réévaluée à 274 millions de tonnes, soit deux à quatre fois ce qui était estimé auparavant (Dornan et al. 2022). Ces estimations reposent sur des approches d'acoustique active, permettant l'échantillonnage des organismes mésopélagiques sur de grandes échelles (Kloser et al. 2016, Proud et al. 2019) peu accessibles par des moyens conventionnels (Kaartvedt et al. 2012). C'est en mettant en œuvre une approche biomimétique, visant à imiter le système d'écholocation des dauphins que Goulet et al. (2019) ont conçu et développé le micro-sonar, balise intégrant un échosondeur miniature pouvant être attachée à des animaux marins plongeurs tels que les éléphants de mer, et permettant notamment la détection acoustique de ses proies, en révélant de fortes corrélations entre ces détections et les mouvements d'accélération correspondant aux tentatives de capture de proie. Cependant les détections de proies ne constituent qu'une infime partie de l'information échantillonnée par le micro-sonar, dont les enregistrements cumulés peuvent représenter jusqu'à deux semaines de données. Sachant que cet échosondeur miniaturisé est en mesure de détecter des cibles de l'ordre du millimètre, l'analyse de la totalité du signal constitue une aubaine pour l'étude de la distribution et de l'environnement biologique des différentes masses d'eau visitées par les éléphants de mer. Les déploiements de micro-sonar dans deux régions différentes, à savoir le domaine océanique autour de Kerguelen et les eaux au large de l'Argentine, a également permis de comparer le signal acoustique provenant de ces deux écosystèmes distincts.

L'étude du chapitre 3 met en évidence que le micro-sonar détecte bien des organismes des niveaux trophiques intermédiaires. Le premier indice confirmant la détection d'organismes est la migration verticale des densités de cibles détectées, suivant un cycle nycthéral. Cette migration nycthérale verticale est effectuée par de nombreux organismes des niveaux trophiques intermédiaires, des organismes zooplanctoniques aux poissons mésopélagiques en passant par les céphalopodes (Shea and Vecchione 2010, Davison et al. 2015, Bianchi and Mislan 2016, Liszka et al. 2021). Ce signal est surtout présent dans les 250 premiers mètres de la colonne d'eau, et ce dans les deux régions, correspondant

plutôt à la migration d'organismes de type macro-zooplanctoniques plutôt qu'à des organismes micronectoniques (Bandara et al. 2021, Liszka et al. 2021). Cependant ce signal de migration vertical est beaucoup plus net dans les eaux au large de l'Argentine que dans les eaux de Kerguelen. Cette différence majeure entre les deux signaux souligne l'existence de différences entre les écosystèmes. Ce contraste peut être dû aux dynamiques distinctes entre les deux régions ; les eaux à l'est de Kerguelen, sont soumises à un fort hydrodynamisme dû à leur position dans le courant circumpolaire antarctique, créant les conditions favorables à un brassage fort au niveau de la couche de mélange (Park et al. 1998). Au contraire, durant l'été Austral, les eaux de subsurface sont fortement stratifiées au large des côtes Argentines (Piola et al. 2018), ce qui pourrait conduire à un brassage relativement moins important de la couche de mélange. Cependant, il est possible que la différence de structuration du signal soit due à des différences comportementales des organismes détectés. En effet, certaines espèces n'opèrent pas de migration nyctémérale, comme le copépode *Calanus propinquus* (Conroy et al. 2020), dont les densités peuvent être fortes à l'est du plateau de Kerguelen (Carlotti et al. 2008, Venkataramana et al. 2020). Cependant une réponse à ces questions ne peut pas être apportée par le micro-sonar seul qui ne permet pas en effet d'identifier, hormis par leur taille et possiblement par leur intensité, les particules insonifiées.

Le fait que les plus fortes densités d'objets soient détectées dans la partie supérieure de la colonne d'eau, entre la surface et 200 m, et ce dans les deux régions, est également un indicateur de la pertinence de l'utilisation du micro-sonar pour la détection des fractions les plus petites des niveaux trophiques intermédiaires. En effet, c'est sur cette gamme de profondeurs que l'on retrouve les plus fortes densités de krill, que ce soit par exemple pour l'emblématique *Euphausia superba* dans les eaux au sud du front polaire (Guihen et al. 2014), ou pour *E. vallentini* dans les eaux plus au nord (Cuzin-Roudy et al. 2014, Cotté et al. 2022). C'est également sur cette frange verticale que l'on peut trouver des espèces zooplanctoniques crustacées de grande taille comme *Themisto gaudichaudii*, espèce constituant une ressource alimentaire importante pour les oiseaux marins de Kerguelen (Bocher et al. 2001). Les tailles moyennes des cibles détectées, entre 10 et 20 mm, semblent corroborer la présence potentielle de telles espèces dans le signal du micro-sonar. De manière générale, ces espèces macro-zooplanctoniques se retrouvent rarement dans de telles densités en-deçà de 250 m de profondeur dans l'océan Austral (Brierley et al. 1998, Venkataramana et al. 2020).

Le micro-sonar a également été en mesure de détecter, pour la zone de Kerguelen, une région présentant des densités très élevées de cibles acoustiques, distribuées verticalement entre la surface et

500 m de profondeur. Dans cette région, les tailles des particules étaient relativement homogènes, autour d'un millimètre. La densité et l'étendue verticale de ce phénomène, ainsi que la taille des cibles, conduit à penser qu'il s'agirait d'un évènement important d'export particulaire vers le fond, phénomène communément appelé « neige marine » (Alldredge and Silver 1988). Il est fréquent que des évènements de « neige marine » interviennent au niveau du plateau de Kerguelen (Laurenceau-Cornec et al. 2015, Rembauville et al. 2015), phénomènes qui sont généralement précédés d'une forte production primaire (Tiselius and Kuylenstierna 1996, Trudnowska et al. 2021). Néanmoins, en utilisant les données télémétriques de couleur de l'eau, aucun évènement de production primaire importante n'a pu être décelé dans les quatre semaines précédant le passage de l'éléphant de mer dans cette zone de forte densité particulaire, temps sur lequel s'opère généralement la dynamique entre grandes efflorescences phytoplanctoniques et leur prédation par le zooplancton (Bach et al. 2019). Si un tel signal est effectivement lié à un phénomène de neige marine, cet évènement particulier n'aurait pas pu être prédit en utilisant des modèles basés sur les données télémétriques ou en se référant concentration en chlorophylle. Cependant une évaluation plus précise nécessiterait de prendre en compte les processus d'advection des masses d'eau transportant les efflorescences phytoplanctoniques au cours du temps.

Considérant l'importance des évènements de neige marine dans la pompe biologique de carbone (Boyd et al., 2019), le micro-sonar semble être un appui de taille pour obtenir des données *in situ* à large échelle sur les processus d'export de carbone particulaire. Il serait également possible, en combinant le micro-sonar avec un fluorimètre, et en tenant compte des courants et des processus advectifs, de mieux appréhender les échelles spatiales et temporelles dans lesquels s'opère la dynamique phytoplanctonique jusqu'à sa dégradation ou sa consommation et son export vers le fond, encore peu comprises à ce jour (Möller et al. 2012). Enfin, un couplage utilisant simultanément la détection par le micro-sonar d'un évènement important d'export particulaire et d'un capteur de lumière, capteur couramment intégré dans les balises de *bio-logging* (Delong et al. 1992, Hill 1994) pourrait permettre d'identifier la signature de l'atténuation de la lumière d'un tel évènement de neige marine.

6.1.2 *Le micro-sonar : un nouveau point de vue sur la structuration biologique des habitats océaniques*

Les promesses de l'utilisation à plus large échelle du micro-sonar nécessitent en premier lieu de mieux cerner les limites de son usage. L'originalité du micro-sonar par rapport aux études acoustiques réalisées depuis la surface par acoustique embarquée, ou même depuis des dispositifs d'échosondage

placés sur les des plateformes autonomes (e.g. flotteurs ARGO ou *gliders*), est l'utilisation d'un signal de très haute fréquence (1.5 MHz) et dont la résolution très fine est de l'ordre de 3.9 mm (Goulet et al. 2019). Des travaux expérimentaux montrent que le micro-sonar est néanmoins en mesure de détecter des particules de l'ordre de 1 à 2 mm, mais celles-ci seront vues au minimum comme des particules de 3,9 mm (Petiteau, et al. en préparation). Ainsi, contrairement aux approches conventionnelles, le micro-sonar peut directement renseigner sur la taille sans utilisation de modèles de rétrodiffusion des cibles, permettant d'estimer la taille des organismes d'une couche diffusante à partir du volume de rétrodiffusion (Benoit-Bird 2009, Lu et al. 2021). Il n'est alors pas possible de savoir si la taille estimée est celle d'une cible unique, ou si elle correspond à un amas de plusieurs objets. Il faut donc utiliser avec précautions les densités d'organismes estimées, et les considérer comme des mesures relatives de l'abondance en cibles acoustiques, qui ne peuvent se comparer qu'entre différentes régions d'un même signal. En effet, il existe au moins deux écueils à surmonter avant espérer pouvoir fournir des mesures absolue de densités. Dans un premier temps, des phases expérimentales sont toujours en cours pour tenter de préciser l'angle de faisceau effectif et par conséquent le volume réellement échantillonné par le micro-sonar. Néanmoins le volume échantillonné par un *ping* dépend de la distance considérée. Ce volume est de l'ordre de 8.20 ± 0.29 litres pour une distance comprise entre 1 et 1,5 m en considérant un demi-angle effectif d'ouverture de $3.28^\circ \pm 0.058^\circ$ (Petiteau et al. en préparation), et est porté à environ 180 litres si la distance de faisceau considérée est de 1 à 6 m. Cette mesure doit être précise si l'on veut minimiser l'erreur d'estimation de l'effort d'échantillonnage par plongée ou sur le trajet d'un éléphant de mer. Le second problème identifié est le potentiel comptage de doublons dans certaines phases du signal. Pour pallier cela, un sous-échantillonnage du signal a été effectué sur une section du faisceau acoustique réduite à 0.5 mètre une fois par seconde, diminuant ainsi le risque de compter deux fois la même cible pour une vitesse minimale de déplacement de 1.4 m.s⁻¹ observée chez l'éléphant de mer lors des phases de transit (Jouma'a et al. 2017). L'obtention d'estimation d'abondances absolues n'est pas encore envisageable, en partie pour les raisons précédemment mentionnées.

Le micro-sonar ne permet pas de détecter les couches rétro-diffusantes profondes (DSL) communément détectées par les approches d'acoustique active (Irigoiien et al. 2014, Proud et al. 2018, Escobar-Flores et al. 2020, Haris et al. 2021). C'est généralement dans cette couche à forte réponse acoustique que l'on retrouve de nombreux organismes à inclusion gazeuse, et à forte résonance, dont le micronecton dominé par les myctophidés (Benoit-Bird 2009). Mais les densités du micronecton, et en particulier des poissons lanternes, dans la couche mésopélagique, semblent être trop faibles pour pouvoir

être effectivement détectées par le micro-sonar. À titre d'exemple, la densité des myctophidés, qui dominent les communautés de poissons mésopélagiques dans l'océan Austral, est d'environ un poisson pour 1000 m³ (Dornan et al., 2019). Selon ces densités, et en se référant au volume d'eau échantillonné par le micro-sonar uniquement sur les phases de descente ou de remontée, cela nécessiterait que l'éléphant de mer effectue environ 180 profils verticaux de 500 m de profondeur pour pouvoir espérer détecter un myctophidé. De plus, les myctophidés étant les proies favorites des éléphants de mer, l'échantillonnage de ces organismes ne serait pas aléatoire, et il serait donc délicat d'estimer leurs densités. Les caractéristiques techniques du micro-sonar semblent donc inadéquates pour l'étude de la DSL.

Il est peu probable que le phénomène de migration nyctémérale, dont la position verticale de jour est aux alentours de 200 m, soit associée à la DSL, généralement détectée en-deçà de 400 m de profondeur pour les régions subantarctiques (Escobar-Flores et al. 2020). Très peu de tentatives de captures ont eu lieu dans lieu au niveau des profondeurs abritant les plus fortes densités de cibles acoustiques dont la taille acoustique, entre 4 et 30 mm, correspond à celle du macro-zooplancton. Le signal micro-sonar associé aux tentatives de capture de proie est souvent visible (Goulet et al. 2019), et les proies visées présentes des tailles relativement supérieures aux autres cibles détectées. Le fait que la DSL ne soit pas observée telle une couche homogène et dense peut être expliqué par l'écart de résolution spatiale entre l'approche micro-sonar et les échosondeurs opérés depuis des navires. En effet, l'acoustique active embarquée échantillonne à relativement basse fréquence (en général à 38 kHz) sur une grande profondeur, et un grand volume d'eau. Dans ce volume, les réponses acoustiques sont intégrées sur des sections verticales de quelques mètres, et permettent d'obtenir le niveau de réponse acoustique en fonction de la profondeur (Proud et al. 2018). A titre d'exemple, un échosondeur opérant à 38 kHz et insonifiant le milieu jusqu'à 600 m de profondeur, échantillonne un volume de 10.8m³ sur un seul ping, soit 10 800 litres (Kloser et al. 2009). Ce volume n'est sans commune mesure avec celui échantillonné par le sonar, estimé autour de 8.2 litres. Ainsi, alors que les échosondeur de surface ont une vision agrégée des organismes mésopélagiques évoluant dans les couches diffusantes, la très fine résolution du micro-sonar ne permet pas de détecter les organismes présents en faibles densités. Ainsi du fait de ses caractéristiques techniques, le micro-sonar permet d'observer un compartiment biologique entre ce qui est permis par l'UVP détectant les objets inférieurs à 2.6 mm (Picheral et al. 2010), et les échosondeurs de plus basse fréquence opérés depuis des navires qui ont montré leur preuves pour l'étude

des niveaux trophiques intermédiaires (i.e., les poissons mésopélagiques), dont la taille est généralement supérieure à quelques centimètres.

En définitive, son utilisation semblerait être pertinente pour l'étude de la fraction macro-zooplanctonique, à l'instar du krill, dont les densités sont suffisantes pour leur détection (Fielding et al. 2014). Le micro-sonar permet donc d'accéder à une très fine résolution spatiale et temporelle, et en l'utilisant sur de plus larges échelles grâce aux trajets extensifs des éléphants de mer, il permet également d'obtenir une information quantitative sur la densité des champs biologiques. À notre connaissance, c'est le premier appareil de *bio-logging*, à faible coût logistique, permettant un accès à cette fraction de taille des niveaux trophiques intermédiaires. Son utilisation à moyen terme confèrera l'avantage de pouvoir caractériser la distribution d'organismes pouvant avoir des liens trophiques directs avec certains prédateurs supérieurs, ou bien avec les proies de ces prédateurs.

6.1.3 *Les perspectives du bio-logging pour améliorer la description des processus biologiques*

Les promesses formulées par un emploi à plus large échelle du micro-sonar sur les prédateurs marins grands plongeurs sont multiples, sous réserve que les limites précisées précédemment puissent être solutionnées. L'étude proposée dans le chapitre 3 constitue une exploration des possibilités de son usage. Néanmoins, plusieurs pistes d'amélioration du dispositif acoustique sont à l'étude. D'une part, une nouvelle balise couplant le micro-sonar à un capteur optique de haute sensibilité permettant la détection des évènements de bioluminescence a récemment été conçue (Goulet et al. 2020). En effet, une large portion des organismes évoluant dans les couches aphotiques de l'océan est capable de produire de la lumière (Haddock et al. 2010, Martini et al. 2019). L'analyse simultanée des signatures acoustiques et de l'intensité de la bioluminescence produite pourra permettre une étape de plus dans la discrimination de la nature des organismes rencontrés par les prédateurs équipés de ces appareils. En parallèle, les futurs développements prévus sur le micro-sonar incluront d'une part, l'intégration d'un module photographique visant à qualifier la nature des organismes insonifiés, et d'autre part d'un deuxième transducteur opérant à une fréquence différente du premier. Cette approche s'inspire de l'approche multifaisceaux des échosondeurs embarqués, devenus aujourd'hui la norme. En effet, en comparant la réponse acoustique d'une cible entre deux fréquences différentes, il est possible de caractériser la nature

de la cible (Malzone et al. 2006). Il sera alors possible d'obtenir par ces nouveaux moyens une information qualitative, qu'il n'est pas possible d'obtenir avec la version actuelle du micro-sonar.

Il serait intéressant de comparer les densités des cibles acoustiques détectées par le micro-sonar avec les sorties des modèles de simulation prédisant la distribution des champs biologiques, en particulier pour le macro-zooplancton, comme le modèle SEAPODYM (*Spatial Ecosystem and Population Dynamics Model*, Lehodey et al. 2010). Ce modèle, basé sur les interactions entre la physique des océans et la biologie permet de simuler la dynamique des niveaux trophiques inférieurs et intermédiaires. La dynamique des niveaux trophiques intermédiaires simulée par SEAPODYM peut être utilisée dans des approches de modélisation d'habitat pour simuler le champ de proies de prédateurs marins (Green et al. 2020, Virgili et al. 2021), et de manière similaire pour les niveaux trophiques inférieurs (Pérez-Jorge et al. 2020).

L'information qualitative peut être apportée par des dispositifs de prise d'image. Cette approche a permis la caractérisation de certaines des proies des éléphants de mer du Nord à partir de photographies (Yoshino et al. 2020). Cependant, la généralisation des approches par photographie est largement freinée par les limitations de stockage de la donnée et de consommation (Chung et al. 2021), et pourront uniquement permettre la qualification visuelle d'organismes pour un sous-échantillon de données acoustiques. Il est toutefois important de rappeler que les informations obtenues *via* les approches de *bio-logging* sont de nature biaisée : les zones sur-échantillonnées par l'animal sont associées aux conditions océanographiques favorables à une plus forte disponibilité de ses ressources.

En définitive, les approches de *bio-logging* permettent dorénavant de pouvoir accéder à une information sur un vaste panel de compartiments biologiques, des producteurs primaires à travers l'utilisation de fluorimètres permettant d'évaluer les concentrations en phytoplancton, aux niveaux trophiques intermédiaires en utilisant des caméras ou des données d'accéléromètres pour déterminer le nombre de captures de proie. Le micro-sonar semble prometteur pour compléter les informations sur les organismes de petite taille des niveaux trophiques intermédiaires. Cela étant dit, tous les capteurs pouvant être déployés sur les éléphants de mer ne sont pas équivalents en termes de qualité de l'information, ou de quantité. A l'inverse des données sur l'environnement physico-chimique obtenues par le *bio-logging*, qui sont maintenant intégrées au même titre que les données océanographiques issues d'autres plateformes (navires, flotteurs...), dans les bases de données internationales (McMahon et al., 2021), les données acquises sur différents compartiments biologiques nécessitent encore des phases de

d'exploration et de validation pour être pleinement opérationnelles dans un dispositif d'observation des océans.

6.2 Modélisation verticale de l'utilisation de l'habitat

6.2.1 Modélisation par approche fonctionnelle

Les modèles d'habitat corrélatifs reposent sur l'établissement de liens statistiques entre les valeurs des variables environnementales et la présence ou non d'une espèce. C'est en reprenant le concept de cette approche, mais sur la dimension verticale, que les travaux des chapitres 4 et 5 ont été réalisés : les deux proposent de comprendre dans quelles mesures la position verticale de ces prédateurs grands plongeurs varie dans la colonne d'eau. Il est donc important de noter que les développements méthodologiques présentés dans ces deux chapitres ne constituent pas à proprement parler des modèles d'habitat, mais plutôt des modèles d'utilisation de l'habitat : en effet, nous ne cherchons pas à mettre en lien la présence de l'animal à un certain étage de la colonne d'eau selon les conditions environnementales, mais plutôt à expliquer le lien entre la profondeur à laquelle il concentre son activité de recherche alimentaire et l'environnement. Le chapitre 4 profite de l'accumulation d'une grande quantité de données à haute résolution caractérisant la colonne d'eau acquises par des sondes CTD déployées sur les éléphants de mer. C'est donc un contexte où l'une des principales limitations au développement de modèles tridimensionnels, le manque de données environnementales sur la dimension verticale, est levée. Au contraire, dans le chapitre 5, nous essayons d'appliquer la même méthode dans un contexte radicalement différent, marqué par l'absence de données environnementales *in situ* et un faible nombre de données comportementales. L'originalité de ces travaux provient des méthodes statistiques utilisées, permettant de considérer les observations comme des fonctions, ou en d'autres termes, comme des données courbes.

Le travail sur les données acquises par les éléphants de mer consistait à mettre en évidence les relations existantes entre la profondeur médiane de la phase de fond, période de la plongée caractérisée par l'utilisation d'une gamme restreinte de profondeurs qui correspond à une période de recherche alimentaire active (Le Bras et al. 2017), et le profil des variables océanographiques disponibles sur les 200 premiers mètres de la colonne d'eau. En regroupant les profils océanographiques en fonction de la profondeur de la phase de fond correspondante, il a été possible de tester les différences entre le profil

moyen de chaque groupe à l'aide d'une ANOVA fonctionnelle. Ce test préalable a permis de confirmer ce qui a déjà été mis régulièrement en évidence, à savoir que les conditions océanographiques influencent le comportement de plongée des éléphants de mer. En premier lieu, la température semble être l'une des variables les plus corrélées à la variabilité des profondeurs visitées par les éléphants de mer, les températures chaudes étant associées aux environnements au nord du front subantarctique où les éléphants de mer trouvent leurs proies plus profondément (Biuw et al. 2007, Guinet et al. 2014, Vacquie-Garcia et al. 2015). A l'inverse les températures froides se retrouvent au sud du front polaire, où les éléphants de mer ciblent leurs proies moins profondément. La température semble en effet être la variable structurant le plus la position des myctophidés dans la colonne d'eau (Klevjer et al. 2016). La lumière joue un rôle prépondérant dans la distribution verticale des organismes mésopélagiques (Aksnes et al. 2017), et l'atténuation de la lumière en surface est associée à des plongées moins profondes (Jaud et al. 2012). D'autres variables auxquelles nous n'avons pas accès semblent également corrélées aux distributions des couches mésopélagiques, comme la concentration en oxygène dissous. En ce qui concerne les différences relevées par la FANOVA entre les profils de salinité, même si ce paramètre n'est pas connu pour influencer directement la distribution des organismes mésopélagiques, ses variations sont intrinsèquement liées aux variations de densités, qui distinguent les masses d'eau, et par extension qui structurent la distribution des organismes.

Après la confirmation d'existence d'une variabilité des conditions environnementales entre les différents groupes de profondeur, les modèles de régressions ont pu se construire sur la base de prédicteurs résumant l'information des profils pour l'année 2019. Une seule année a été considérée dans le modèle, et ce pour s'extraire de la prise en compte de la variabilité interannuelle des conditions océanographiques dans cette approche exploratoire. L'année 2019 était celle pour laquelle le plus grand nombre de jeux de données haute résolution provenant des CTD déployées sur les femelles éléphant de mer ont été obtenus, procurant ainsi un large échantillon d'observations.

L'ACP fonctionnelle appliquée sur les profils a permis de réduire l'information qu'ils contenaient en des prédicteurs scalaires, simples d'utilisation. L'approche par ACP fonctionnelle a été privilégiée par la volonté de réduire la dimensionalité des données profils, et d'obtenir une représentation parcimonieuse des fonctions en une unique représentation linéaire expliquant un maximum de la variance. En somme, cette étape permet de passer d'un problème fonctionnel à un problème de régression simple. Cela permet aussi d'utiliser des métriques simples et connues pour évaluer les performances du modèle. Les modèles, aussi bien de jour que de nuit, ont affiché des ajustements limités

et des performances mitigées, mais ont tout de même pu être utilisés comme modèles de prédiction. En revanche, l'approche par ACP fonctionnelle ne permet pas de connaître l'influence propre de chaque paramètre sur la profondeur de la phase de fond, ce qui ne permet pas de procéder à une sélection de variable pour l'établissement du modèle de prédiction. Considérant le peu de variables fonctionnelles disponibles, il a été décidé de toutes les conserver pour la modélisation. Néanmoins, il est possible de connaître la proportion d'influence de chaque variable sur chaque composante principale, et ainsi d'avoir une idée de l'importance de chaque variable dans l'explication de la variable réponse.

A l'inverse, la même approche appliquée aux données disponibles pour les baleines à bec de Blainville s'est montrée infructueuse. Même si l'hypothèse retenue est l'absence de relations entre le comportement et les variables environnementales utilisées, d'autres raisons sont suspectées d'être à l'origine de ce résultat négatif, dont la qualité des prédicteurs, ou le nombre de points d'observations. Les raisons évoquées ici sont discutées plus en détails dans la partie 6.3.2

6.2.2 Hétérogénéité des comportements verticaux et de l'utilisation d'habitat

Les prédictions de la profondeur de la phase de fond faites à partir du modèle appliqué aux éléphants de mer, étaient caractérisées par une erreur moyenne importante, de plus de 100 m. Ces erreurs de prédictions ont montré une structuration spatiale, avec des zones pour lesquelles la profondeur de la phase de fond était plus régulièrement surestimée. Les erreurs de prédictions étaient négativement corrélées avec la valeur de FSLE extraite pour chaque plongée, mesure de la vitesse de divergence entre deux particules d'eau, couramment utilisée pour décrire l'hydrodynamisme de surface (d'Ovidio et al. 2004, Cotté et al. 2011). Cette corrélation négative indique ainsi que, pour des conditions océanographiques équivalentes en termes de température et de salinité, les prédictions faites à partir du modèle sur la phase de fond sont généralement surestimées quand l'hydrodynamisme est fort. Ainsi, ces résultats suggèrent que quand l'hydrodynamisme est important, leurs plongées seront en général moins profondes que dans des régions où l'hydrodynamisme est faible. Les zones d'alimentation des éléphants de mer sont souvent associées à des structures de mésoéchelle notamment les tourbillons (Bailleul et al. 2010, Della Penna et al. 2015, Siegelman et al. 2019), et par extension souvent associées à des fortes valeurs de FSLE (d'Ovidio et al. 2013). Au niveau de ces structures de mésoéchelle, le succès de capture est généralement plus élevé, et les conditions corporelles des animaux s'améliorent plus rapidement (Richard et al. 2016). La surestimation des profondeurs de plongée par le modèle tend donc à indiquer que l'accessibilité des proies s'améliore au niveau des zones marquées par un fort hydrodynamisme. Cette

adaptation du comportement de plongée de l'éléphant de mer interroge sur les processus permettant d'améliorer l'accessibilité de la ressource au niveau des structures hydrodynamiques de sub-mésoéchelle. De nombreux travaux relatent le rôle de ces structures sur la concentration (agrégation) du phytoplancton, et par extension des niveaux trophiques qui leur sont supérieurs (Lévy et al. 2018). Il est observé que les structures de mésoéchelle tels les tourbillons ou les méandres ont un effet structurant sur les organismes mésopélagiques à la fois dans une dimension horizontale mais aussi verticale (Béhagle et al. 2016, Della Penna and Gaube 2020). Les processus en œuvre au niveau de ces structures semblent favoriser à la fois l'accessibilité des ressources depuis la surface, les éléphants de mer affichant des phases de fond moins profondes qu'en dehors de ces zones (Le Bras et al., 2017), mais aussi la structuration de ces ressources dans la colonne d'eau, les proies étant notamment agrégées en une couche relativement fine. C'est la combinaison de ces deux facteurs qui confère à ces zones un intérêt tout particulier pour les éléphants de mer en leur permettant d'accroître très significativement leur taux de capture par unité de temps (Le Bras et al. 2017). Le contexte océanographique régional peut également avoir un impact sur la position verticale des proies mésopélagiques dans la colonne d'eau. C'est ce que semble suggérer les faibles profondeurs de plongée atteintes par les éléphants de mer dans les zones de remontées d'eaux profondes circumpolaires (McMahon et al. 2019).

Les travaux acoustiques suggèrent que les ressources mésopélagiques sont distribuées de manière relativement homogène, et que leurs abondances semblent varier plutôt à de grandes échelles (Dornan et al., 2019). Cependant ce résultat est à relativiser car peu d'informations sont disponibles sur les variabilités à des échelles locales. Du point de vue du prédateur, seule la disponibilité en ressources compte. Cette disponibilité est la résultante de plusieurs facteurs à savoir l'abondance, l'accessibilité (à proximité de la surface ou en profondeur) et la structuration (dispersée ou agrégée) de cette ressource dans la colonne d'eau. La contribution relative de ces facteurs dans le succès local de pêche reste à élucider mais il est probable qu'elle puisse varier localement. La disponibilité des proies pour les éléphants de mer en un point de l'océan peut donc être résumée comme une équation faisant intervenir la structuration, l'accessibilité et l'abondance des ressources mésopélagiques dans des proportions variables. Cependant, en utilisant l'information des profondeurs visitées par les éléphants de mer, nous n'avons que des informations partielles portant sur la disponibilité, l'accessibilité et la structuration verticale de la ressource que seul un échantillonnage par échosondage simultané à la position des éléphants de mer serait susceptible de nous apporter. Pour tenter de comprendre comment chacun de ces trois facteurs sont susceptibles d'influencer la disponibilité des ressources, et *in fine* le comportement

de plongée des éléphants de mer, une approche de modélisation pourrait être envisagée. La construction d'un modèle individu-centré pourrait par exemple permettre de faire varier indépendamment chacun de ces paramètres, à savoir la profondeur de la ressource pour l'accessibilité, le niveau d'agrégation et l'abondance absolue, et de connaître leur influence propre sur la disponibilité de la ressource.

L'approche développée sur les éléphants de mer a été appliquée de la même façon sur un jeu de données issu du suivi de quelques individus de baleines à bec. Dans ce nouveau contexte, l'approche de modélisation de leur distribution verticale en fonction des conditions océanographiques s'est révélée infructueuse. Excepté le fait que le jeu de données n'était sans communes mesures avec celui disponible sur les éléphants de mer. Les données disponibles pour les baleines à bec sont ainsi très limitées, mais il faut également soulever les différences majeures de comportement et d'utilisation de l'habitat de ces deux espèces. Ces différences doivent questionner les perspectives qui pourraient permettre d'adapter réellement l'approche de modélisation de l'utilisation de l'habitat vertical à l'espèce étudiée.

D'un côté, les éléphants de mer du Sud sont des prédateurs dits « à place centrale », passant leurs périodes de reproduction et de mue à terre, en jeûnant (Hindell and Burton 1988). Entre ces périodes, ils parcourent des milliers de kilomètres au travers de l'océan Austral à la recherche de suffisamment de ressources afin de rétablir leur condition corporelle, et de pouvoir accumuler assez d'énergie avant la prochaine phase de jeûne, à terre. Il semblerait que les éléphants de mer montrent une certaine fidélité à leur zone d'alimentation (McIntyre et al. 2017), mais que ces zones ne présentent pas toujours des bénéfices quant au gain de condition corporelle (Bradshaw et al. 2004). Il est probable que le choix et la mémorisation de ces zones d'alimentation coïncident avec une certaine prévisibilité, à grande échelle, des conditions rencontrées simultanément à de fortes disponibilités en proies. Ainsi la zone à l'est de Kerguelen, privilégiée par de nombreuses femelles, correspond à une zone de forte activité de mésoéchelle, et donc associée à une meilleure accessibilité des proies, qui est relativement prévisible d'une année sur l'autre. En effet, cette zone est contrainte par les interactions entre la circulation liée au courant circumpolaire antarctique et le plateau de Kerguelen (Bestley et al. 2020).

Même si la fidélité à une zone d'alimentation permet, notamment pour les mâles (Authier et al., 2012) visant principalement des proies benthiques, d'augmenter la prédictibilité de la ressource, il est plus difficile de concevoir que les femelles se nourrissant dans le domaine pélagique puissent reposer leur alimentation uniquement sur une prédictibilité géographique. Ainsi nous pouvons imaginer que les femelles éléphant de mer recourent à un système hiérarchique de recherche de leurs proies en milieu

océanique. Ce système pourrait combiner une relative prévisibilité interannuelle, à moyenne et grande échelle, des zones d'alimentation favorables. Au sein de ces zones relativement prévisibles, les femelles adoptent un comportement de prospection pour retrouver les conditions océanographiques, à savoir les structures frontales, au sein desquelles la disponibilité en proies sera marginalement plus forte, du fait d'une meilleure accessibilité verticale et/ou de leur agrégation dans la colonne d'eau. Ces structures et leurs localisations étant éphémères, les femelles éléphant de mer se déplacent alors constamment au sein de ces zones à priori favorables à leur recherche. Des travaux suggèrent que les femelles vont repérer puis longer des structures océanographiques tels que des fronts le long desquels la disponibilité en proie est meilleure (Rivière et al. 2019, Della Penna and Gaube 2020). Cependant elles ne modifieront leurs déplacements et leur comportement de plongée qu'en fonction des variations de disponibilité locale en proies (Vacquié-Garcia et al. 2015). En effet, pour les femelles, il est maintenant suffisamment relaté que leurs trajets répondent aux changements des conditions environnementales de la colonne d'eau (Guinet et al. 2014), en recherchant les conditions les plus favorables pour accéder à leurs ressources, qui semblent être idéalement regroupées au niveau des structures océaniques de sub-mésoéchelle.

A l'inverse, les baleines à bec ne sont pas des prédateurs à place centrale, et ne connaissent pas de périodes de jeûne. Elles sont également beaucoup plus sédentaires, et fidèles à leur zone d'alimentation (Claridge 2013). Ainsi, leur stratégie alimentaire ne nécessite pas de gains énergétiques élevés permettant d'augmenter de manière accrue leur condition corporelle pour couvrir de longues périodes de jeûne, mais elles doivent maintenir une balance énergétique équilibrée à court terme. Ainsi, en utilisant un environnement stable pour leur recherche alimentaire, bénéficiant d'une bonne prédictibilité de la ressource, il y a peu de risques que l'équilibre énergétique soit rompu. Dans un tel schéma, il semblerait que les conditions environnementales de la colonne d'eau aient peu d'influence sur le comportement de plongée des baleines à bec. Pour résumer le contraste entre les stratégies affichées par les deux espèces, les femelles éléphant de mer vont adopter une stratégie plus risquée, en cherchant les zones les plus favorables à une maximisation de leur apport en énergie, au risque d'effectuer des plongées d'alimentation à faible bénéfice. Les individus sont alors plus susceptibles d'utiliser les informations de l'environnement pour les guider vers des zones de forte disponibilité en proies, ou inversement, ces zones favorables vont afficher des conditions environnementales spécifiques. Ainsi dans ce contexte, il est pertinent d'utiliser des prédicteurs environnementaux dynamiques telle la température, pour modéliser leur utilisation de la colonne d'eau. *A contrario*, les baleines à bec affichent une stratégie alimentaire très stable, et sont très fidèles à leur zone d'alimentation, ce qui laisse présager que des

changements de conditions physico-chimiques de la colonne d'eau n'auraient qu'un effet limité sur l'utilisation de leur habitat vertical. Ainsi l'utilisation de prédicteurs environnementaux dynamiques semble être peu pertinente pour expliquer la variabilité de leurs comportements de plongée.

Enfin, dans les études de suivi par télémétrie, il n'est pas possible d'accéder à la qualité des proies, qui a un effet direct sur les gains énergétiques (Spitz et al. 2011). Qualité des proies suspectée plus hétérogène au niveau des proies rencontrées par les éléphants de mer, qui explorent parfois plusieurs biorégions mésopélagiques (Reygondeau et al. 2018), que pour les proies des baleines à bec ciblées sur un environnement spécifique.

6.2.3 Les apports des approches fonctionnelles

Les approches fonctionnelles évoquées dans chacun des chapitres ont été employées de diverses façons. Dans le chapitre 3, elles nous ont permis de classer les masses d'eaux rencontrées par les éléphants de mer de manière précise, en utilisant les profils plutôt qu'une valeur unique de la colonne d'eau, comme par exemple la température à 200 m. Les approches utilisées dans ce chapitre ont été développées par Pauthenet et al., 2017, dans l'intérêt principal de s'affranchir des irrégularités d'échantillonnage de la colonne d'eau. En effet, entre deux profils, même s'ils ont été échantillonnés à haute résolution, il est rare d'obtenir un pas de profondeur commun, et la question de l'interpolation des valeurs intermédiaires est toujours délicate. Cette approche permet également de conserver les informations sur la forme des profils, en les assimilant à des fonctions. En effet, une fonction peut se dériver, et ses dérivées informent sur les variations locales, comme par exemple la vitesse à laquelle la courbe varie. A partir de l'ACP fonctionnelle, il est aisé d'appliquer des méthodes de partitionnement afin de regrouper les observations similaires, ce qui a permis la définition des différentes masses d'eau. Cette même ACP fonctionnelle est utilisée dans les chapitres suivants, mais cette fois pour résumer l'information des profils dans les dimensions maximisant la variance, et les utiliser comme prédicteurs.

Cette approche semble appropriée dans le cas de modélisation d'habitat tridimensionnelle, en synthétisant l'information sur une dimension en une valeur. Elle pourrait permettre de réduire le problème de la modélisation d'un habitat en 3D, en un problème en 2D, en ajoutant uniquement une couche de variables donnant une information sur l'ensemble des conditions de la colonne d'eau. Néanmoins, l'approche se limite à prédire une position unique dans la dimension verticale, et des développements plus approfondis sont nécessaires pour pouvoir obtenir à terme des probabilités de

présence ou des densités, à l’instar des modèles d’habitat, le long de la colonne d’eau. Cela étant dit, les approches fonctionnelles semblent être prometteuses pour l’avenir des modèles d’habitat. La pertinence de l’usage de prédicteurs fonctionnels dans une approche de modélisation d’habitat a été testée par Boudreault et al. (2021). Dans cette étude, ils comparent les performances entre des modèles additifs généralisés (GAM), utilisant les valeurs moyennes des variables environnementales, et des régressions fonctionnelles, pour établir les liens statistiques entre les abondances de juvéniles de saumon et des caractéristiques physiques de la rivière. Leurs résultats montrent d’une part que le modèle de régression fonctionnelle affiche de meilleures performances pour modéliser les abondances des saumoneaux que l’approche par GAM. D’autre part, les régressions fonctionnelles ont retenu plus de prédicteurs significatifs que les GAMs, mettant en cause la description plus fine des variations dans l’environnement par les fonctions que par les valeurs moyennes. L’approche par régression fonctionnelle s’est ainsi montrée plus flexible, et ces résultats incitent à approfondir l’usage de méthodes fonctionnelles pour les modèles d’habitats.

Outre les modèles d’habitat, les méthodes fonctionnelles sont de plus en plus souvent appliquées dans le domaine de l’écologie (Yen et al. 2015). Leur utilisation semble tout à fait pertinente dans le cas de données collectées en série temporelle ou série longitudinale, en permettant de s’affranchir du problème d’autocorrélation temporelle ou spatiale (Embling et al. 2012). Les approches fonctionnelles ont également été utilisées dans le but d’améliorer la précision d’indices de biodiversité ou d’indices multi-spécifiques (Dennis et al., 2019). Appliquées aux plongées des éléphants de mer, les analyses fonctionnelles ont également permis de partitionner les formes des plongées, et de trouver des correspondances robustes entre les groupes identifiés et les différents comportements de plongée (Godard et al. 2020).

6.3 Vers des modèles d’habitat tridimensionnels ?

6.3.1 Les défis de l’intégration de la dimension verticale

De plus en plus d’études appellent à une réflexion sur les moyens de pouvoir intégrer la dimension verticale dans les modèles d’habitat (Dambach and Rödder 2011, Bentlage et al. 2013, Duffy and Chown 2017, Pérez-Costas et al. 2019). En effet, il existe encore peu d’espèces pour lesquelles l’habitat a été appréhendé dans les trois dimensions qu’offrent les océans. De plus, l’intégration de la dimension

verticale permet de considérer la variabilité verticale des prédicteurs environnementaux, ce qui revêt une pertinence écologique considérable (Pawar et al. 2012). Pourtant, nombreuses sont les espèces dont la position dans la colonne d'eau peut s'étaler sur plusieurs kilomètres (Alabia et al. 2016), dont les mammifères marins grands plongeurs (McIntyre et al. 2010, Arranz et al. 2011, Whitehead 2018). La connaissance de l'habitat vertical des espèces marines peut être cruciale, d'autant plus que certaines revêtent un intérêt commercial important. Pour certaines espèces marines, la profondeur à laquelle elles vont se retrouver peut directement être liée à leur stade de développement (Péron et al. 2016, Williams et al. 2017).

Cependant, l'intégration de la dimension verticale dans les modèles d'habitat se heurte à plusieurs difficultés. La première difficulté énoncée est le manque de données environnementales caractérisant avec précision la colonne d'eau (Webb et al. 2010). Pour contourner ce manque, certaines études se contentent simplement de l'utilisation de variables environnementales de surface comme prédicteurs (García-Roselló et al. 2015). Cette approche peut cependant se révéler problématique car en utilisant les valeurs de surface des variables prédictives pour modéliser la distribution d'espèces mésopélagiques ou bathypélagiques, l'hypothèse fondamentale sous-jacente aux modèles d'habitat, à savoir le lien causalité direct, ou au moins suspecté, entre les données environnementales et la distribution de l'espèce n'est pas satisfaite (Guisan and Thuiller 2005, Guillera-Aroita et al. 2015, Reiss et al. 2015). En d'autres termes, en utilisant uniquement des variables de surface en tant que prédicteurs, cela peut créer des liens entre la distribution de l'espèce et des gammes de valeurs environnementales qui ne sont jamais rencontrées par cette espèce. Pour pallier le manque de données en profondeur, de nombreux modèles intègrent la bathymétrie comme prédicteur. Cependant, cet usage peut également se révéler contre-productif, car la profondeur est un prédicteur distal, qui peut se corrélérer aléatoirement avec des prédicteurs causaux comme la température si le modèle est construit sur un large espace géographique (Elith et al. 2005). Néanmoins, les variables bathymétriques sont faciles d'accès, et peuvent constituer des prédicteurs augmentant considérablement le pouvoir prédictif des modèles d'habitat. Ainsi dans le cas des baleines à bec, la profondeur ou la distance au talus se sont révélées être des variables fortement corrélées aux observations des cétacés en surface (Virgili et al. 2017). Dans le cas de données environnementales limitées, l'utilisation de la bathymétrie reste donc une solution efficace pour l'établissement de modèles d'habitat d'animaux grands plongeurs.

Les écueils évoqués ci-dessus sont similaires à ceux rencontrés lors de l'extrapolation à partir d'un modèle d'habitat, c'est à dire l'utilisation du modèle pour prédire la distribution d'une espèce sur une zone géographique pour laquelle il n'y a pas de données sur la présence de l'espèce. En effet, il est délicat de prédire la distribution d'une espèce sur des régions dont les valeurs des prédicteurs ne sont pas équivalentes à celles des zones sur lesquelles les observations ont été faites pour construire le modèle (Thuiller et al. 2005). Il a ainsi été montré que l'utilisation de données environnementales peu représentatives de la niche écologique d'une espèce, à cause des incertitudes sur les positions géographiques des observations, ou du décalage temporel entre les observations et les conditions océanographiques (par exemple en utilisant des moyennes mensuelles), réduisent les performances des modèles d'habitat (Osborne and Leitão 2009). En utilisant les profils environnementaux acquis simultanément aux plongées des éléphants de mer, nous avons pu nous extraire de ce problème de limitation des données environnementales. En revanche, le choix de limiter les profils à 200 m pourrait induire un manque de représentativité des conditions environnementales réellement rencontrées dans le cas où les phases de fond des éléphants de mer se situaient en dessous de 200 m. Il est peu probable que ce choix ait réellement modifié la justesse du modèle d'utilisation de l'habitat développé, et ce pour deux raisons. D'une part, la majeure partie de la variabilité entre les profils se situe dans la couche épipélagique, soumise aux forçages physiques opérant en surface. Les conditions plus en profondeurs sont généralement plus homogènes dans l'océan Austral pour la température et la salinité (Pauthenet et al. 2017). En revanche, ce sous-échantillonnage des profils aurait été plus questionnable si l'oxygène avait été introduit en tant que variable explicative. En effet, alors que les concentrations à l'interface avec l'atmosphère sont relativement homogènes, c'est en dessous de la couche épipélagique que l'oxygène peut montrer le plus de variabilité en fonction des masses d'eau considérées (Bailleul et al. 2015). Dans ce cas-là, le risque de décalage entre les concentrations d'oxygène dans la couche épipélagique et les concentrations au niveau de la phase de fond aurait pu amener à des associations erronées entre prédicteur et habitat. La seconde raison expliquant l'impact limité du choix de ramener les profils aux 200 premiers mètres est inhérente à l'approche fonctionnelle employée : ce ne sont pas les valeurs des variables environnementales qui sont corrélées à la position verticale de l'éléphant de mer, mais une information sur la forme du profil (Pauthenet et al. 2017).

Il est également possible de pallier la limitation des données environnementales en utilisant les profils estimés à partir de modèles océanographiques, rendus disponibles sur la plateforme CMEMS. C'est à partir de cette base de données qu'ont pu être récupérées les variables environnementales sur plusieurs

niveaux de profondeur, à partir desquelles ont été interpolés les profils utilisés comme prédicteurs de l'utilisation de la colonne d'eau par les baleines à bec de Blainville. Dans leurs approches de modélisation tridimensionnelle de l'habitat d'une espèce de cnidaire, Bentlage et al. (2013) ont considéré l'utilisation de champs climatologiques issues du *World Atlas Ocean (NOAA)*, permettant d'avoir accès aux informations sur la température, la salinité, l'oxygène dissous et des concentrations en nutriments sur plusieurs niveaux de profondeurs. L'utilisation de ces données s'est montrée pertinente pour modéliser l'habitat tridimensionnel des cnidaires à l'échelle globale. En revanche, la résolution spatiale de ces données, interpolées sur une grille de $1^\circ \times 1^\circ$, n'aurait pas été adéquate dans la construction du modèle d'utilisation de l'habitat des baleines à bec, dont les mouvements se restreignent à une dizaine de kilomètres (Baird et al. 2011).

L'autre frein au développement de modèles d'habitat tridimensionnels est également l'absence d'information sur la position verticale des observations de l'espèce, ou tout du moins l'imprécision de cette position verticale (Monk 2014). L'intégration de capteurs de pression dans les balises utilisées sur les deux modèles de mammifères grands plongeurs considérés dans cette thèse permet de s'affranchir de cette limite.

Outre les problématiques liées à l'accès aux données environnementales ou de présence de l'espèce en profondeur, le passage en 3 dimensions demande également de modifier les approches de modélisation de l'habitat (Dambach and Rödder 2011). L'approche la plus simple est la réalisation d'une succession de modèles en deux dimensions pour plusieurs profondeurs, appelés par Duffy and Chown (2017), les modèles 2.5D. Cette approche est en effet assez intuitive car elle ne demande pas de modification profonde des approches courantes de modélisation. Néanmoins, cette approche par discrétisation des profondeurs comporte plusieurs risques. Toujours au regard du problème d'extrapolation, il semble déraisonnable de construire un modèle sur une seule profondeur, et de prédire la distribution sur les autres couches, les gammes de variation horizontale des variables océanographiques, comme par exemple la température, n'étant pas comparables entre la surface et la couche mésopélagique. Ainsi, soit un modèle est construit par tranche de profondeur, auquel cas les liens statistiques entre variables et observations est propre à chaque profondeur. Cela revient à proposer des modèles distincts basés sur des sous-échantillonnages des données, risquant de réduire sévèrement le nombre de données d'entrée pour chaque profondeur, et *in fine* d'affaiblir la robustesse des corrélations établies. De plus, il est probable que les échantillonnages en profondeur ne capturent qu'un sous-

ensemble de la niche environnementale de l'espèce. Pour contourner ces écueils, Bentlage et al. (2013) proposent de construire un modèle unique combinant toutes les couches de profondeur en une grille continue en deux dimensions. Ainsi il est possible de prendre en compte l'ensemble des liens statistiques entre prédicteurs et observations en une seule fois. Néanmoins cette approche soulève une question : si le modèle est construit sur l'ensemble de la gamme des valeurs environnementales liées aux observations, et que généralement les observations tendent à se raréfier avec la profondeur, est-il possible que les liens de corrélation établis soient mieux ajustés aux données les plus proches de la surface ? En prenant exemple sur la température, dont on sait que la gamme de variation, sur un plan horizontal, n'est pas comparable entre la surface et la couche mésopélagique, les conditions étant beaucoup plus homogènes en profondeur, nous pouvons nous demander si le modèle ne surestime pas la taille de la niche en profondeur. Il est possible de résumer cette considération au phénomène de biais spatial rencontré dans les modèles d'habitat bidimensionnels. Ce biais spatial, causé par la différence d'effort d'échantillonnage entre différentes zones de l'habitat considéré, entraîne généralement un biais environnemental en raison de la surreprésentation de certaines caractéristiques environnementales dans les zones les plus accessibles et les plus étudiées (Kramer-Schadt et al. 2013). Plus récemment, une étude a proposé une méthode afin de compiler toutes les informations environnementales contenues dans des couches environnementales en deux dimensions correspondant à chaque niveau de profondeur, dans une unique matrice tridimensionnelle (Pérez-Costas et al. 2019). Ainsi, pour chaque profondeur correspondant à une observation, il est possible d'obtenir une valeur de chaque donnée environnementale interpolée à partir des valeurs d'entrée de la matrice. L'approche que nous suggérons dans les chapitres 4 et 5 propose de considérer la dimension verticale sous un autre angle. L'utilisation des profils comme des fonctions nous permet de conserver toute l'information sur la variabilité le long de la colonne d'eau de ces courbes. Cette information est ensuite résumée par les coefficients de la base en B-spline choisie, puis l'analyse fonctionnelle ramène le problème de la considération de la dimension verticale en un problème en deux dimensions

6.3.2 Limites et futures directions

Les explorations méthodologiques présentées dans cette thèse pourront ouvrir la voie à la réalisation de véritables modèles d'habitat tridimensionnels, sous réserve de quelques adaptations supplémentaires. En premier lieu, l'inférence des modèles d'habitat reposant sur les modèles régressifs nécessite de fournir les positions pour lesquelles l'espèce étudiée est absente, afin de pouvoir renseigner le modèle sur les gammes de valeurs environnementales qui ne sont pas favorables à l'espèce. Grâce à

l'augmentation exponentielle d'acquisition de données de télémétrie, de plus en plus de modèles d'habitat intègrent, ou se basent entièrement sur les données de localisation des animaux suivis (Aarts et al. 2008, Reisinger et al. 2018). Cependant, le suivi télémétrique d'une espèce ne permet pas de connaître les lieux, et par extension les conditions environnementales, pour lesquels l'espèce est absente (Hazen et al. 2011). Des pseudo-absences doivent alors être simulées de manière à représenter le plus fidèlement les niches environnementales dans lesquelles il n'y a pas ou peu d'individus (O'Toole et al. 2021). En suivant cette même approche pour un modèle tridimensionnel, il faudrait renseigner les profondeurs où l'espèce cible est absente. Néanmoins, le problème se retrouve finalement simplifié lorsque l'on travaille sur la dimension verticale : il y a d'une part les zones les plus profondes de la colonne d'eau qui ne sont jamais visitées par l'espèce, et d'autre part une gamme de profondeurs qui sont simplement traversées par l'animal sans qu'il ait une interaction spécifique avec son environnement. Dans l'hypothèse de la construction d'un modèle de distribution verticale, les points de présence peuvent être simplement résumés aux profondeurs caractérisées par la présence d'un comportement de prédation, et les autres phases de plongée considérées comme des absences.

D'autre part, un prérequis essentiel à la construction des modèles d'habitat basés sur des positions acquises par télémétrie est, comme tout modèle statistique, l'utilisation d'un nombre suffisant d'échantillons. Afin de pouvoir construire des modèles robustes et généralisables à partir de comportements suivis par télémétrie, il est conseillé de les renseigner avec un minimum d'une centaine d'individus équipés (Sequeira et al. 2019). Ce nombre est considéré pouvoir couvrir l'ensemble de la variabilité comportementale existant entre les individus d'une même population. En revanche, concernant les approches de modélisation d'habitat basées sur des données télémétries, la plupart ne sont pas en mesure d'utiliser des jeux de données aussi grands (Reisinger et al. 2018, Chambault et al. 2021). Pour pouvoir modéliser la position des éléphants de mer dans la dimension verticale, le nombre d'individus ne semble pas être limitant pour avoir une bonne représentation de leur usage de la colonne d'eau, un seul individu permettant d'accéder à plus d'un millier de plongées. En revanche, les 15 individus de baleines à bec équipés ne totalisaient que 60 plongées.

Les contrastes de comportement spatiaux entre les deux espèces sur lesquelles a été utilisée l'approche de modélisation verticale de l'utilisation de l'habitat incite à la précaution quant aux échelles spatiales considérées lors de la création de modèles d'habitat. En effet l'échelle spatiale considérée doit être en accord avec la résolution des données disponibles, mais aussi avec l'étendue spatiale considérée

du modèle (Redfern et al. 2008, Becker et al. 2010). En ce qui concerne la dimension verticale, il est également important de considérer la résolution spatiale, même si les échelles de distance ne sont pas comparables avec les dimensions de surface. Pour les éléphants de mer, l'accès à des données environnementales *in situ* de très haute fréquence nous place *de facto* dans une représentation à fine échelle de la dimension verticale. Il est ainsi possible de caractériser au mètre près la colonne d'eau. En revanche, cette résolution spatiale ne peut pas être aussi fine avec les prédictors utilisés pour les baleines à bec issus de modèles climatologiques, avec d'une part peu de points pour décrire la variable le long de 2000 m de profondeur, et d'autre part une résolution géographique très large comparée aux déplacements horizontaux des cétacés. La résolution temporelle de la variable, une moyenne journalière, est également en décalage avec le temps de la plongée, aux alentours d'une heure, ce qui a éventuellement pu masquer le couplage entre le comportement et les conditions de l'environnement (Mannocci et al. 2017).

Il semble ainsi prématuré de pouvoir proposer un modèle d'habitat tridimensionnel pour les baleines à bec de Blainville des îles Canaries. Le nombre restreint de données, le manque de variabilité comportementale capturée par suivi télémétrique, et l'apparente spécialisation de leur stratégie alimentaire ne permet pas de lier des conditions environnementales dynamiques avec l'utilisation de leur habitat, et rend pour le moment inenvisageable l'extrapolation de l'habitat vertical aux populations non suivies de cette espèce. Cependant, les populations de cette espèce suivies par télémétrie à Hawaii (Abecassis et al. 2015) ou aux Bahamas (Joyce et al. 2020) montrent qu'il existe une gamme de variabilité inter-populationnelle, mais aussi intra-individuelle, sur les profondeurs visitées. Une solution pour pallier le manque de données, et de pouvoir identifier des prédictors environnementaux pouvant expliquer les différences entre les comportements serait de combiner les données acquises sur l'ensemble des populations étudiées. Toutefois, les prédictors statiques, notamment bathymétriques, restent à ce jour les plus performants pour expliquer la distribution des baleines à bec (Canadas et al. 2018, Virgili 2017, 2021).

La famille des baleines à bec se retrouve face à des perturbations d'origine anthropique s'amplifiant et se diversifiant, et nécessite la mise en place de stratégies de conservation (Hooker et al. 2019). Dans ce contexte, l'intégration de la dimension verticale revêt une importance accrue pour les prédateurs grands plongeurs, car comme le préconisent Venegas-Li et al. (2018), les mesures de conservation portant sur des espèces pélagiques doivent intégrer la dimension verticale, pour permettre éventuellement de concevoir des approches de conservation spécifiques à des niveaux de profondeur, comme par exemple

l'arrêt de l'exploitation d'une certaine frange de profondeur. Cependant, les prédateurs marins, dont ceux à place centrale, couvrent des distances bien trop importantes pour que l'on puisse concevoir des zones de protection renforcée à l'échelle de leurs trajets. Ils pourraient néanmoins être de bons candidats à l'application d'une gestion adaptative (Maxwell 2015), approche préconisant d'adapter dans le temps les mesures de conservation sur la base d'informations océanographiques, biologiques ou économiques acquises en temps réel.

6.4 Conclusion

Le suivi des mammifères marins grands plongeurs nous permet à la fois d'approfondir notre connaissance sur les écosystèmes profonds, mésopélagiques, et parfois bathypélagiques, dont les vastes ressources attirent aujourd'hui des intérêts commerciaux (Hidalgo and Browman 2019). Leur utilisation en tant qu'échantillonneurs des océans a permis d'affiner les connaissances sur le fonctionnement (voir McMahon et al. 2021 et les références s'y trouvant), mais principalement sur les processus physiques structurant les océans (Roquet et al. 2014, Siegelman et al. 2020, Aubone et al. 2021), et revêt l'avantage d'être peu onéreuse, nécessitant une logistique simple et permettant d'obtenir un échantillonnage intensif suivant l'espèce équipée. En revanche, les apports du *bio-logging* dans la description biologique des océans restent plus modestes, et se concentrent notamment sur la distribution des producteurs primaires (Jaud et al. 2012, Bayle et al. 2015), ou sur les proies de prédateurs suivis par l'utilisation d'indices comportementaux (Heerah et al. 2014, Ydesen et al. 2014, Jouma'a et al. 2016). L'utilisation du micro-sonar semble prometteuse pour combler cette lacune dans la description des champs biologiques, en permettant un échantillonnage à haute résolution des niveaux trophiques intermédiaires. Une généralisation de son utilisation pourrait ainsi permettre d'accéder à une caractérisation inédite de la colonne d'eau, et d'accéder à un prédicteur proximal des ressources pour certaines espèces. En effet, plusieurs espèces d'oiseaux marins consomment directement des niveaux trophiques intermédiaires zooplanctoniques évoluant dans la couche épipélagique (Weimerskirch et al. 1999, Bocher et al. 2001, Deagle et al. 2007). Il serait alors facile d'imaginer combiner les informations des détections micro-sonar et des mouvements des oiseaux marins pour tenter de prédire les directions que prennent les oiseaux pour leurs trajets alimentaires en fonction des zones les plus denses en détections de proies. En parallèle, les données issues du micro-sonar pourraient permettre d'étayer la compréhension de la pompe carbone biologique des océans. D'une part, le micro-sonar a été capable de détecter un évènement ayant les

caractéristiques de la neige marine, sans qu'il ne soit décelable en utilisant les données de production primaire renseignées par télémétrie. Ces formations de neige marine contribuent de manière significative à l'export de carbone (Boyd et al. 2019), et plus généralement le zooplancton et les organismes mésopélagiques contribuent activement à la pompe carbone, soit par la formation de pelotes fécales denses s'exportant rapidement (Turner 2015, Trudnowska et al. 2021), soit par excrétion en dehors de la zone épipélagique (Saba et al. 2021). Ainsi, les informations additionnelles apportées par le micro-sonar semblent pertinentes pour mieux appréhender l'intensité, et ce à fine échelle, de la pompe de carbone biologique dans le contexte du changement climatique.

Il pourrait également être envisagé d'ajouter l'information apportée par le micro-sonar comme prédicteur dans un modèle d'habitat tridimensionnel. Cette piste a été considérée lors de la conception du modèle d'utilisation verticale. Cependant, encore peu de sonars ont été déployés sur les éléphants de mer, et il aurait été délicat de concevoir l'implémentation d'un tel modèle sur un nombre réduit d'animaux. De plus, contrairement aux variables physico-chimiques, l'utilisation d'indicateurs d'abondance nécessite une adaptation de l'approche fonctionnelle. Par exemple, il faut appliquer une contrainte de positivité stricte à la reconstruction du profil, sans quoi il existe un risque d'obtenir des abondances négatives. Enfin, ce travail constitue une première phase d'exploration, mais son utilisation généralisée exige des phases supplémentaires de validation, pour connaître avec exactitude les volumes échantillonnés, les tailles minimales réellement détectées et le lien entre les variations d'intensité acoustique détectées et la nature réelle des cibles.

En définitive, l'utilisation d'approches de *bio-logging* pour le suivi d'espèces grands plongeurs peut permettre non seulement une addition d'information significative pour les sciences océanographiques, mais aussi d'obtenir une information spatialement précise sur l'utilisation de l'habitat de ces espèces. Leur accès permet alors de pouvoir anticiper, à travers la modélisation d'habitat, les changements de distribution d'une espèce sous la contrainte des changements globaux, condition *sine qua non* à la conception et la mise en place de mesures de conservation.

BIBLIOGRAPHIE

- Aarts, G., M. MacKenzie, B. McConnell, M. Fedak, and J. Matthiopoulos. 2008. Estimating space-use and habitat preference from wildlife telemetry data. *Ecography* 31:140–160.
- Abecassis, M., J. Polovina, R. W. Baird, A. Copeland, J. C. Drazen, R. Domokos, E. Oleson, Y. Jia, G. S. Schorr, D. L. Webster, and R. D. Andrews. 2015. Characterizing a Foraging Hotspot for Short-Finned Pilot Whales and Blainville's Beaked Whales Located off the West Side of Hawai'i Island by Using Tagging and Oceanographic Data. *PLOS ONE* 10:e0142628.
- Aguilar de Soto, N., M. Johnson, P. T. Madsen, P. L. Tyack, A. Bocconcelli, and J. F. Borsani. 2006. Does intense ship noise disrupt foraging in deep-diving Cuvier's beaked whales (*Ziphius cavirostris*)? *Marine Mammal Science* 22:690–699.
- Aguilar de Soto, N., P. T. Madsen, P. Tyack, P. Arranz, J. Marrero, A. Fais, E. Revelli, and M. Johnson. 2012. No shallow talk: Cryptic strategy in the vocal communication of Blainville's beaked whales. *Marine Mammal Science* 28:E75–E92.
- Aguilar de Soto, N., F. Visser, P. L. Tyack, J. Alcazar, G. Ruxton, P. Arranz, P. T. Madsen, and M. Johnson. 2020. Fear of Killer Whales Drives Extreme Synchrony in Deep Diving Beaked Whales. *Scientific Reports* 10:13.
- Ainsworth, L. M., R. Routledge, and J. Cao. 2011. Functional Data Analysis in Ecosystem Research: The Decline of Oweekeno Lake Sockeye Salmon and Wannock River Flow. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* 16:282–300.
- Aksnes, D. L., A. Røstad, S. Kaartvedt, U. Martinez, C. M. Duarte, and X. Irigoien. 2017. Light penetration structures the deep acoustic scattering layers in the global ocean. *Science Advances* 3:e1602468.
- Alabia, I. D., S.-I. Saitoh, H. Igarashi, Y. Ishikawa, N. Usui, M. Kamachi, T. Awaji, and M. Seito. 2016. Future projected impacts of ocean warming to potential squid habitat in western and central North Pacific. *ICES Journal of Marine Science* 73:1343–1356.
- Alldredge, A. L., and M. W. Silver. 1988. Characteristics, dynamics and significance of marine snow. *Progress in Oceanography* 20:41–82.
- Anderson, R. P. 2012. Harnessing the world's biodiversity data: promise and peril in ecological niche modeling of species distributions. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1260:66–80.
- Anderson, T. R., A. P. Martin, R. S. Lampitt, C. N. Trueman, S. A. Henson, and D. J. Mayor. 2019. Quantifying carbon fluxes from primary production to mesopelagic fish using a simple food web model. *ICES Journal of Marine Science* 76:690–701.

- Andrew, S. M., R. F. Strzepek, O. Branson, and M. J. Ellwood. 2022. Ocean acidification reduces the growth of two Southern Ocean phytoplankton. *Marine Ecology Progress Series* 682:51–64.
- Arranz, P., N. A. de Soto, P. T. Madsen, A. Brito, F. Bordes, and M. P. Johnson. 2011. Following a Foraging Fish-Finder: Diel Habitat Use of Blainville’s Beaked Whales Revealed by Echolocation. *PLOS ONE* 6:e28353.
- Assis, J., L. Tyberghein, S. Bosch, H. Verbruggen, E. A. Serrão, and O. De Clerck. 2018. Bio-ORACLE v2. 0: Extending marine data layers for bioclimatic modelling. *Global Ecology and Biogeography* 27:277–284.
- Atkinson, A., P. Ward, R. Williams, and S. A. Poulet. 1992. Feeding rates and diel vertical migration of copepods near South Georgia: comparison of shelf and oceanic sites. *Marine Biology* 114:49–56.
- Aubone, N., M. Saraceno, M. T. Alberto, J. Campagna, L. Le Ster, B. Picard, M. Hindell, C. Campagna, and C. Guinet. 2021. Physical changes recorded by a deep diving seal on the Patagonian slope drive large ecological changes. *Journal of Marine Systems* 223:103612.
- Aumont, O., O. Maury, S. Lefort, and L. Bopp. 2018. Evaluating the Potential Impacts of the Diurnal Vertical Migration by Marine Organisms on Marine Biogeochemistry. *Global Biogeochemical Cycles* 32:1622–1643.
- Austin, D., W. D. Bowen, J. I. McMillan, and S. J. Iverson. 2006. Linking Movement, Diving, and Habitat to Foraging Success in a Large Marine Predator. *Ecology* 87:3095–3108.
- Authier, M., K. Delord, and C. Guinet. 2011. Population trends of female Elephant Seals breeding on the Courbet Peninsula, îles Kerguelen. *Polar Biology* 34:319–328.
- Azzellino, A., S. Gaspari, S. Airoidi, and B. Nani. 2008. Habitat use and preferences of cetaceans along the continental slope and the adjacent pelagic waters in the western Ligurian Sea. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 55:296–323.
- Bach, L. T., P. Stange, J. Taucher, E. P. Achterberg, M. Algueró-Muñiz, H. Horn, M. Esposito, and U. Riebesell. 2019. The Influence of Plankton Community Structure on Sinking Velocity and Remineralization Rate of Marine Aggregates. *Global Biogeochemical Cycles* 33:971–994.
- Bailleul, F., C. Cotté, and C. Guinet. 2010. Mesoscale eddies as foraging area of a deep-diving predator, the southern elephant seal. *Marine Ecology Progress Series* 408:251–264.
- Bailleul, F., J. Vacquie-Garcia, and C. Guinet. 2015. Dissolved Oxygen Sensor in Animal-Borne Instruments: An Innovation for Monitoring the Health of Oceans and Investigating the Functioning of Marine Ecosystems. *PLOS ONE* 10:e0132681.
- Baird, R. W., G. S. Schorr, D. L. Webster, S. D. Mahaffy, D. J. McSweeney, M. B. Hanson, and R. D. Andrews. 2011. Open-ocean movements of a satellite-tagged Blainville’s beaked whale (*Mesoplodon densirostris*): evidence for an offshore population in Hawaii? *CASCADIA RESEARCH COLLECTIVE OLYMPIA WA*.
- Balcomb III, K. C., and D. E. Claridge. 2001. A mass stranding of cetaceans caused by naval sonar in the Bahamas. *Bahamas Journal of science* 8:2–12.
- Bandara, K., Ø. Varpe, L. Wijewardene, V. Tverberg, and K. Eiane. 2021. Two hundred years of zooplankton vertical migration research. *Biological Reviews* 96:1547–1589.

- Barton, A. D., A. J. Irwin, Z. V. Finkel, and C. A. Stock. 2016. Anthropogenic climate change drives shift and shuffle in North Atlantic phytoplankton communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113:2964–2969.
- Baumann-Pickering, S., M. A. McDonald, A. E. Simonis, A. Solsona Berga, K. P. B. Merkens, E. M. Oleson, M. A. Roch, S. M. Wiggins, S. Rankin, T. M. Yack, and J. A. Hildebrand. 2013. Species-specific beaked whale echolocation signals. *The Journal of the Acoustical Society of America* 134:2293–2301.
- Bayle, S., P. Monestiez, C. Guinet, and D. Nerini. 2015. Moving toward finer scales in oceanography: Predictive linear functional model of Chlorophyll a profile from light data. *Progress in Oceanography* 134:221–231.
- Becker, E. A., K. A. Forney, M. C. Ferguson, D. G. Foley, R. C. Smith, J. Barlow, and J. V. Redfern. 2010. Comparing California Current cetacean–habitat models developed using in situ and remotely sensed sea surface temperature data. *Marine Ecology Progress Series* 413:163–183.
- Beers, J. M., and B. D. Sidell. 2011. Thermal Tolerance of Antarctic Notothenioid Fishes Correlates with Level of Circulating Hemoglobin. *Physiological and Biochemical Zoology* 84:353–362.
- Béhagle, N., C. Cotté, A. Lebourges-Dhaussy, G. Roudaut, G. Duhamel, P. Brehmer, E. Josse, and Y. Cherel. 2017. Acoustic distribution of discriminated micronektonic organisms from a bi-frequency processing: The case study of eastern Kerguelen oceanic waters. *Progress in Oceanography* 156:276–289.
- Béhagle, N., C. Cotté, T. E. Ryan, O. Gauthier, G. Roudaut, P. Brehmer, E. Josse, and Y. Cherel. 2016. Acoustic micronektonic distribution is structured by macroscale oceanographic processes across 20–50°S latitudes in the South-Western Indian Ocean. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 110:20–32.
- Behrenfeld, M. J., P. Gaube, A. Della Penna, R. T. O'Malley, W. J. Burt, Y. Hu, P. S. Bontempi, D. K. Steinberg, E. S. Boss, D. A. Siegel, C. A. Hostetler, P. D. Tortell, and S. C. Doney. 2019. Global satellite-observed daily vertical migrations of ocean animals. *Nature* 576:257–261.
- Belcher, A., C. Manno, P. Ward, S. Henson, R. Sanders, and G. Tarling. 2017. Copepod faecal pellet transfer through the meso- and bathypelagic layers in the Southern Ocean in spring. *Biogeosciences* 14:1511–1525.
- Benoit-Bird, K. J. 2009. The effects of scattering-layer composition, animal size, and numerical density on the frequency response of volume backscatter. *ICES Journal of Marine Science* 66:582–593.
- Benoit-Bird, K. J., W. W. L. Au, and D. W. Wisdom. 2009. Nocturnal light and lunar cycle effects on diel migration of micronekton. *Limnology and Oceanography* 54:1789–1800.
- Benoit-Bird, K. J., B. L. Southall, M. A. Moline, D. E. Claridge, C. A. Dunn, K. A. Dolan, and D. J. Moretti. 2020. Critical threshold identified in the functional relationship between beaked whales and their prey. *Marine Ecology Progress Series* 654:1–16.
- Bentlage, B., A. T. Peterson, N. Barve, and P. Cartwright. 2013. Plumbing the depths: extending ecological niche modelling and species distribution modelling in three dimensions. *Global Ecology and Biogeography* 22:952–961.

- Bernaldo de Quirós, Y., A. Fernandez, R. W. Baird, R. L. Brownell, N. Aguilar de Soto, D. Allen, M. Arbelo, M. Arregui, A. Costidis, A. Fahlman, A. Frantzis, F. M. D. Gulland, M. Iñíguez, M. Johnson, A. Komnenou, H. Koopman, D. A. Pabst, W. D. Roe, E. Sierra, M. Tejedor, and G. Schorr. 2019. Advances in research on the impacts of anti-submarine sonar on beaked whales. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 286:20182533.
- Bestley, S., E. van Wijk, M. Rosenberg, R. Eriksen, S. Corney, K. Tattersall, and S. Rintoul. 2020. Ocean circulation and frontal structure near the southern Kerguelen Plateau: The physical context for the Kerguelen Axis ecosystem study. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 174.
- Bianchi, D., and K. A. S. Mislán. 2016. Global patterns of diel vertical migration times and velocities from acoustic data: Global patterns of diel vertical migration. *Limnology and Oceanography* 61:353–364.
- 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.
- Blain, S., B. Quéguiner, L. Armand, S. Belviso, B. Bombléd, L. Bopp, A. Bowie, C. Brunet, C. Brussaard, F. Carlotti, U. Christaki, A. Corbière, I. Durand, F. Ebersbach, J.-L. Fuda, N. Garcia, L. Gerringa, B. Griffiths, C. Guigue, C. Guillerm, S. Jacquet, C. Jeandel, P. Laan, D. Lefèvre, C. Lo Monaco, A. Malits, J. Mosseri, I. Obernosterer, Y.-H. Park, M. Picheral, P. Pondaven, T. Remenyi, V. Sandroni, G. Sarthou, N. Savoye, L. Scouarnec, M. Souhaut, D. Thuiller, K. Timmermans, T. Trull, J. Uitz, P. van Beek, M. Veldhuis, D. Vincent, E. Viollier, L. Vong, and T. Wagener. 2007. Effect of natural iron fertilization on carbon sequestration in the Southern Ocean. *Nature* 446:1070–1074.
- Blanluet, A., M. Doray, L. Berger, J.-B. Romagnan, N. Le Bouffant, S. Lehuta, and P. Petitgas. 2019. Characterization of sound scattering layers in the Bay of Biscay using broadband acoustics, nets and video. *PLoS one* 14:e0223618.
- 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.
- Bocher, P., Y. Cherel, J.-P. Labat, P. Mayzaud, S. Razouls, and P. Jouventin. 2001. Amphipod-based food web: *Themisto gaudichaudii* caught in nets and by seabirds in Kerguelen waters, southern Indian Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 223:261–276.
- Boehme, L., P. Lovell, M. Biuw, F. Roquet, J. Nicholson, S. E. Thorpe, M. P. Meredith, and M. Fedak. 2009. Technical Note: Animal-borne CTD-Satellite Relay Data Loggers for real-time oceanographic data collection. *Ocean Science* 5:685–695.
- Boeuf, B. J. L., and R. M. Laws. 1994. *Elephant Seals: Population Ecology, Behavior, and Physiology*. University of California Press.
- Bombosch, A., D. P. Zitterbart, I. Van Opzeeland, S. Frickenhaus, E. Burkhardt, M. S. Wisz, and O. Boebel. 2014. Predictive habitat modelling of humpback (*Megaptera novaeangliae*) and Antarctic minke

- (Balaenoptera bonaerensis) whales in the Southern Ocean as a planning tool for seismic surveys. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 91:101–114.
- Borger, L. 2020. Biologging Special Feature. *Journal of Animal Ecology* 89:6.
- 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 penguins¹ diet versus trawl sampling at Kerguelen Islands. *Marine Ecology Progress Series* 227:51–61.
- 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.
- Boudreault, J., A. St-Hilaire, F. Chebana, and N. E. Bergeron. 2021. Modelling fish physico-thermal habitat selection using functional regression. *Journal of Ecohydraulics* 6:105–120.
- Boyd, P. W., H. Claustre, M. Levy, D. A. Siegel, and T. Weber. 2019. Multi-faceted particle pumps drive carbon sequestration in the ocean. *Nature* 568:327–335.
- 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.
- Braun, C. D., M. C. Arostegui, S. R. Thorrold, Y. P. Papastamatiou, P. Gaube, J. Fontes, and P. Afonso. 2022. The functional and ecological significance of deep diving by large marine predators. *Annual review of marine science* 14:129–159.
- Breen, P., E. Pirotta, L. Allcock, A. Bennison, O. Boisseau, P. Bouch, A. Hearty, M. Jessopp, A. Kavanagh, M. Taite, and E. Rogan. 2020. Insights into the habitat of deep diving odontocetes around a canyon system in the northeast Atlantic ocean from a short multidisciplinary survey. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 159:103236.
- Brierley, A. S. 2014. Diel vertical migration. *Current Biology* 24:R1074–R1076.
- Brierley, A. S., P. Ward, J. L. Watkins, and C. Goss. 1998. Acoustic discrimination of Southern Ocean zooplankton. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 45:1155–1173.
- Bronselaer, B., J. L. Russell, M. Winton, N. L. Williams, R. M. Key, J. P. Dunne, R. A. Feely, K. S. Johnson, and J. L. Sarmiento. 2020. Importance of wind and meltwater for observed chemical and physical changes in the Southern Ocean. *Nature Geoscience* 13:35–42.
- Brotos, L., W. Thuiller, M. B. Araújo, and A. H. Hirzel. 2004. Presence-absence versus presence-only modelling methods for predicting bird habitat suitability. *Ecography* 27:437–448.
- Buesseler, K. O., and P. W. Boyd. 2009. Shedding light on processes that control particle export and flux attenuation in the twilight zone of the open ocean. *Limnology and Oceanography* 54:1210–1232.

- Buesseler, K. O., C. H. Lamborg, P. W. Boyd, P. J. Lam, T. W. Trull, R. R. Bidigare, J. K. B. Bishop, K. L. Casciotti, F. Dehairs, M. Elskens, M. Honda, D. M. Karl, D. A. Siegel, M. W. Silver, D. K. Steinberg, J. Valdes, B. V. Mooy, and S. Wilson. 2007. Revisiting Carbon Flux Through the Ocean's Twilight Zone. *Science* 316:567–570.
- Buongiorno Nardelli, B., S. Guinehut, N. Verbrugge, Y. Cotroneo, E. Zambianchi, and D. Iudicone. 2017. Southern Ocean Mixed-Layer Seasonal and Interannual Variations From Combined Satellite and In Situ Data. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 122:10042–10060.
- Burwen, D. L., S. J. Fleischman, J. D. Miller, and M. E. Jensen. 2003. Time-based signal characteristics as predictors of fish size and species for a side-looking hydroacoustic application in a river. *ICES Journal of Marine Science* 60:662–668.
- Campagna, C., and M. Lewis. 1992. Growth and Distribution of a Southern Elephant Seal Colony. *Marine Mammal Science* 8:387–396.
- Cañadas, A., N. A. De Soto, M. Aissi, A. Arcangeli, M. Azzolin, A. B-Nagy, G. Bearzi, I. Campana, C. Chicote, and C. Cotté. 2018. The challenge of habitat modelling for threatened low density species using heterogeneous data: the case of Cuvier's beaked whales in the Mediterranean. *Ecological Indicators* 85:128–136.
- Carlotti, F., D. Thibault-Botha, A. Nowaczyk, and D. Lefèvre. 2008. Zooplankton community structure, biomass and role in carbon fluxes during the second half of a phytoplankton bloom in the eastern sector of the Kerguelen Shelf (January–February 2005). *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 55:720–733.
- Carson, R. 1951. *The Sea Around Us*. Oxford University Press.
- Carter, L., I. N. McCave, and M. J. M. Williams. 2008. Chapter 4 Circulation and Water Masses of the Southern Ocean: A Review. Pages 85–114 in F. Florindo and M. Siebert, editors. *Developments in Earth and Environmental Sciences*. Elsevier.
- Catul, V., M. Gauns, and P. K. Karuppasamy. 2011. A review on mesopelagic fishes belonging to family Myctophidae. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 21:339–354.
- Cavan, E. L., A. Belcher, A. Atkinson, S. L. Hill, S. Kawaguchi, S. McCormack, B. Meyer, S. Nicol, L. Ratnarajah, K. Schmidt, D. K. Steinberg, G. A. Tarling, and P. W. Boyd. 2019a. The importance of Antarctic krill in biogeochemical cycles. *Nature Communications* 10.
- Cavan, E. L., E. C. Laurenceau-Cornec, M. Bressac, and P. W. Boyd. 2019b. Exploring the ecology of the mesopelagic biological pump. *Progress in Oceanography* 176:102125.
- Cavan, E. L., F. A. C. Le Moigne, A. J. Poulton, G. A. Tarling, P. Ward, C. J. Daniels, G. M. Fragoso, and R. J. Sanders. 2015. Attenuation of particulate organic carbon flux in the Scotia Sea, Southern Ocean, is controlled by zooplankton fecal pellets. *Geophysical Research Letters* 42:821–830.
- Cepeda, G. D., B. Temperoni, M. E. Sabatini, M. D. Viñas, C. M. Derisio, B. A. Santos, J. C. Antacli, and L. N. Padovani. 2018. Zooplankton Communities of the Argentine Continental Shelf (SW Atlantic, ca. 34°–55°S), An Overview. Pages 171–199 in M. S. Hoffmeyer, M. E. Sabatini, F. P. Brandini, D. L. Calliari, and N. H.

- Santinelli, editors. *Plankton Ecology of the Southwestern Atlantic*. Springer International Publishing, Cham.
- Chambault, P., T. Hattab, P. Mouquet, T. Bajjouk, C. Jean, K. Ballorain, S. Ciccione, M. Dalleau, and J. Bourjea. 2021. A methodological framework to predict the individual and population-level distributions from tracking data. *Ecography* 44:766–777.
- Chapman, C. C., M.-A. Lea, A. Meyer, J.-B. Sallée, and M. Hindell. 2020. Defining Southern Ocean fronts and their influence on biological and physical processes in a changing climate. *Nature Climate Change* 10:209–219.
- Charette, M. A., and T. Smith. 2010. The Volume of Earth's Ocean. *Oceanography* 23:112–114.
- Chelton, D. B., M. G. Schlax, and R. M. Samelson. 2011. Global observations of nonlinear mesoscale eddies. *Progress in Oceanography* 91:167–216.
- Cherel, Y., S. Ducatez, C. Fontaine, P. Richard, and C. Guinet. 2008. Stable isotopes reveal the trophic position and mesopelagic fish diet of female southern elephant seals breeding on the Kerguelen Islands. *Marine Ecology Progress Series* 370:239–247.
- Cherel, Y., C. Fontaine, P. Richard, and J.-P. Labatc. 2010. Isotopic niches and trophic levels of myctophid fishes and their predators in the Southern Ocean. *Limnology and oceanography* 55:324–332.
- Chung, H., J. Lee, and W. Y. Lee. 2021. A Review: Marine Bio-logging of Animal Behaviour and Ocean Environments. *Ocean Science Journal* 56:117–131.
- Claridge, D. E. 2006. Fine-scale distribution and habitat selection of beaked whales.
- Claridge, D. E. 2013. Population ecology of Blainville's beaked whales (*Mesoplodon densirostris*).
- Collins, M. A., J. C. Xavier, N. M. Johnston, A. W. North, P. Enderlein, G. A. Tarling, C. M. Waluda, E. J. Hawker, and N. J. Cunningham. 2008. Patterns in the distribution of myctophid fish in the northern Scotia Sea ecosystem. *Polar Biology* 31:837–851.
- Conroy, J. A., D. K. Steinberg, P. S. Thibodeau, and O. Schofield. 2020. Zooplankton diel vertical migration during Antarctic summer. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 162:103324.
- Corbeau, A., A. Prudor, A. Kato, and H. Weimerskirch. 2020. Development of flight and foraging behaviour in a juvenile seabird with extreme soaring capacities. *Journal of Animal Ecology* 89:20–28.
- Coro, G., C. Magliozzi, A. Ellenbroek, K. Kaschner, and P. Pagano. 2016. Automatic classification of climate change effects on marine species distributions in 2050 using the AquaMaps model. *Environmental and ecological statistics* 23:155–180.
- Costello, M. J., Z. Basher, R. Sayre, S. Breyer, and D. J. Wright. 2018. Stratifying ocean sampling globally and with depth to account for environmental variability. *Scientific Reports* 8:11259.
- Cotté, C., A. Ariza, A. Berne, J. Habasque, A. Lebourges-Dhaussy, G. Roudaut, B. Espinasse, B. P. V. Hunt, E. A. Pakhomov, N. Henschke, C. Péron, A. Conchon, C. Koedooder, L. Iazard, and Y. Cherel. 2022. Macrozooplankton and micronekton diversity and associated carbon vertical patterns and fluxes under distinct productive conditions around the Kerguelen Islands. *Journal of Marine Systems* 226:103650.

- Cotté, C., F. d'Ovidio, A. Chaigneau, M. Lévy, I. Taupier-Letage, B. Mate, and C. Guinet. 2011. Scale-dependent interactions of Mediterranean whales with marine dynamics. *Limnology and Oceanography* 56:219–232.
- 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. *Progress in Oceanography* 131:46–58.
- Cox, S. L., C. B. Embling, P. J. Hosegood, S. C. Votier, and S. N. Ingram. 2018. Oceanographic drivers of marine mammal and seabird habitat-use across shelf-seas: A guide to key features and recommendations for future research and conservation management. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 212:294–310.
- Cox, T. M., T. Ragen, A. Read, E. Vos, R. W. Baird, K. Balcomb, J. Barlow, J. Caldwell, T. Cranford, and L. Crum. 2006. Understanding the impacts of anthropogenic sound on beaked whales. Space and Naval Warfare Systems Center San Diego Ca.
- Cuzin-Roudy, J., J. Irisson, F. Penot, S. Kawaguchi, and C. Vallet. 2014. Southern Ocean Euphausiids. *Biogeographic Atlas Southern Ocean*:510.
- Dambach, J., and D. Rödder. 2011. Applications and future challenges in marine species distribution modeling. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 21:92–100.
- Daneri, G., and A. Carlini. 2002. Fish prey of southern elephant seals, *Mirounga leonina*, at King George Island. *Polar Biology* 25:739–743.
- Darwin, C. 1859. *On the origin of species*, 1859. Routledge.
- Davison, P. C., J. A. Koslow, and R. J. Kloser. 2015. Acoustic biomass estimation of mesopelagic fish: backscattering from individuals, populations, and communities. *ICES Journal of Marine Science* 72:1413–1424.
- Deagle, B. E., N. J. Gales, K. Evans, S. N. Jarman, S. Robinson, R. Trebilco, and M. A. Hindell. 2007. Studying Seabird Diet through Genetic Analysis of Faeces: A Case Study on Macaroni Penguins (*Eudyptes chrysolophus*). *PLOS ONE* 2:e831.
- Dekeling, R., M. Tasker, A. Van der Graaf, M. Ainslie, M. Andersson, M. André, J. Borsani, K. Brensing, M. Castellote, and D. Cronin. 2014. Monitoring Guidance for Underwater Noise in European Seas, Part II: Monitoring Guidance Specifications. A guidance document within the Common Implementation Strategy for the Marine Strategy Framework Directive by MSFD Technical Subgroup on Underwater Noise.
- Della Penna, A., S. De Monte, E. Kestenare, C. Guinet, and F. d'Ovidio. 2015. Quasi-planktonic behavior of foraging top marine predators. *Scientific Reports* 5.
- Della Penna, A., and P. Gaube. 2019. Overview of (Sub)mesoscale Ocean Dynamics for the NAAMES Field Program. *Frontiers in Marine Science*.
- Della Penna, A., and P. Gaube. 2020. Mesoscale Eddies Structure Mesopelagic Communities. *Frontiers in Marine Science* 7.
- Delong, R. L., B. S. Stewart, and R. D. Hill. 1992. Documenting Migrations of Northern Elephant Seals Using Day Length. *Marine Mammal Science* 8:155–159.

- DeVries, T. 2014. The oceanic anthropogenic CO₂ sink: Storage, air-sea fluxes, and transports over the industrial era. *Global Biogeochemical Cycles* 28:631–647.
- DeVries, T., M. Holzer, and F. Primeau. 2017. Recent increase in oceanic carbon uptake driven by weaker upper-ocean overturning. *Nature* 542:215–218.
- Dolman, S. J., and M. Jasny. 2015. Evolution of Marine Noise Pollution Management. *Aquatic Mammals* 41.
- Dong, S., J. Sprintall, S. T. Gille, and L. Talley. 2008. Southern Ocean mixed-layer depth from Argo float profiles. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 113.
- Dornan, T., S. Fielding, R. A. Saunders, and M. J. Genner. 2019. Swimbladder morphology masks Southern Ocean mesopelagic fish biomass. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 286:20190353.
- Dornan, T., S. Fielding, R. A. Saunders, and M. J. Genner. 2022. Large mesopelagic fish biomass in the Southern Ocean resolved by acoustic properties. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 289:20211781.
- Dragon, A.-C., 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. *Progress in Oceanography* 87:61–71.
- Druon, J.-N., J.-M. Fromentin, A. R. Hanke, H. Arrizabalaga, D. Damalas, V. Tičina, G. Quílez-Badia, K. Ramirez, I. Arregui, and G. Tserpes. 2016. Habitat suitability of the Atlantic bluefin tuna by size class: An ecological niche approach. *Progress in Oceanography* 142:30–46.
- Ducatez, S., S. Dalloyau, P. Richard, C. Guinet, and Y. Cherel. 2008. Stable isotopes document winter trophic ecology and maternal investment of adult female southern elephant seals (*Mirounga leonina*) breeding at the Kerguelen Islands. *Marine Biology* 155:413–420.
- Duffy, G. A., and S. L. Chown. 2017. Explicitly integrating a third dimension in marine species distribution modelling. *Marine ecology progress series* 564:1–8.
- Dutkiewicz, S., J. J. Morris, M. J. Follows, J. Scott, O. Levitan, S. T. Dyhrman, and I. Berman-Frank. 2015. Impact of ocean acidification on the structure of future phytoplankton communities. *Nature Climate Change* 5:1002–1006.
- Edrén, S. M. C., M. S. Wisz, J. Teilmann, R. Dietz, and J. Söderkvist. 2010. Modelling spatial patterns in harbour porpoise satellite telemetry data using maximum entropy. *Ecography* 33:698–708.
- Elith, J., S. Ferrier, F. Huettmann, and J. Leathwick. 2005. The evaluation strip: A new and robust method for plotting predicted responses from species distribution models. *Ecological Modelling* 186:280–289.
- Elith, J., and J. R. Leathwick. 2009. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annual review of ecology, evolution, and systematics* 40:677–697.
- Embling, C. B., J. Illian, E. Armstrong, J. van der Kooij, J. Sharples, K. C. J. Camphuysen, and B. E. Scott. 2012. Investigating fine-scale spatio-temporal predator–prey patterns in dynamic marine ecosystems: a functional data analysis approach. *Journal of Applied Ecology* 49:481–492.

- Escobar-Flores, P. C., Y. Lacroix, and R. L. O'Driscoll. 2019. Acoustic Assessment of the Micronekton Community on the Chatham Rise, New Zealand, Using a Semi-Automated Approach. *Frontiers in Marine Science* 6.
- Escobar-Flores, P. C., R. L. O'Driscoll, and J. C. Montgomery. 2018. Predicting distribution and relative abundance of mid-trophic level organisms using oceanographic parameters and acoustic backscatter. *Marine Ecology Progress Series* 592:37–56.
- Escobar-Flores, P. C., R. L. O'Driscoll, J. C. Montgomery, Y. Lacroix, and S. Jendersie. 2020. Estimates of density of mesopelagic fish in the Southern Ocean derived from bulk acoustic data collected by ships of opportunity. *Polar Biology* 43:43–61.
- Fay, A. R., and G. A. McKinley. 2014. Global open-ocean biomes: mean and temporal variability. *Earth System Science Data* 6:273–284.
- Fedak M. 2004. Marine animals as platforms for oceanographic sampling: a “win/win” situation for biology and operational oceanography 58:133–147.
- Fedak, M. A. 2013. The impact of animal platforms on polar ocean observation. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 88–89:7–13.
- Fernández, A., J. F. Edwards, F. Rodríguez, A. E. de los Monteros, P. Herráez, P. Castro, J. R. Jaber, V. Martín, and M. Arbelo. 2005. “Gas and Fat Embolic Syndrome” Involving a Mass Stranding of Beaked Whales (Family Ziphiidae) Exposed to Anthropogenic Sonar Signals. *Veterinary Pathology* 42:446–457.
- Fielding, S., J. L. Watkins, P. N. Trathan, P. Enderlein, C. M. Waluda, G. Stowasser, G. A. Tarling, and E. J. Murphy. 2014. Interannual variability in Antarctic krill (*Euphausia superba*) density at South Georgia, Southern Ocean: 1997–2013. *ICES Journal of Marine Science* 71:2578–2588.
- Figuerola, B., A. M. Hancock, N. Bax, V. J. Cummings, R. Downey, H. J. Griffiths, J. Smith, and J. S. Stark. 2021. A review and meta-analysis of potential impacts of ocean acidification on marine calcifiers from the Southern Ocean. *Frontiers in Marine Science* 8:24.
- Filadelfo, R., J. Mintz, E. Michlovich, A. D'Amico, P. L. Tyack, and D. R. Ketten. 2009. Correlating military sonar use with beaked whale mass strandings: What do the historical data show? *Aquatic mammals* 35.
- Forbes, E. 1843. XVIII. On the Radiata of the Eastern Mediterranean. Part I., Ophiuridæ. *Transactions of the Linnean society of London* 19:143–153.
- Frantzis, A. 1998. Does acoustic testing strand whales? *Nature* 392:29–29.
- Freer, J. J., G. A. Tarling, M. A. Collins, J. C. Partridge, and M. J. Genner. 2019. Predicting future distributions of lanternfish, a significant ecological resource within the Southern Ocean. *Diversity and Distributions* 25:1259–1272.
- Gannon, D. P., N. B. Barros, D. P. Nowacek, A. J. Read, D. M. Waples, and R. S. Wells. 2005. Prey detection by bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*: an experimental test of the passive listening hypothesis. *Animal Behaviour* 69:709–720.

- García-Roselló, E., C. Guisande, A. Manjarrés-Hernández, J. González-Dacosta, J. Heine, P. Pelayo-Villamil, L. González-Vilas, R. P. Vari, A. Vaamonde, C. Granado-Lorencio, and J. M. Lobo. 2015. Can we derive macroecological patterns from primary Global Biodiversity Information Facility data? *Global Ecology and Biogeography* 24:335–347.
- Giering, S. L., R. Sanders, R. S. Lampitt, T. R. Anderson, C. Tamburini, M. Boutrif, M. V. Zubkov, C. M. Marsay, S. A. Henson, and K. Saw. 2014. Reconciliation of the carbon budget in the ocean's twilight zone. *Nature* 507:480–483.
- Godard, M., C. Manté, C. Guinet, B. Picard, and D. Nerini. 2020. Diving Behavior of *Mirounga leonina*: A Functional Data Analysis Approach. *Frontiers in Marine Science* 7.
- Godet, C., M. Robuchon, B. Leroy, C. Cotté, A. Baudena, O. Da Silva, S. Fabri-Ruiz, C. Lo Monaco, S. Sergi, and P. Koubbi. 2020. Matching zooplankton abundance and environment in the South Indian Ocean and Southern Ocean. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 163:103347.
- Gordon, A. 1988. Spatial and temporal variability within the Southern Ocean. Pages 41–56 *Antarctic Ocean and resources variability*. Springer.
- Górecki, T., and Ł. Smaga. 2015. A comparison of tests for the one-way ANOVA problem for functional data. *Computational Statistics* 30:987–1010.
- Górecki, T., and Ł. Smaga. 2017. Multivariate analysis of variance for functional data. *Journal of Applied Statistics* 44:2172–2189.
- Górecki, T., and Ł. Smaga. 2019. fdANOVA: an R software package for analysis of variance for univariate and multivariate functional data. *Computational Statistics* 34:571–597.
- Gorsky, G., M. Picheral, and L. Stemann. 2000. Use of the Underwater Video Profiler for the study of aggregate dynamics in the North Mediterranean. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 50:121–128.
- Goulet, P., C. Guinet, C. Campagna, J. Campagna, P. L. Tyack, and M. Johnson. 2020. Flash and grab: deep-diving southern elephant seals trigger anti-predator flashes in bioluminescent prey. *The Journal of Experimental Biology* 223:jeb222810.
- Goulet, P., C. Guinet, R. Swift, P. T. Madsen, and M. Johnson. 2019. A miniature biomimetic sonar and movement tag to study the biotic environment and predator-prey interactions in aquatic animals. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 148:1–11.
- Green, D. B., S. Bestley, R. Trebilco, S. P. Corney, P. Lehodey, C. R. McMahon, C. Guinet, and M. A. Hindell. 2020. Modelled mid-trophic pelagic prey fields improve understanding of marine predator foraging behaviour. *Ecography* 43:1014–1026.
- Grinnell, J. 1917. The niche-relationships of the California Thrasher. *The Auk* 34:427–433.
- Gruber, N., P. Landschützer, and N. S. Lovenduski. 2019. The Variable Southern Ocean Carbon Sink. *Annual Review of Marine Science* 11:159–186.

- Guihen, D., S. Fielding, E. J. Murphy, K. J. Heywood, and G. Griffiths. 2014. An assessment of the use of ocean gliders to undertake acoustic measurements of zooplankton: the distribution and density of Antarctic krill (*Euphausia superba*) in the Weddell Sea. *Limnology and Oceanography: Methods* 12:373–389.
- Guillera-Aroita, G., J. J. Lahoz-Monfort, J. Elith, A. Gordon, H. Kujala, P. E. Lentini, M. A. McCarthy, R. Tingley, and B. A. Wintle. 2015. Is my species distribution model fit for purpose? Matching data and models to applications. *Global Ecology and Biogeography* 24:276–292.
- Guinet, C., P. Jouventin, and H. Weimerskirch. 1999. Recent population change of the southern elephant seal at Îles Crozet and Îles Kerguelen: the end of the decrease? *Antarctic Science* 11:193–197.
- Guinet, C., J. Vacquié-Garcia, B. Picard, G. Bessigneul, Y. Lebras, A. Dragon, M. Viviant, J. Arnould, and F. Bailleul. 2014. Southern elephant seal foraging success in relation to temperature and light conditions: insight into prey distribution. *Marine Ecology Progress Series* 499:285–301.
- Guinet, C., X. Xing, E. Walker, P. Monestiez, S. Marchand, B. Picard, T. Jaud, M. Authier, C. Cotté, A. C. Dragon, E. Diamond, D. Antoine, P. Lovell, S. Blain, F. D’Ortenzio, and H. Claustre. 2013. Calibration procedures and first dataset of Southern Ocean chlorophyll *a* profiles collected by elephant seals equipped with a newly developed CTD-fluorescence tags. *Earth System Science Data* 5:15–29.
- Guisan, A., and W. Thuiller. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8:993–1009.
- Guisan, A., R. Tingley, J. B. Baumgartner, I. Naujokaitis-Lewis, P. R. Sutcliffe, A. I. T. Tulloch, T. J. Regan, L. Brotons, E. McDonald-Madden, C. Mantyka-Pringle, T. G. Martin, J. R. Rhodes, R. Maggini, S. A. Setterfield, J. Elith, M. W. Schwartz, B. A. Wintle, O. Broennimann, M. Austin, S. Ferrier, M. R. Kearney, H. P. Possingham, and Y. M. Buckley. 2013. Predicting species distributions for conservation decisions. *Ecology Letters* 16:1424–1435.
- Gutiérrez-Muñoz, P., A. E. M. Walters, S. J. Dolman, and G. J. Pierce. 2021. Patterns and Trends in Cetacean Occurrence Revealed by Shorewatch, a Land-Based Citizen Science Program in Scotland (United Kingdom). *Frontiers in Marine Science* 8.
- Haddock, S. H., M. A. Moline, and J. F. Case. 2010. Bioluminescence in the sea. *Annual review of marine science* 2:443–493.
- Haëntjens, N., A. Della Penna, N. Briggs, L. Karp-Boss, P. Gaube, H. Claustre, and E. Boss. 2020. Detecting Mesopelagic Organisms Using Biogeochemical-Argo Floats. *Geophysical Research Letters* 47.
- Handegard, N. O., D. A. Demer, R. Kloser, P. Lehodey, O. Maury, and Y. Simard. 2009. Toward a Global Ocean Ecosystem Mid-trophic Automatic Acoustic Sampler (MAAS). 8 s.

- Harcourt, R., A. M. M. Sequeira, X. Zhang, F. Roquet, K. Komatsu, M. Heupel, C. McMahon, F. Whoriskey, M. Meekan, G. Carroll, S. Brodie, C. Simpfendorfer, M. Hindell, I. Jonsen, D. P. Costa, B. Block, M. Muelbert, B. Woodward, M. Weise, K. Aarestrup, M. Biuw, L. Boehme, S. J. Bograd, D. Cazau, J.-B. Charrassin, S. J. Cooke, P. Cowley, P. J. N. de Bruyn, T. Jeanniard du Dot, C. Duarte, V. M. Eguíluz, L. C. Ferreira, J. Fernández-Gracia, K. Goetz, Y. Goto, C. Guinet, M. Hammill, G. C. Hays, E. L. Hazen, L. A. Hückstädt, C. Huveneers, S. Iverson, S. A. Jaaman, K. Kittiwattanawong, K. M. Kovacs, C. Lydersen, T. Moltmann, M. Naruoka, L. Phillips, B. Picard, N. Queiroz, G. Reverdin, K. Sato, D. W. Sims, E. B. Thorstad, M. Thums, A. M. Treasure, A. W. Trites, G. D. Williams, Y. Yonehara, and M. A. Fedak. 2019. Animal-Borne Telemetry: An Integral Component of the Ocean Observing Toolkit. *Frontiers in Marine Science* 6.
- Haris, K., R. J. Kloser, T. E. Ryan, R. A. Downie, G. Keith, and A. W. Nau. 2021. Sounding out life in the deep using acoustic data from ships of opportunity. *Scientific Data* 8:23.
- Harris, C. M., L. Thomas, E. A. Falcone, J. Hildebrand, D. Houser, P. H. Kvadsheim, F. A. Lam, P. J. Miller, D. J. Moretti, and A. J. Read. 2018. Marine mammals and sonar: Dose-response studies, the risk-disturbance hypothesis and the role of exposure context. *Journal of Applied Ecology* 55:396–404.
- Hays, G. C. 2003. A review of the adaptive significance and ecosystem consequences of zooplankton diel vertical migrations. Pages 163–170 in M. B. Jones, A. Ingólfsson, E. Ólafsson, G. V. Helgason, K. Gunnarsson, and J. Svavarsson, editors. *Migrations and Dispersal of Marine Organisms*. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Hazen, E. L., B. Abrahms, S. Brodie, G. Carroll, H. Welch, and S. J. Bograd. 2021. Where did they not go? Considerations for generating pseudo-absences for telemetry-based habitat models. *Movement Ecology* 9:5.
- Hazen, E. L., D. P. Nowacek, L. S. Laurent, P. N. Halpin, and D. J. Moretti. 2011. The Relationship among Oceanography, Prey Fields, and Beaked Whale Foraging Habitat in the Tongue of the Ocean. *PLOS ONE* 6:e19269.
- Hazen, E. L., D. M. Palacios, K. A. Forney, E. A. Howell, E. Becker, A. L. Hoover, L. Irvine, M. DeAngelis, S. J. Bograd, B. R. Mate, and H. Bailey. 2017. WhaleWatch: a dynamic management tool for predicting blue whale density in the California Current. *Journal of Applied Ecology* 54:1415–1428.
- 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.
- Henderson, E. E., S. W. Martin, R. Manzano-Roth, and B. M. Matsuyama. 2016. Occurrence and habitat use of foraging Blainville's beaked whales (*Mesoplodon densirostris*) on a U.S. Navy range in Hawaii. *Aquatic Mammals* 42:549–563.
- Heneghan, R. F., J. D. Everett, J. L. Blanchard, and A. J. Richardson. 2016. Zooplankton Are Not Fish: Improving Zooplankton Realism in Size-Spectrum Models Mediates Energy Transfer in Food Webs. *Frontiers in Marine Science* 3.
- Hernández-León, S., R. Koppelman, E. Fraile-Nuez, A. Bode, C. Mompeán, X. Irigoien, M. P. Olivar, F. Echevarría, M. L. Fernández de Puelles, J. I. González-Gordillo, A. Cózar, J. L. Acuña, S. Agustí, and C. M.

- Duarte. 2020. Large deep-sea zooplankton biomass mirrors primary production in the global ocean. *Nature Communications* 11:6048.
- Hernández-León, S., M. P. Olivar, M. L. Fernández de Puellas, A. Bode, A. Castellón, C. López-Pérez, V. M. Tuset, and J. I. González-Gordillo. 2019. Zooplankton and Micronekton Active Flux Across the Tropical and Subtropical Atlantic Ocean. *Frontiers in Marine Science* 6.
- Hidalgo, M., and H. I. Browman. 2019. Developing the knowledge base needed to sustainably manage mesopelagic resources. *ICES Journal of Marine Science* 76:609–615.
- Hildebrand, J. A. 2009. Anthropogenic and natural sources of ambient noise in the ocean. *Marine Ecology Progress Series* 395:5–20.
- Hill, R. D. 1994. Theory of geolocation by light levels. *Elephant seals: population ecology, behavior, and physiology*. University of California Press, Berkeley:227–236.
- Hindell, M. A., and H. R. Burton. 1988. Seasonal Haul-Out Patterns of the Southern Elephant Seal (*Mirounga leonina* L.), at Macquarie Island. *Journal of Mammalogy* 69:81–88.
- 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. Charrassin. 2016. Circumpolar habitat use in the southern elephant seal: implications for foraging success and population trajectories. *Ecosphere* 7.
- Hindell, M. A., C. R. McMahon, I. Jonsen, R. Harcourt, F. Arce, and C. Guinet. 2021. Inter- and intrasex habitat partitioning in the highly dimorphic southern elephant seal. *Ecology and Evolution* 11:1620–1633.
- Hindell, M. A., D. J. Slip, and H. R. Burton. 1991. The Diving Behavior of Adult Male and Female Southern Elephant Seals, *Mirounga-Leonina* (Pinnipedia, Phocidae). *Australian Journal of Zoology* 39:595–619.
- 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.
- Hindell, M. A., M. Sumner, S. Bestley, S. Wotherspoon, R. G. Harcourt, M.-A. Lea, R. Alderman, and C. R. McMahon. 2017. Decadal changes in habitat characteristics influence population trajectories of southern elephant seals. *Global Change Biology* 23:5136–5150.
- Hooker, S. K., I. L. Boyd, M. Jessopp, O. Cox, J. Blackwell, P. L. Boveng, and J. L. Bengtson. 2002. Monitoring the Prey-Field of Marine Predators: Combining Digital Imaging with Datalogging Tags. *Marine Mammal Science* 18:680–697.
- Hooker, S. K., N. A. De Soto, R. W. Baird, E. L. Carroll, D. Claridge, L. Feyrer, P. J. O. Miller, A. Onoufriou, G. Schorr, E. Siegal, and H. Whitehead. 2019. Future Directions in Research on Beaked Whales. *Frontiers in Marine Science* 5.
- Horning, M., R. D. Andrews, A. M. Bishop, P. L. Boveng, D. P. Costa, D. E. Crocker, M. Haulena, M. Hindell, A. G. Hindle, R. R. Holser, S. K. Hooker, L. A. Hückstädt, S. Johnson, M.-A. Lea, B. I. McDonald, C. R. McMahon, P. W. Robinson, R. L. Sattler, C. R. Shuert, S. M. Steingass, D. Thompson, P. A. Tuomi, C. L. Williams, and J. N. Womble. 2019. Best practice recommendations for the use of external telemetry devices on pinnipeds. *Animal Biotelemetry* 7:20.

- Hutchinson, G. 1957. Concluding remarks. cold spring harb. Symp. Quant. Biol 22, 415–427.
- IHO Publication S-23, Limits of oceans and Seas. Darft 4th edition
https://legacy.iho.int/mtg_docs/com_wg/S-23WG/S-23WG_Misc/Draft_2002/Draft_2002.htm.
- Irigoien, X., T. A. Klevjer, A. Røstad, U. Martinez, G. Boyra, J. L. Acuña, A. Bode, F. Echevarria, J. I. Gonzalez-Gordillo, S. Hernandez-Leon, S. Agusti, D. L. Aksnes, C. M. Duarte, and S. Kaartvedt. 2014. Large mesopelagic fishes biomass and trophic efficiency in the open ocean. *Nature Communications* 5.
- Jaud, T., A.-C. Dragon, J. V. Garcia, and C. Guinet. 2012. Relationship between Chlorophyll a Concentration, Light Attenuation and Diving Depth of the Southern Elephant Seal *Mirounga leonina*. *PLOS ONE* 7:e47444.
- Jayne, S. R., D. Roemmich, N. Zilberman, S. C. Riser, K. S. Johnson, G. C. Johnson, and S. R. Piotrowicz. 2017. The Argo program: present and future. *Oceanography* 30:18–28.
- Johnson, M., L. . Hickmott, N. Aguilar Soto, and P. . Madsen. 2008. Echolocation behaviour adapted to prey in foraging Blainville’s beaked whale (*Mesoplodon densirostris*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275:133–139.
- Johnson, M., P. T. Madsen, W. M. X. Zimmer, N. Aguilar de Soto, and P. L. Tyack. 2004. Beaked whales echolocate on prey. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 271:S383–S386.
- Johnson, M. P. 2005. Playing tag with whales: engineers overcome nightmarish specifications to create a dream instrument. *Oceanus* 43:57–59.
- Johnson, M. P., and P. L. Tyack. 2003. A digital acoustic recording tag for measuring the response of wild marine mammals to sound. *IEEE Journal of Oceanic Engineering* 28:3–12.
- Johnston, E. L., and D. A. Roberts. 2009. Contaminants reduce the richness and evenness of marine communities: a review and meta-analysis. *Environmental Pollution* 157:1745–1752.
- Jones, G. 2005. Echolocation. *Current Biology* 15:R484–R488.
- Jonsen, I. D., R. A. Myers, and M. C. James. 2007. Identifying leatherback turtle foraging behaviour from satellite telemetry using a switching state-space model. *Marine Ecology Progress Series* 337:255–264.
- Jouma’a, J., Y. L. Bras, B. Picard, and C. Guinet. 2017. Three-dimensional assessment of hunting strategies in a deep diving predator, southern elephant seal *Mirounga leonina*. *Marine Ecology Progress Series* 573:255–268.
- 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.
- Joyce, T. W., J. W. Durban, D. E. Claridge, C. A. Dunn, H. Fearnbach, K. M. Parsons, R. D. Andrews, and L. T. Ballance. 2017. Physiological, morphological, and ecological tradeoffs influence vertical habitat use of deep-diving toothed-whales in the Bahamas. *PLOS ONE* 12:e0185113.

- Joyce, T. W., J. W. Durban, D. E. Claridge, C. A. Dunn, L. S. Hickmott, H. Fearnbach, K. Dolan, and D. Moretti. 2020. Behavioral responses of satellite tracked Blainville's beaked whales (*Mesoplodon densirostris*) to mid-frequency active sonar. *Marine Mammal Science* 36:29–46.
- Jr, R. B., and S. F. S. C. Robert Pitman (Protected Resources Division. 2020. IUCN Red List of Threatened Species: *Mesoplodon densirostris*. IUCN Red List of Threatened Species.
- Kaartvedt, S., A. Staby, and D. Aksnes. 2012. Efficient trawl avoidance by mesopelagic fishes causes large underestimation of their biomass. *Marine Ecology Progress Series* 456:1–6.
- Katzschmann, R. K., J. DelPreto, R. MacCurdy, and D. Rus. 2018. Exploration of underwater life with an acoustically controlled soft robotic fish. *Science Robotics* 3:eaar3449.
- Klevjer, T. A., X. Irigoien, A. Røstad, E. Fraile-Nuez, V. M. Benítez-Barrios, and S. Kaartvedt. 2016. Large scale patterns in vertical distribution and behaviour of mesopelagic scattering layers. *Scientific Reports* 6.
- Kloke, J. D., and J. W. McKean. 2012. Rfit: Rank-based estimation for linear models. *The R journal* 4:57–64.
- Kloser, R. J., T. E. Ryan, G. Keith, and L. Gershwin. 2016. Deep-scattering layer, gas-bladder density, and size estimates using a two-frequency acoustic and optical probe. *ICES Journal of Marine Science* 73:2037–2048.
- Kloser, R. J., T. E. Ryan, J. W. Young, and M. E. Lewis. 2009. Acoustic observations of micronekton fish on the scale of an ocean basin: potential and challenges. *ICES Journal of Marine Science* 66:998–1006.
- Koubbi, P., C. Guinet, N. Alloncle, N. Ameziane, C. Azam, A. Baudena, C. Bost, R. Causse, C. Chazeau, and G. Coste. 2016. Ecoregionalisation of the Kerguelen and Crozet islands oceanic zone. Part I: Introduction and Kerguelen oceanic zone. CCAMLR Document WG-EMM-16/43.
- Kramer-Schadt, S., J. Niedballa, J. D. Pilgrim, B. Schröder, J. Lindenborn, V. Reinfelder, M. Stillfried, I. Heckmann, A. K. Scharf, D. M. Augeri, S. M. Cheyne, A. J. Hearn, J. Ross, D. W. Macdonald, J. Mathai, J. Eaton, A. J. Marshall, G. Semiadi, R. Rustam, H. Bernard, R. Alfred, H. Samejima, J. W. Duckworth, C. Breitenmoser-Wuersten, J. L. Belant, H. Hofer, and A. Wilting. 2013. The importance of correcting for sampling bias in MaxEnt species distribution models. *Diversity and Distributions* 19:1366–1379.
- Krüger, L. 2019. Spatio-temporal trends of the Krill fisheries in the Western Antarctic Peninsula and Southern Scotia Arc. *Fisheries Management and Ecology* 26:327–333.
- Labrousse, S., J. Vacquié-Garcia, K. Heerah, C. Guinet, J.-B. Sallée, M. Authier, B. Picard, F. Roquet, F. Bailleul, M. Hindell, and J.-B. Charrassin. 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.
- Lapeyre, G., and P. Klein. 2006. Impact of the small-scale elongated filaments on the oceanic vertical pump. *Journal of Marine Research* 64:835–851.
- Latasa, M., J. Henjes, R. Scharek, P. Assmy, R. Röttgers, and V. Smetacek. 2014. Progressive decoupling between phytoplankton growth and microzooplankton grazing during an iron-induced phytoplankton bloom in the Southern Ocean (EIFEX). *Marine Ecology Progress Series* 513:39–50.

- Laurenceau-Cornec, E. C., T. W. Trull, D. M. Davies, S. G. Bray, J. Doran, F. Planchon, F. Carlotti, M.-P. Jouandet, A.-J. Cavagna, A. M. Waite, and S. Blain. 2015. The relative importance of phytoplankton aggregates and zooplankton fecal pellets to carbon export: insights from free-drifting sediment trap deployments in naturally iron-fertilised waters near the Kerguelen Plateau. *Biogeosciences* 12:1007–1027.
- Laws, R. M. 1953. The elephant seal (*Mirounga leonina* Linn.). I. Growth and age. Falkland Islands Dependencies Surveys. Scientific Reports.
- Le Bras, Y., J. Jouma'a, and C. Guinet. 2017. Three-dimensional space use during the bottom phase of southern elephant seal dives. *Movement Ecology* 5:18.
- Le Bras, Y., J. Jouma'a, B. Picard, and C. Guinet. 2016. How Elephant Seals (*Mirounga leonina*) Adjust Their Fine Scale Horizontal Movement and Diving Behaviour in Relation to Prey Encounter Rate. *PLOS ONE* 11:e0167226.
- Le Moigne, F. A. C. L., S. A. Henson, E. Cavan, C. Georges, K. Pabortsava, E. P. Achterberg, E. Ceballos-Romero, M. Zubkov, and R. J. Sanders. 2016. What causes the inverse relationship between primary production and export efficiency in the Southern Ocean? *Geophysical Research Letters* 43:4457–4466.
- Le Quéré, C., C. Rodenbeck, E. T. Buitenhuis, T. J. Conway, R. Langenfelds, A. Gomez, C. Labuschagne, M. Ramonet, T. Nakazawa, and N. Metzl. 2007. Saturation of the Southern Ocean CO₂ sink due to recent climate change. *science*.
- Le Traon, P. Y., A. Reppucci, E. Alvarez Fanjul, L. Aouf, A. Behrens, M. Belmonte, A. Bentamy, L. Bertino, V. E. Brando, and M. B. Kreiner. 2019. From observation to information and users: The Copernicus Marine Service perspective. *Frontiers in Marine Science* 6:234.
- Lea, M.-A., P. D. Nichols, and G. Wilson. 2002. Fatty acid composition of lipid-rich myctophids and mackerel icefish (*Champsocephalus gunnari*) – Southern Ocean food-web implications. *Polar Biology* 25:843–854.
- Leblanc, K., A. Lafond, V. Cornet, J. Legras, B. Marie, and B. Quéguiner. this issue. Leblanc, K., A. Lafond, A., V. Cornet, J. Legras, B. Marie, B. Quéguiner this issue). Deep particle stocks following the summer bloom around the Kerguelen islands: insights into diatoms physiological state, community structure and mortality modes. *Journal of Marine Systems* (under revision) This issue.
- Lehodey, P., R. Murtugudde, and I. Senina. 2010. Bridging the gap from ocean models to population dynamics of large marine predators: A model of mid-trophic functional groups. *Progress in Oceanography* 84:69–84.
- Lellouche, J.-M., E. Greiner, O. Le Galloudec, G. Garric, C. Regnier, M. Drevillon, M. Benkiran, C.-E. Testut, R. Bourdalle-Badie, F. Gasparin, O. Hernandez, B. Levier, Y. Drilllet, E. Remy, and P.-Y. Le Traon. 2018. Recent updates to the Copernicus Marine Service global ocean monitoring and forecasting real-time 1/12° high-resolution system. *Ocean Science* 14:1093–1126.

- Lévy, M., R. Ferrari, P. J. S. Franks, A. P. Martin, and P. Rivière. 2012. Bringing physics to life at the submesoscale. *Geophysical Research Letters* 39.
- Lévy, M., P. J. S. Franks, and K. S. Smith. 2018. The role of submesoscale currents in structuring marine ecosystems. *Nature Communications* 9:4758.
- Lewis, M., and E. Eder. 2021. Southern Elephant Seal (*Mirounga leonina*, Linnaeus 1758). Pages 165–190 in G. Heckel and Y. Schramm, editors. *Ecology and Conservation of Pinnipeds in Latin America*. Springer International Publishing, Cham.
- Lewis, M. W. 1999. Dividing the ocean sea. *Geographical Review* 89:188–214.
- Liszka, C. M., C. Robinson, C. Manno, G. Stowasser, and G. A. Tarling. 2021. Diel vertical migration of a Southern Ocean euphausiid, *Euphausia triacantha*, and its metabolic response to consequent short-term temperature changes. *Marine Ecology Progress Series* 660:37–52.
- Longhurst, A. 1995. Seasonal cycles of pelagic production and consumption. *Progress in oceanography* 36:77–167.
- Longhurst, A. R. 2010. *Ecological geography of the sea*. Elsevier.
- Lowry, M. S., R. Condit, B. Hatfield, S. G. Allen, R. Berger, P. A. Morris, B. J. L. Boeuf, and J. Reiter. 2014. Abundance, distribution, and population growth of the northern elephant seal (*Mirounga angustirostris*) in the United States from 1991 to 2010. *Aquatic Mammals* 40:20–32.
- Lu, Z., D. Hasegawa, T. Tanaka, D. Spencer, Y. Okazaki, and T. Okunishi. 2021. Splitting The Scatter: Distinguishing Marine Organisms From Oceanographic Structures Using Acoustic Monitoring. *Journal of Marine Science and Technology* 29.
- Lurton, X., and J. M. Cuchieri. 2011. *An Introduction to Underwater Acoustics—Principles and Applications*, (Second Edition). *Noise Control Engineering Journal* 59:106.
- Lutz, V., V. Segura, A. Dogliotti, V. Tavano, F. P. Brandini, D. L. Calliari, A. M. Ciotti, V. F. Villafañe, I. R. Schloss, F. M. P. S. Corrêa, H. Benavides, and D. V. Cantonnet. 2018. Overview on Primary Production in the Southwestern Atlantic. Pages 101–126 in M. S. Hoffmeyer, M. E. Sabatini, F. P. Brandini, D. L. Calliari, and N. H. Santinelli, editors. *Plankton Ecology of the Southwestern Atlantic: From the Subtropical to the Subantarctic Realm*. Springer International Publishing, Cham.
- Lydersen, C., O. A. Nøst, P. Lovell, B. J. McConnell, T. Gammelsrød, C. Hunter, M. A. Fedak, and K. M. Kovacs. 2002. Salinity and temperature structure of a freezing Arctic fjord—monitored by white whales (*Delphinapterus leucas*). *Geophysical Research Letters* 29:34-1-34–4.
- MacArthur, R. H., and E. R. Pianka. 1966. On Optimal Use of a Patchy Environment. *The American Naturalist* 100:603–609.
- MacLeod, C. D., and A. F. Zuur. 2005. Habitat utilization by Blainville’s beaked whales off Great Abaco, northern Bahamas, in relation to seabed topography. *Marine Biology* 147:1–11.
- Mahadevan, A. 2016. The impact of submesoscale physics on primary productivity of plankton. *Annual review of marine science* 8:161–184.

- Malzone, C., M. Wilson, and P. Iampietro. 2006. Advances in the evaluation of acoustic beamformed backscatter data for fisheries applications. *The Journal of the Acoustical Society of America* 120:3018–3018.
- Manno, C., S. Fielding, G. Stowasser, E. J. Murphy, S. E. Thorpe, and G. A. Tarling. 2020. Continuous moulting by Antarctic krill drives major pulses of carbon export in the north Scotia Sea, Southern Ocean. *Nature Communications* 11:6051.
- Mannocci, L., A. M. Boustany, J. J. Roberts, D. M. Palacios, D. C. Dunn, P. N. Halpin, S. Viehman, J. Moxley, J. Cleary, and H. Bailey. 2017. Temporal resolutions in species distribution models of highly mobile marine animals: Recommendations for ecologists and managers. *Diversity and Distributions* 23:1098–1109.
- Manzano-Roth, R., E. Henderson, S. Martin, C. Martin, and B. Matsuyama. 2016. Impacts of U.S. Navy Training Events on Blainville's Beaked Whale (*Mesoplodon densirostris*) Foraging Dives in Hawaiian Waters. *Aquatic Mammals* 42:507–518.
- Martini, S., L. Kuhnz, J. Mallefet, and S. H. D. Haddock. 2019. Distribution and quantification of bioluminescence as an ecological trait in the deep sea benthos. *Scientific Reports* 9:14654.
- Mason, E., S. Ruiz, R. Bourdalle-Badie, G. Reffray, M. García-Sotillo, and A. Pascual. 2019. New insight into 3-D mesoscale eddy properties from CMEMS operational models in the western Mediterranean. *Ocean Science* 15:1111–1131.
- McArthur, M., B. Brooke, R. Przeslawski, D. Ryan, V. Lucieer, S. Nichol, A. McCallum, C. Mellin, I. Cresswell, and L. C. Radke. 2010. On the use of abiotic surrogates to describe marine benthic biodiversity. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 88:21–32.
- McCarthy, E., D. Moretti, L. Thomas, N. DiMarzio, R. Morrissey, S. Jarvis, J. Ward, A. Izzi, and A. Dilley. 2011. Changes in spatial and temporal distribution and vocal behavior of Blainville's beaked whales (*Mesoplodon densirostris*) during multiship exercises with mid-frequency sonar. *Marine Mammal Science* 27:E206–E226.
- McIntyre, T., M. N. Bester, H. Bornemann, C. A. Tosh, and P. J. N. de Bruyn. 2017. Slow to change? Individual fidelity to three-dimensional foraging habitats in southern elephant seals, *Mirounga leonina*. *Animal Behaviour* 127:91–99.
- 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., H. R. Burton, and M. N. Bester. 2003. A demographic comparison of two southern elephant seal populations. *Journal of Animal Ecology* 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. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 360:71–77.

- McMahon, C. R., M. A. Hindell, J.-B. Charrassin, S. Corney, C. Guinet, R. Harcourt, I. Jonsen, R. Trebilco, G. Williams, and S. Bestley. 2019. Finding mesopelagic prey in a changing Southern Ocean. *Scientific Reports* 9:19013.
- McMahon, C. R., F. Roquet, S. Baudel, M. Belbeoch, S. Bestley, C. Blight, L. Boehme, F. Carse, D. P. Costa, and M. A. Fedak. 2021. Animal Borne Ocean Sensors—AniBOS—an essential component of the Global Ocean Observing System (GOOS). *Frontiers in Marine Science*:1625.
- Melo-Merino, S. M., H. Reyes-Bonilla, and A. Lira-Noriega. 2020. Ecological niche models and species distribution models in marine environments: A literature review and spatial analysis of evidence. *Ecological Modelling* 415:108837.
- Mensah, V., F. Roquet, L. Siegelman-Charbit, B. Picard, E. Pauthenet, and C. Guinet. 2018. A Correction for the Thermal Mass–Induced Errors of CTD Tags Mounted on Marine Mammals. *Journal of Atmospheric and Oceanic Technology* 35:1237–1252.
- Miller, P. I., K. L. Scales, S. N. Ingram, E. J. Southall, and D. W. Sims. 2015. Basking sharks and oceanographic fronts: quantifying associations in the north-east Atlantic. *Functional Ecology* 29:1099–1109.
- Möller, K. O., M. S. John, A. Temming, J. Floeter, A. F. Sell, J.-P. Herrmann, and C. Möllmann. 2012. Marine snow, zooplankton and thin layers: indications of a trophic link from small-scale sampling with the Video Plankton Recorder. *Marine Ecology Progress Series* 468:57–69.
- Monk, J. 2014. How long should we ignore imperfect detection of species in the marine environment when modelling their distribution? *Fish and Fisheries* 15:352–358.
- Montes-Hugo, M., S. C. Doney, H. W. Ducklow, W. Fraser, D. Martinson, S. E. Stammerjohn, and O. Schofield. 2009. Recent Changes in Phytoplankton Communities Associated with Rapid Regional Climate Change Along the Western Antarctic Peninsula. *Science* 323:1470–1473.
- Moore, J. E., and J. P. Barlow. 2013. Declining Abundance of Beaked Whales (Family Ziphiidae) in the California Current Large Marine Ecosystem. *PLOS ONE* 8:e52770.
- Moretti, D., L. Thomas, T. Marques, J. Harwood, A. Dilley, B. Neales, J. Shaffer, E. McCarthy, L. New, and S. Jarvis. 2014. A risk function for behavioral disruption of Blainville’s beaked whales (*Mesoplodon densirostris*) from mid-frequency active sonar. *PLoS one* 9:e85064.
- Mousing, E. A., K. Richardson, J. Bendtsen, I. Cetinić, and M. J. Perry. 2016. Evidence of small-scale spatial structuring of phytoplankton alpha-and beta-diversity in the open ocean. *Journal of Ecology* 104:1682–1695.
- Murtagh, F., and P. Legendre. 2014. Ward’s Hierarchical Agglomerative Clustering Method: Which Algorithms Implement Ward’s Criterion? *Journal of Classification* 31:274–295.
- Naito, Y., D. P. Costa, T. Adachi, P. W. Robinson, M. Fowler, and A. Takahashi. 2013. Unravelling the mysteries of a mesopelagic diet: a large apex predator specializes on small prey. *Functional Ecology* 27:710–717.
- Nelson, G. 1978. From Candolle to croizat: Comments on the history of biogeography. *Journal of the History of Biology* 11:269–305.

- Nérini, D., and B. Ghattas. 2007. Classifying densities using functional regression trees: Applications in oceanology. *Computational Statistics & Data Analysis* 51:4984–4993.
- New, L. F., D. J. Moretti, S. K. Hooker, D. P. Costa, and S. E. Simmons. 2013. Using energetic models to investigate the survival and reproduction of beaked whales (family Ziphiidae). *PloS one* 8:e68725.
- Nodder, S. D., P. W. Boyd, S. M. Chiswell, M. H. Pinkerton, J. M. Bradford-Grieve, and M. J. N. Greig. 2005. Temporal coupling between surface and deep ocean biogeochemical processes in contrasting subtropical and subantarctic water masses, southwest Pacific Ocean. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 110.
- Orsi, A. H., T. Whitworth III, and W. D. Nowlin Jr. 1995. On the meridional extent and fronts of the Antarctic Circumpolar Current. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 42:641–673.
- Osborne, P. E., and P. J. Leitão. 2009. Effects of species and habitat positional errors on the performance and interpretation of species distribution models. *Diversity and Distributions* 15:671–681.
- Östlund, H. G., and M. Stuiver. 1980. GEOSECS Pacific Radiocarbon. *Radiocarbon* 22:25–53.
- O’Toole, M., N. Queiroz, N. E. Humphries, D. W. Sims, and A. M. M. Sequeira. 2021. Quantifying effects of tracking data bias on species distribution models. *Methods in Ecology and Evolution* 12:170–181.
- d’Ovidio, F., V. Fernández, E. Hernández-García, and C. López. 2004. Mixing structures in the Mediterranean Sea from finite-size Lyapunov exponents. *Geophysical Research Letters* 31.
- d’Ovidio, F., S. D. Monte, A. D. Penna, C. Cotté, and C. Guinet. 2013. Ecological implications of eddy retention in the open ocean: a Lagrangian approach. *Journal of Physics A: Mathematical and Theoretical* 46:254023.
- Park, Y.-H., E. Charriaud, D. R. Pino, and C. Jeandel. 1998. Seasonal and interannual variability of the mixed layer properties and steric height at station KERFIX, southwest of Kerguelen. *Journal of Marine Systems* 17:571–586.
- Parsons, E. C. M. 2016. Why IUCN Should Replace “Data Deficient” Conservation Status with a Precautionary “Assume Threatened” Status—A Cetacean Case Study. *Frontiers in Marine Science* 3.
- Pauly, D., A. W. Trites, E. Capuli, and V. Christensen. 1998. Diet composition and trophic levels of marine mammals. *ICES Journal of Marine Science* 55:467–481.
- Pauthenet, E., F. Roquet, G. Madec, C. Guinet, M. Hindell, C. R. McMahon, R. Harcourt, and D. Nerini. 2018. Seasonal Meandering of the Polar Front Upstream of the Kerguelen Plateau. *Geophysical Research Letters* 45:9774–9781.
- Pauthenet, E., F. Roquet, G. Madec, and D. Nerini. 2017. A Linear Decomposition of the Southern Ocean Thermohaline Structure. *Journal of Physical Oceanography* 47:29–47.
- Pawar, S., A. I. Dell, and Van M. Savage. 2012. Dimensionality of consumer search space drives trophic interaction strengths. *Nature* 486:485–489.
- Pearson, R. G., and T. P. Dawson. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global ecology and biogeography* 12:361–371.

- Pérez-Costas, E., C. Guisande, L. González-Vilas, E. García-Roselló, J. Heine, J. González-Dacosta, and J. M. Lobo. 2019. NOO3D: A procedure to perform 3D species distribution models. *Ecological Informatics* 54:101008.
- Pérez-Jorge, S., M. Tobeña, R. Prieto, F. Vandeperre, B. Calmettes, P. Lehodey, and M. A. Silva. 2020. Environmental drivers of large-scale movements of baleen whales in the mid-North Atlantic Ocean. *Diversity and Distributions* 26:683–698.
- Péron, C., M. Authier, and D. Grémillet. 2018. Testing the transferability of track-based habitat models for sound marine spatial planning. *Diversity and Distributions* 24:1772–1787.
- Péron, C., D. C. Welsford, P. Ziegler, T. D. Lamb, N. Gasco, C. Chazeau, R. Sinègre, and G. Duhamel. 2016a. Modelling spatial distribution of Patagonian toothfish through life-stages and sex and its implications for the fishery on the Kerguelen Plateau. *Progress in Oceanography* 141:81–95.
- Péron, C., D. C. Welsford, P. Ziegler, T. D. Lamb, N. Gasco, C. Chazeau, R. Sinègre, and G. Duhamel. 2016b. Modelling spatial distribution of Patagonian toothfish through life-stages and sex and its implications for the fishery on the Kerguelen Plateau. *Progress in Oceanography* 141:81–95.
- Peterson, A. T. 2003. Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling. *The quarterly review of biology* 78:419–433.
- Peterson, A. T., and J. Soberón. 2012. Species distribution modeling and ecological niche modeling: getting the concepts right. *Natureza & Conservação* 10:102–107.
- Picheral, M., L. Guidi, L. Stemmann, D. M. Karl, G. Iddaoud, and G. Gorsky. 2010. The Underwater Vision Profiler 5: An advanced instrument for high spatial resolution studies of particle size spectra and zooplankton. *Limnology and Oceanography: Methods* 8:462–473.
- Pinti, J., and A. W. Visser. 2018. Predator-Prey Games in Multiple Habitats Reveal Mixed Strategies in Diel Vertical Migration. *The American Naturalist* 193:E65–E77.
- Piola, A. R., E. D. Palma, A. A. Bianchi, B. M. Castro, M. Dottori, R. A. Guerrero, M. Marrari, R. P. Matano, O. O. Möller, and M. Saraceno. 2018. Physical Oceanography of the SW Atlantic Shelf: A Review. Pages 37–56 *in* M. S. Hoffmeyer, M. E. Sabatini, F. P. Brandini, D. L. Calliari, and N. H. Santinelli, editors. *Plankton Ecology of the Southwestern Atlantic*. Springer International Publishing, Cham.
- Pirotta, E., R. Milor, N. Quick, D. Moretti, N. Di Marzio, P. Tyack, I. Boyd, and G. Hastie. 2012. Vessel noise affects beaked whale behavior: results of a dedicated acoustic response study.
- Pistorius, P. A., M. N. Bester, M. N. Lewis, F. E. Taylor, C. Campagna, and S. P. Kirkman. 2004. Adult female survival, population trend, and the implications of early primiparity in a capital breeder, the southern elephant seal (*Mirounga leonina*). *Journal of Zoology* 263:107–119.
- Pollard, R. T., I. Salter, R. J. Sanders, M. I. Lucas, C. M. Moore, R. A. Mills, P. J. Statham, J. T. Allen, A. R. Baker, D. C. E. Bakker, M. A. Charette, S. Fielding, G. R. Fones, M. French, A. E. Hickman, R. J. Holland, J. A. Hughes, T. D. Jickells, R. S. Lampitt, P. J. Morris, F. H. Nédélec, M. Nielsdóttir, H. Planquette, E. E. Popova, A. J. Poulton, J. F. Read, S. Seeyave, T. Smith, M. Stinchcombe, S. Taylor, S. Thomalla, H. J. Venables, R. Williamson, and M. V. Zubkov. 2009. Southern Ocean deep-water carbon export enhanced by natural iron fertilization. *Nature* 457:577–580.

- Proud, R., M. J. Cox, and A. S. Brierley. 2017. Biogeography of the Global Ocean's Mesopelagic Zone. *Current Biology* 27:113–119.
- Proud, R., M. J. Cox, C. L. Guen, and A. S. Brierley. 2018. Fine-scale depth structure of pelagic communities throughout the global ocean based on acoustic sound scattering layers. *Marine Ecology Progress Series* 598:35–48.
- Proud, R., N. O. Handegard, R. J. Kloser, M. J. Cox, and A. S. Brierley. 2019. From siphonophores to deep scattering layers: uncertainty ranges for the estimation of global mesopelagic fish biomass. *ICES Journal of Marine Science* 76:718–733.
- Ramsay, J. O. 1982. When the data are functions. *Psychometrika* 47:379–396.
- Ramsay, J., and B. Silverman. 2005. Principal components analysis for functional data. *Functional data analysis*:147–172.
- Redfern, J. V., J. Barlow, L. T. Ballance, T. Gerrodette, and E. A. Becker. 2008. Absence of scale dependence in dolphin–habitat models for the eastern tropical Pacific Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 363:1–14.
- Redfern, J. V., M. C. Ferguson, E. A. Becker, K. D. Hyrenbach, C. Good, J. Barlow, K. Kaschner, M. F. Baumgartner, K. A. Forney, L. T. Ballance, P. Fauchald, P. Halpin, T. Hamazaki, A. J. Pershing, S. S. Qian, A. Read, S. B. Reilly, L. Torres, and F. Werner. 2006. Techniques for cetacean–habitat modeling. *Marine Ecology Progress Series* 310:271–295.
- Reisinger, R. R., B. Raymond, M. A. Hindell, M. N. Bester, R. J. M. Crawford, D. Davies, P. J. N. de Bruyn, B. J. Dilley, S. P. Kirkman, A. B. Makhado, P. G. Ryan, S. Schoombie, K. Stevens, M. D. Sumner, C. A. Tosh, M. Wege, T. O. Whitehead, S. Wotherspoon, and P. A. Pistorius. 2018. Habitat modelling of tracking data from multiple marine predators identifies important areas in the Southern Indian Ocean. *Diversity and Distributions* 24:535–550.
- Reiss, H., S. Birchenough, A. Borja, L. Buhl-Mortensen, J. Craeymeersch, J. Dannheim, A. Darr, I. Galparsoro, M. Gogina, H. Neumann, J. Populus, A. M. Rengstorf, M. Valle, G. van Hoey, M. L. Zettler, and S. Degraer. 2015. Benthos distribution modelling and its relevance for marine ecosystem management. *ICES Journal of Marine Science* 72:297–315.
- Rembauville, M., I. Salter, N. Leblond, A. Gueneugues, and S. Blain. 2015. Export fluxes in a naturally iron-fertilized area of the Southern Ocean – Part 1: Seasonal dynamics of particulate organic carbon export from a moored sediment trap. *Biogeosciences* 12:3153–3170.
- Reygondeau, G., and D. Dunn. 2019. Pelagic biogeography. *Encyclopedia of Ocean Sciences*:588–598.
- Reygondeau, G., L. Guidi, G. Beaugrand, S. A. Henson, P. Koubbi, B. R. MacKenzie, T. T. Sutton, M. Fioroni, and O. Maury. 2018. Global biogeochemical provinces of the mesopelagic zone. *Journal of Biogeography* 45:500–514.
- Reygondeau, G., A. Longhurst, E. Martinez, G. Beaugrand, D. Antoine, and O. Maury. 2013. Dynamic biogeochemical provinces in the global ocean. *Global Biogeochemical Cycles* 27:1046–1058.

- Richard, G., S. L. Cox, B. Picard, J. Vacqu  -Garcia, and C. Guinet. 2016. Southern Elephant Seals Replenish Their Lipid Reserves at Different Rates According to Foraging Habitat. *PLOS ONE* 11:e0166747.
- Rivi  re, P., T. Jaud, L. Siegelman, P. Klein, C. Cott  , J. Le Sommer, G. Dencausse, and C. Guinet. 2019. Sub-mesoscale fronts modify elephant seals foraging behavior. *Limnology and Oceanography Letters* 4:193–204.
- Robinson, J., E. E. Popova, M. A. Srokosz, and A. Yool. 2016. A tale of three islands: Downstream natural iron fertilization in the Southern Ocean. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 121:3350–3371.
- Rogan, E., A. Ca  adas, K. Macleod, M. B. Santos, B. Mikkelsen, A. Uriarte, O. Van Canneyt, J. A. V  zquez, and P. S. Hammond. 2017. Distribution, abundance and habitat use of deep diving cetaceans in the North-East Atlantic. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 141:8–19.
- Rolland, R. M., S. E. Parks, K. E. Hunt, M. Castellote, P. J. Corkeron, D. P. Nowacek, S. K. Wasser, and S. D. Kraus. 2012. Evidence that ship noise increases stress in right whales. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279:2363–2368.
- Roncon, G., S. Bestley, C. R. McMahon, B. Wienecke, and M. A. Hindell. 2018. View From Below: Inferring Behavior and Physiology of Southern Ocean Marine Predators From Dive Telemetry. *Frontiers in Marine Science* 5.
- Roquet, F., Y.-H. Park, C. Guinet, F. Bailleul, and J.-B. Charrassin. 2009. Observations of the Fawn Trough Current over the Kerguelen Plateau from instrumented elephant seals. *Journal of Marine Systems* 78:377–393.
- Roquet, F., G. Williams, M. A. Hindell, R. Harcourt, C. McMahon, C. Guinet, J.-B. Charrassin, G. Reverdin, L. Boehme, P. Lovell, and M. Fedak. 2014. A Southern Indian Ocean database of hydrographic profiles obtained with instrumented elephant seals. *Scientific Data* 1:140028.
- Roquet, F., C. Wunsch, G. Forget, P. Heimbach, C. Guinet, G. Reverdin, J.-B. Charrassin, F. Bailleul, D. P. Costa, L. A. Huckstadt, K. T. Goetz, K. M. Kovacs, C. Lydersen, M. Biuw, O. A. N  st, H. Bornemann, J. Ploetz, M. N. Bester, T. McIntyre, M. C. Muelbert, M. A. Hindell, C. R. McMahon, G. Williams, R. Harcourt, I. C. Field, L. Chafik, K. W. Nicholls, L. Boehme, and M. A. Fedak. 2013. Estimates of the Southern Ocean general circulation improved by animal-borne instruments. *Geophysical Research Letters* 40:6176–6180.
- Rus Hoelzel, A., C. Campagna, and T. Arnbom. 2001. Genetic and morphometric differentiation between island and mainland southern elephant seal populations. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 268:325–332.
- Saba, G. K., A. B. Burd, J. P. Dunne, S. Hern  ndez-Le  n, A. H. Martin, K. A. Rose, J. Salisbury, D. K. Steinberg, C. N. Trueman, R. W. Wilson, and S. E. Wilson. 2021. Toward a better understanding of fish-based contribution to ocean carbon flux. *Limnology and Oceanography* 66:1639–1664.
- Sahoo, A., S. K. Dwivedy, and P. Robi. 2019. Advancements in the field of autonomous underwater vehicle. *Ocean Engineering* 181:145–160.
- Sall  e, J., K. Speer, and R. Morrow. 2008. Southern Ocean fronts and their variability to climate modes. *J. Clim* 21:3020–3039.
- Sall  e, J.-B. 2018. Southern ocean warming. *Oceanography* 31:52–62.

- Salter, I., A. E. S. Kemp, C. M. Moore, R. S. Lampitt, G. A. Wolff, and J. Holtvoeth. 2012. Diatom resting spore ecology drives enhanced carbon export from a naturally iron-fertilized bloom in the Southern Ocean. *Global Biogeochemical Cycles* 26.
- Santos, M. B., V. Martin, M. Arbelo, A. Fernández, and G. J. Pierce. 2007. Insights into the diet of beaked whales from the atypical mass stranding in the Canary Islands in September 2002. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 87:243–251.
- Saunders, R. A., S. L. Hill, G. A. Tarling, and E. J. Murphy. 2019. Myctophid Fish (Family Myctophidae) Are Central Consumers in the Food Web of the Scotia Sea (Southern Ocean). *Frontiers in Marine Science* 6.
- Savtchenko, A., D. Ouzounov, S. Ahmad, J. Acker, G. Leptoukh, J. Koziana, and D. Nickless. 2004. Terra and Aqua MODIS products available from NASA GES DAAC. *Advances in Space Research* 34:710–714.
- Scales, K. L., E. L. Hazen, M. G. Jacox, C. A. Edwards, A. M. Boustany, M. J. Oliver, and S. J. Bograd. 2017. Scale of inference: on the sensitivity of habitat models for wide-ranging marine predators to the resolution of environmental data. *Ecography* 40:210–220.
- Scales, K. L., P. I. Miller, C. B. Embling, S. N. Ingram, E. Pirotta, and S. C. Votier. 2014. Mesoscale fronts as foraging habitats: composite front mapping reveals oceanographic drivers of habitat use for a pelagic seabird. *Journal of the Royal Society Interface* 11:20140679.
- Schaber, M., S. Gastauer, B. Cisewski, N. Hielscher, M. Janke, M. Peña, S. Sakinan, and J. Thorburn. 2022. Extensive oceanic mesopelagic habitat use of a migratory continental shark species. *Scientific Reports* 12:2047.
- Schallenberg, C., S. Bestley, A. Klocker, T. W. Trull, D. M. Davies, M. Gault-Ringold, R. Eriksen, N. P. Roden, S. G. Sander, M. Sumner, A. T. Townsend, P. van der Merwe, K. Westwood, K. Wuttig, and A. Bowie. 2018. Sustained Upwelling of Subsurface Iron Supplies Seasonally Persistent Phytoplankton Blooms Around the Southern Kerguelen Plateau, Southern Ocean. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 123:5986–6003.
- Schorr, G. S., R. W. Baird, M. B. Hanson, D. L. Webster, D. J. McSweeney, and R. D. Andrews. 2009. Movements of satellite-tagged Blainville’s beaked whales off the island of Hawai’i. *Endangered Species Research* 10:203–213.
- Sequeira, A. M. M., M. R. Heupel, M.-A. Lea, V. M. Eguíluz, C. M. Duarte, M. G. Meekan, M. Thums, H. J. Calich, R. H. Carmichael, D. P. Costa, L. C. Ferreira, J. Fernández-Gracia, R. Harcourt, A.-L. Harrison, I. Jonsen, C. R. McMahon, D. W. Sims, R. P. Wilson, and G. C. Hays. 2019. The importance of sample size in marine megafauna tagging studies. *Ecological Applications* 29:e01947.
- Shea, E. K., and M. Vecchione. 2010. Ontogenetic changes in diel vertical migration patterns compared with known allometric changes in three mesopelagic squid species suggest an expanded definition of a paralarva. *ICES Journal of Marine Science* 67:1436–1443.
- Sieburth, J. M., V. Smetacek, and J. Lenz. 1978. Pelagic ecosystem structure: Heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions 1. *Limnology and Oceanography* 23:1256–1263.

- Siegelman, L., P. Klein, P. Rivière, A. F. Thompson, H. S. Torres, M. Flexas, and D. Menemenlis. 2020. Enhanced upward heat transport at deep submesoscale ocean fronts. *Nature Geoscience* 13:50–55.
- Siegelman, L., M. O’Toole, M. Flexas, P. Rivière, and P. Klein. 2019. Submesoscale ocean fronts act as biological hotspot for southern elephant seal. *Scientific Reports* 9.
- Simmonds, M. P., S. J. Dolman, M. Jasny, E. Parsons, L. Weilgart, A. J. Wright, and R. Leaper. 2014. Marine noise pollution-increasing recognition but need for more practical action.
- Sims, D. W., V. J. Wearmouth, E. J. Southall, J. M. Hill, P. Moore, K. Rawlinson, N. Hutchinson, G. C. Budd, D. Righton, J. D. Metcalfe, J. P. Nash, and D. Morritt. 2006. Hunt warm, rest cool: bioenergetic strategy underlying diel vertical migration of a benthic shark. *Journal of Animal Ecology* 75:176–190.
- Slade, R. W., C. Moritz, A. R. Hoelzel, and H. R. Burton. 1998. Molecular Population Genetics of the Southern Elephant Seal *Mirounga leonina*. *Genetics* 149:1945–1957.
- Slip, D. J. 1995. The diet of southern elephant seals (*Mirounga leonina*) from Heard Island. *Canadian Journal of Zoology* 73:1519–1528.
- Slip, D. J., N. J. Gales, and H. R. Burton. 1992. Body-Mass Loss, Utilization of Blubber and Fat, and Energetic Requirements of Male Southern Elephant Seals, *Mirounga-Leonina*, During the Molting Fast. *Australian Journal of Zoology* 40:235–243.
- Soberón, J., and A. T. Peterson. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species’ distributional areas.
- Sokolov, S., and S. R. Rintoul. 2002. Structure of Southern Ocean fronts at 140 E. *Journal of Marine Systems* 37:151–184.
- Sotillo, M. G., B. Mourre, M. Mestres, P. Lorente, R. Aznar, M. Garcia-Leon, M. Liste, A. Santana, M. Espino, and E. Alvarez. 2021. Evaluation of the operational CMEMS and coastal downstream ocean forecasting services during the storm Gloria (January 2020). *Frontiers in Marine Science* 8:300.
- Southall, B. L., D. P. Nowacek, P. J. Miller, and P. L. Tyack. 2016. Experimental field studies to measure behavioral responses of cetaceans to sonar. *Endangered Species Research* 31:293–315.
- Spitz, J., Y. Cherel, S. Bertin, J. Kiszka, A. Dewez, and V. Ridoux. 2011. Prey preferences among the community of deep-diving odontocetes from the Bay of Biscay, Northeast Atlantic. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 58:273–282.
- St. John, M. A., A. Borja, G. Chust, M. Heath, I. Grigorov, P. Mariani, A. P. Martin, and R. S. Santos. 2016. A Dark Hole in Our Understanding of Marine Ecosystems and Their Services: Perspectives from the Mesopelagic Community. *Frontiers in Marine Science* 3.
- Stanistreet, J. E., D. P. Nowacek, J. T. Bell, D. M. Cholewiak, J. A. Hildebrand, L. E. W. Hodge, S. M. V. Parijs, and A. J. Read. 2018. Spatial and seasonal patterns in acoustic detections of sperm whales *Physeter macrocephalus* along the continental slope in the western North Atlantic Ocean. *Endangered Species Research* 35:1–13.
- Steele, J. H. 1995. Can Ecological Concepts Span the Land and Ocean Domains? Pages 5–19 in T. M. Powell and J. H. Steele, editors. *Ecological Time Series*. Springer US, Boston, MA.

- Stewart-Koster, B., J. D. Olden, and K. B. Gido. 2014. Quantifying flow–ecology relationships with functional linear models. *Hydrological Sciences Journal* 59:629–644.
- Stommel, H. 1963. Varieties of Oceanographic Experience. *Science*.
- Sutton, T. T. 2013. Vertical ecology of the pelagic ocean: classical patterns and new perspectives: vertical ecology of the pelagic ocean. *Journal of Fish Biology* 83:1508–1527.
- Sydeman, W. J., E. Poloczanska, T. E. Reed, and S. A. Thompson. 2015. Climate change and marine vertebrates. *Science* 350:772–777.
- Tarling, G. A., S. E. Thorpe, S. Fielding, T. Klevjer, A. Ryabov, and P. J. Somerfield. 2018. Varying depth and swarm dimensions of open-ocean Antarctic krill *Euphausia superba* Dana, 1850 (Euphausiacea) over diel cycles. *Journal of Crustacean Biology* 38:716–727.
- Tarnawski, B. A., G. H. Cassini, and D. A. Flores. 2014. Skull allometry and sexual dimorphism in the ontogeny of the southern elephant seal (*Mirounga leonina*). *Canadian Journal of Zoology* 92:19–31.
- Thompson, G. A., E. O. Dinofrio, and V. A. Alder. 2013. Structure, abundance and biomass size spectra of copepods and other zooplankton communities in upper waters of the Southwestern Atlantic Ocean during summer. *Journal of Plankton Research* 35:610–629.
- Thorpe, S. A. 2004. Langmuir Circulation. *Annual Review of Fluid Mechanics* 36:55–79.
- Thuiller, W., S. Lavorel, and M. B. Araújo. 2005. Niche properties and geographical extent as predictors of species sensitivity to climate change. *Global Ecology and Biogeography* 14:347–357.
- Thums, M., C. J. A. Bradshaw, and M. A. Hindell. 2011. In situ measures of foraging success and prey encounter reveal marine habitat-dependent search strategies. *Ecology* 92:1258–1270.
- Tiselius, P., and M. Kuylenstierna. 1996. Growth and decline of a diatom spring bloom phytoplankton species composition, formation of marine snow and the role of heterotrophic dinoflagellates. *Journal of Plankton Research* 18:133–155.
- Tournier, M., P. Goulet, N. Fonvieille, D. Nerini, M. Johnson, and C. Guinet. 2021. A novel animal-borne miniature echosounder to observe the distribution and migration patterns of intermediate trophic levels in the Southern Ocean. *Journal of Marine Systems* 223:103608.
- Tran, T. K., L. Duforêt-Gaurier, V. Vantrepotte, D. S. F. Jorge, X. Mériaux, A. Cauvin, O. Fanton d’Andon, and H. Loisel. 2019. Deriving Particulate Organic Carbon in Coastal Waters from Remote Sensing: Inter-Comparison Exercise and Development of a Maximum Band-Ratio Approach. *Remote Sensing* 11:2849.
- Trudnowska, E., L. Lacour, M. Ardyna, A. Rogge, J. O. Irisson, A. M. Waite, M. Babin, and L. Stemann. 2021. Marine snow morphology illuminates the evolution of phytoplankton blooms and determines their subsequent vertical export. *Nature Communications* 12:2816.
- Turner, J., N. E. Barrand, T. J. Bracegirdle, P. Convey, D. A. Hodgson, M. Jarvis, A. Jenkins, G. Marshall, M. P. Meredith, and H. Roscoe. 2014. Antarctic climate change and the environment: an update. *Polar Record* 50:237–259.

- Turner, J. T. 2015. Zooplankton fecal pellets, marine snow, phytodetritus and the ocean's biological pump. *Progress in Oceanography* 130:205–248.
- Tyack, P. L., M. P. Johnson, W. M. Zimmer, N. A. De Soto, and P. T. Madsen. 2006. Acoustic behavior of beaked whales, with implications for acoustic monitoring. Pages 1–6. IEEE.
- Vacquié-Garcia, J., C. Guinet, C. Laurent, and F. Bailleul. 2015. Delineation of the southern elephant seal's main foraging environments defined by temperature and light conditions. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 113:145–153.
- Vacquié-Garcia, J., J. Mallefet, F. Bailleul, B. Picard, and C. Guinet. 2017. Marine Bioluminescence: Measurement by a Classical Light Sensor and Related Foraging Behavior of a Deep Diving Predator. *Photochemistry and Photobiology* 93:1312–1319.
- Vance, T. C., and R. E. Doel. 2010. Graphical Methods and Cold War Scientific Practice: The Stommel Diagram's Intriguing Journey from the Physical to the Biological Environmental Sciences. *Historical Studies in the Natural Sciences* 40:1–47.
- Venegas-Li, R., N. Levin, H. Possingham, and S. Kark. 2018. 3D spatial conservation prioritisation: Accounting for depth in marine environments. *Methods in Ecology and Evolution* 9:773–784.
- Venkataramana, V., N. Anilkumar, K. Swadling, R. K. Mishra, S. C. Tripathy, A. Sarkar, S. M. Augusta, P. Sabu, and H. U. K. Pillai. 2020. Distribution of zooplankton in the Indian sector of the Southern Ocean. *Antarctic Science* 32:168–179.
- Virgili, A., M. Authier, O. Boisseau, A. Cañadas, D. Claridge, T. Cole, P. Corkeron, G. Dorémus, L. David, N. Di-Méglio, C. Dunn, T. E. Dunn, I. García-Barón, S. Laran, G. Lauriano, M. Lewis, M. Louzao, L. Mannocci, J. Martínez-Cedeira, D. Palka, S. Panigada, E. Pettex, J. J. Roberts, L. Ruiz, C. Saavedra, M. B. Santos, O. Van Canneyt, J. A. Vázquez Bonales, P. Monestiez, and V. Ridoux. 2019. Combining multiple visual surveys to model the habitat of deep-diving cetaceans at the basin scale. *Global Ecology and Biogeography* 28:300–314.
- Virgili, A., L. Hedon, M. Authier, B. Calmettes, D. Claridge, T. Cole, P. Corkeron, G. Dorémus, C. Dunn, T. E. Dunn, S. Laran, P. Lehodey, M. Lewis, M. Louzao, L. Mannocci, J. Martínez-Cedeira, P. Monestiez, D. Palka, E. Pettex, J. J. Roberts, L. Ruiz, C. Saavedra, M. B. Santos, O. V. Canneyt, J. A. V. Bonales, and V. Ridoux. 2021. Towards a better characterisation of deep-diving whales' distributions by using prey distribution model outputs? *PLOS ONE* 16:e0255667.
- Virgili, A., M. Racine, M. Authier, P. Monestiez, and V. Ridoux. 2017. Comparison of habitat models for scarcely detected species. *Ecological Modelling* 346:88–98.
- Wang, J.-L., J.-M. Chiou, and H.-G. Müller. 2016. Functional Data Analysis. *Annual Review of Statistics and Its Application* 3:257–295.
- Watanabe, H., T. Kubodera, M. Moku, and K. Kawaguchi. 2006. Diel vertical migration of squid in the warm core ring and cold water masses in the transition region of the western North Pacific. *Marine Ecology Progress Series* 315:187–197.
- Watanabe, Y. Y., and A. Takahashi. 2013. Linking animal-borne video to accelerometers reveals prey capture variability. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110:2199.

- Webb, T. J., E. V. Berghe, and R. O’Dor. 2010. Biodiversity’s Big Wet Secret: The Global Distribution of Marine Biological Records Reveals Chronic Under-Exploration of the Deep Pelagic Ocean. *PLOS ONE* 5:e10223.
- Weimerskirch, H. 2007. Are seabirds foraging for unpredictable resources? *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 54:211–223.
- Weimerskirch, H., G. Fradet, and Y. Cherel. 1999. Natural and Experimental Changes in Chick Provisioning in a Long-Lived Seabird, the Antarctic Prion. *Journal of Avian Biology* 30:165–174.
- Whitehead, H. 2018. Sperm Whale: *Physeter macrocephalus*. Pages 919–925 in B. Würsig, J. G. M. Thewissen, and K. M. Kovacs, editors. *Encyclopedia of Marine Mammals (Third Edition)*. Academic Press.
- Wiebe, P. H., D. Chu, S. Kaartvedt, A. Hundt, W. Melle, E. Ona, and P. Batta-Lona. 2010. The acoustic properties of *Salpa thompsoni*. *ICES Journal of Marine Science* 67:583–593.
- Williams, S. M., B. J. Holmes, S. R. Tracey, J. G. Pepperell, M. L. Domeier, and M. B. Bennett. 2017. Environmental influences and ontogenetic differences in vertical habitat use of black marlin (*Istiompax indica*) in the southwestern Pacific. *Royal Society Open Science* 4:170694.
- Wilson, R., A. Steinfurth, Y. Ropert-Coudert, A. Kato, and M. Kurita. 2002. Lip-reading in remote subjects: an attempt to quantify and separate ingestion, breathing and vocalisation in free-living animals using penguins as a model. *Marine Biology* 140:17–27.
- Woolley, S. N. C., D. P. Tittensor, P. K. Dunstan, G. Guillera-Arroita, J. J. Lahoz-Monfort, B. A. Wintle, B. Worm, and T. D. O’Hara. 2016. Deep-sea diversity patterns are shaped by energy availability. *Nature* 533:393–396.
- Wunsch, C., and R. Ferrari. 2004. Vertical Mixing, Energy, and the General Circulation of the Oceans. *Annual Review of Fluid Mechanics* 36:281–314.
- Yao, F., H.-G. Müller, and J.-L. Wang. 2005. Functional Data Analysis for Sparse Longitudinal Data. *Journal of the American Statistical Association* 100:577–590.
- Yates, P., P. Ziegler, D. Welsford, S. Wotherspoon, P. Burch, and D. Maschette. 2019. Distribution of Antarctic toothfish *Dissostichus mawsoni* along East Antarctica: Environmental drivers and management implications. *Fisheries Research* 219:105338.
- Ydesen, K. S., D. M. Wisniewska, J. D. Hansen, K. Beedholm, M. Johnson, and P. T. Madsen. 2014. What a jerk: prey engulfment revealed by high-rate, super-cranial accelerometry on a harbour seal (*Phoca vitulina*). *Journal of Experimental Biology* 217:2239–2243.
- Yen, J. D. L., J. R. Thomson, D. M. Paganin, J. M. Keith, and R. Mac Nally. 2015. Function regression in ecology and evolution: FREE. *Methods in Ecology and Evolution* 6:17–26.
- Yoshino, K., A. Takahashi, T. Adachi, D. P. Costa, P. W. Robinson, S. H. Peterson, L. A. Hückstädt, R. R. Holser, and Y. Naito. 2020. Acceleration-triggered animal-borne videos show a dominance of fish in the diet of female northern elephant seals. *Journal of Experimental Biology* 223.

ANNEXES

Contenu

<i>Annexes _ Chapitre 3</i>	<i>165</i>
<i>Annexes _ Chapitre 4..</i>	<i>175</i>
<i>Annexes _ Chapitre 5.....</i>	<i>181</i>

Annexes _ Chapitre 3

Calculation of the sonar tag metrics

Intensity threshold definition:

The noise intensity threshold is set on the last meter of the sonar detection range (5 to 6 m), assuming that the entire signal in this range is ambient noise, and designated as the Background Noise Level (BNL).

The amplitude fluctuations in the signal obtained from a shadow area (i.e., area behind a target) or from out-of-range detections are essentially electronic noise. The signal amplitude X is thus noised with a Gaussian distribution function.

$$G(X) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma} \exp\left(-\frac{(X - \mu)^2}{2\sigma^2}\right)$$

where μ is the mean of the amplitude and σ the standard deviation.

The acoustic signal recorded by the sonar tag is the result of a combination of elementary signals, which can be for example caused by a strong scattering phenomenon. For the sonar tag, two signal channels of different amplitudes are considered, the sum of these constituting the acoustic signal. The signal amplitude R resulting in the sum of the channels is described as a Rayleigh law.

$$R = \sqrt{X^2 + Y^2} \quad \text{with } X \sim \mathcal{N}(0, \sigma^2) \text{ and } Y \sim \mathcal{N}(0, \sigma^2)$$

Then $R \sim \text{Rayleigh}(\sigma)$

A random sampling of the BNL is operated over the entire record, with 1000 pixels values (acoustic power) sampled over a continuous sonar record sequence of at least 10 minutes. The sizes of the samples for KER and PV records are $10 \cdot 10^7$ and $13 \cdot 10^7$ respectively. The cumulative distribution function of the Rayleigh law is fitted upon the BNL samples (Figure A3.2). The threshold is set as the acoustic power value (μPa) corresponding to the 99.9th percentile of the Rayleigh distribution (for KER and PV), allowing the discrimination between the actual target detection and the white noise in the studied range 1-1.5 m of the sonar beam.

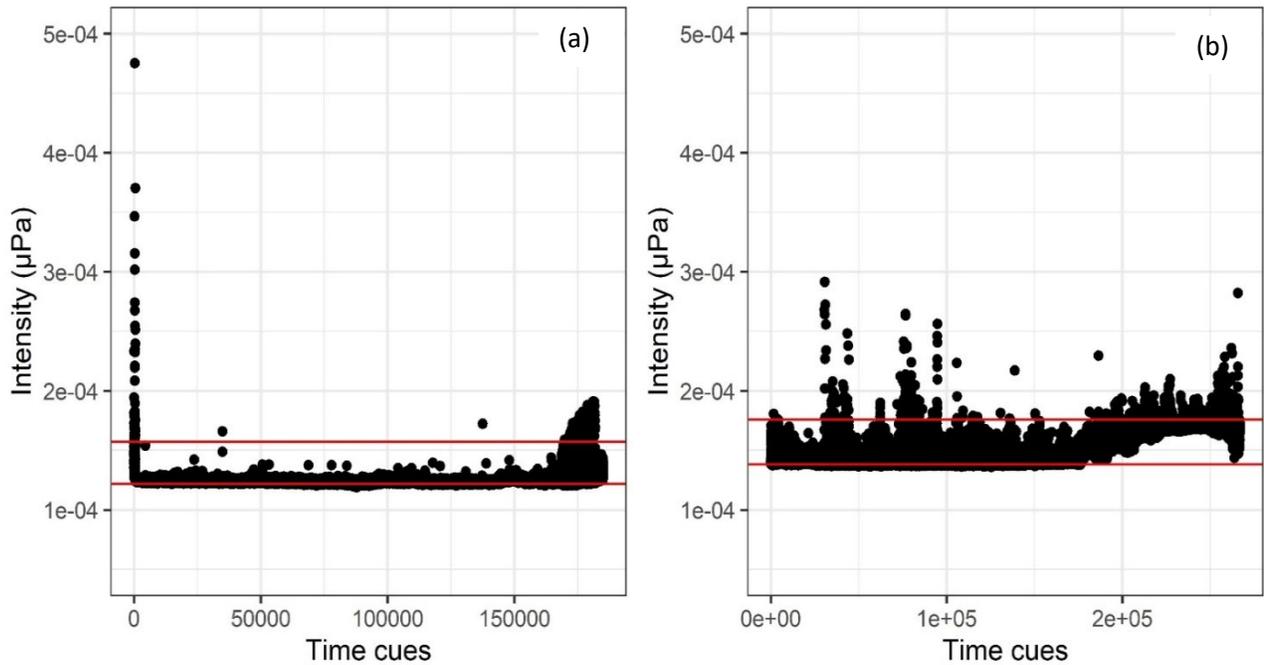


Figure A3.1: Time series of the Background Noise Level (BNL) for (a) KER and (b) PV. The interval between the red lines contains 99,9% of the sampled echoes, which are used to fit the Rayleigh distribution.

The far range of the sonar beam is unlikely to insonify target. But it could sometimes happen that the far range contains a few targets, particularly in regions with high target densities. The evolution of the background sampled values is represented in Annexe 3.1. To prevent the influence of peaks or trends in the signal, the 1 % of extreme values are removed to prevent the influence of peaks or trends in the BNL threshold calculation.

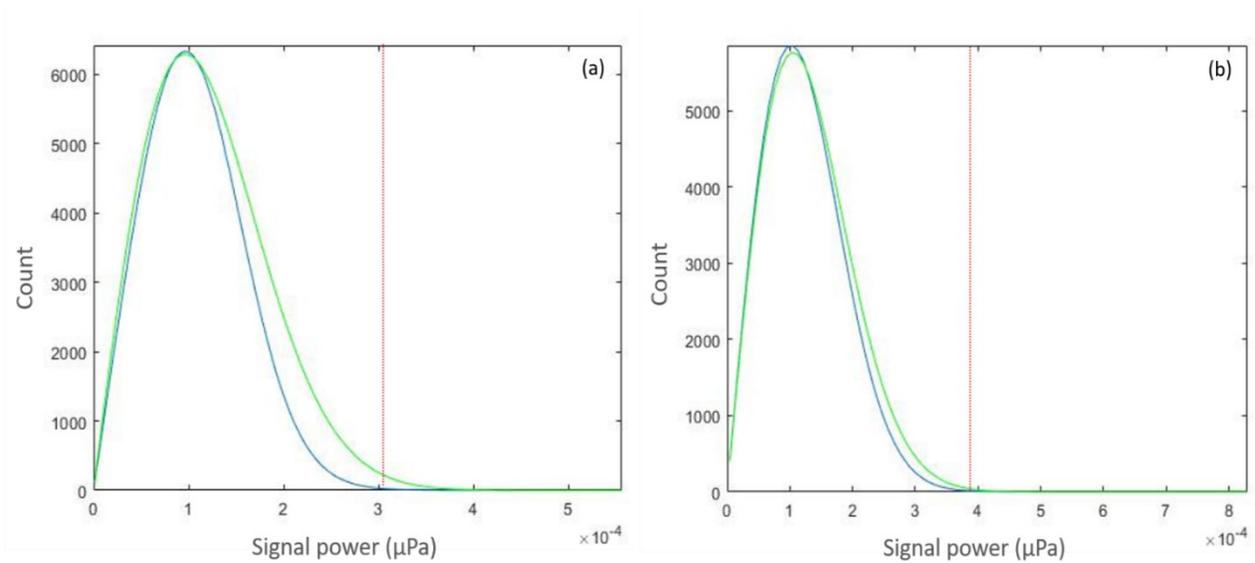


Figure A3.2: Rayleigh fit of the data for KER (a) and PV (b) Background Noise Level (BNL) sampled in the last meter of the signal range. The green line represents the density probability for a theoretical Rayleigh distribution, and the blue lines the fitted distribution of the samples. The vertical dotted red lines represent the defined threshold, set as the quantile 99,9% of the Rayleigh distribution.

Echo Intensity distribution

The echo intensity presented in figure A3.3 is expressed as the echo-integration of each ping of the records. The echo-integration is performed by summing the echo power of each 4 mm bin insonified in the range 1 m – 1.5 m.

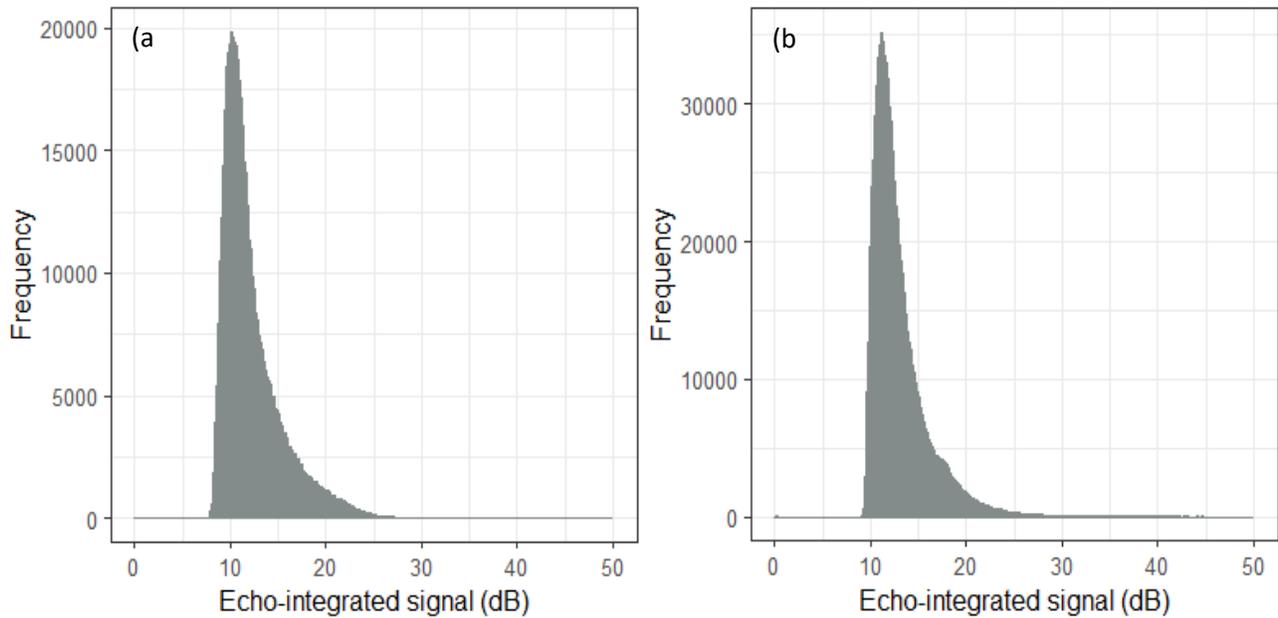


Figure A3.3: Distribution of the echo integrated intensities for (a) KER and (b) PV sonar records.

Minimum size detected

The ability of the sonar to detect small targets at the limit of the sensor resolution depends primarily on its position in the beam and the acoustic backscattering properties of its body. However, size is the most common measure to discriminate organisms, but fluid-like organisms - even of large size - cannot be observed, thus we propose a limit of detectability for small targets with high Signal-to Noise-Ratio.

The sonar was deployed simultaneously with an optical sensor (Underwater Vision Profiler UVP5) in the Mediterranean Sea for an efficient measurement of the size of the targets. The density profiles show a maximum correlation for a target size class greater than 1mm, with the same density peaks at 47.5m and 147.5m deep for both instruments (Figure A3.4). Targets identified as detritus from the UVP images contribute to a large part of the signal and suggest that they are detectable by sonar for sizes larger than 1mm.

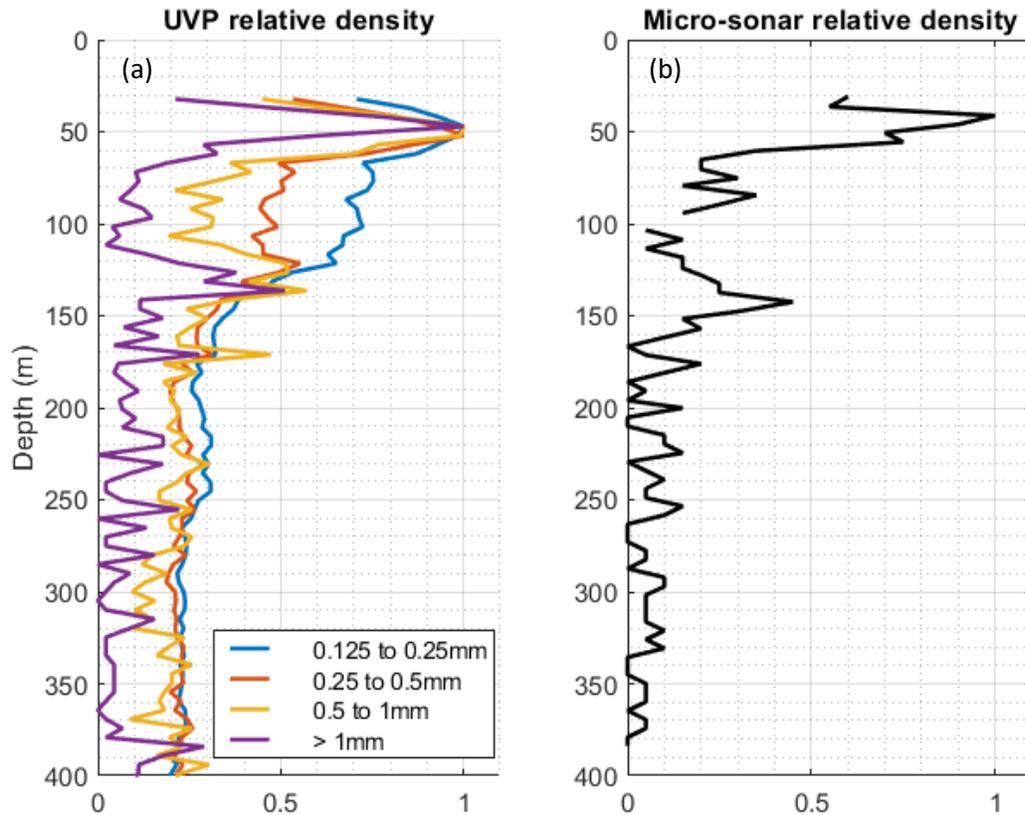


Figure A3.4: Relative density of detected targets simultaneously by (a) an Underwater Vertical Profiler (UVP) and (b) the sonar tag attached to the UVP along with a vertical profile. Colored curves represent the relative density of detected targets belonging to a specific size class.

Dives clustering:

A dive is considered when the animal is continuously deeper than 15m. After the B-spline reconstruction and the FPCA performed on the B-spline coefficients, the observations (profiles) were projected in the space of the first two PCs (Annexe 3.5). The five first components explained 98% and 91.5% of the total inertia for KER and PV respectively.

By adding or subtracting the eigenfunctions to the mean profile, one can assess the effect of the principal components on the curve shape (Annexe 3.6). For each component, if an observation is in the positive

part of the PC axis, the shape of this observation should be close to the one described by the '+' curve. Inversely, negative observations on the PC axis would have a curve close to the one described by the '-'.

Before the k -means classification, the optimal number of k clusters was determined using the Ward distance, minimizing the total within-cluster variance, on the observations. A visual assessment of the cluster tree allowed retaining 3 clusters for both KER (Annexe 3.7) and PV (Annexe 3.8).

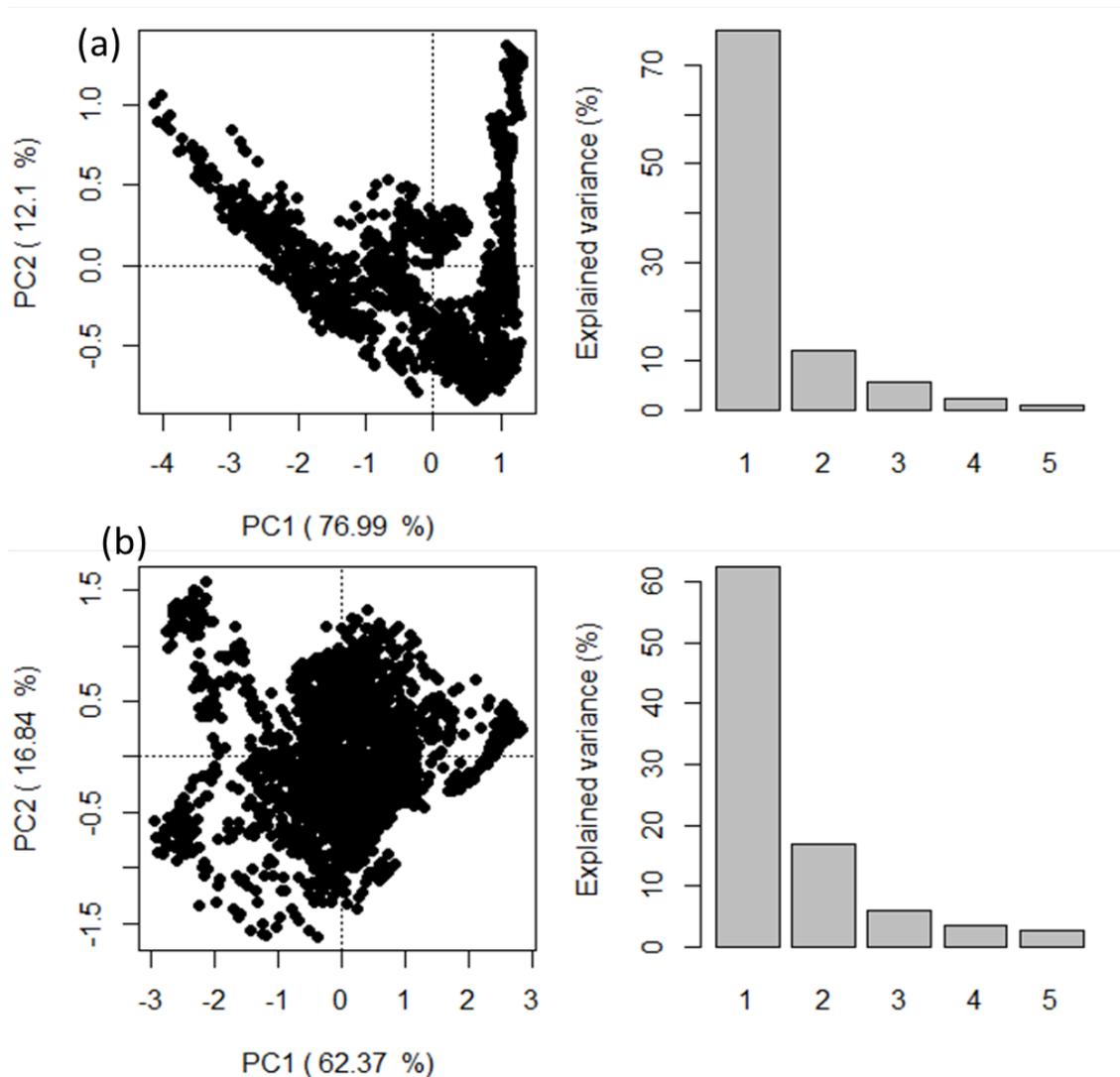


Figure A3.5: Left: Temperature-Salinity profiles represented over the space of the first two modes of the FPCA for KER (a) and PV (b). Right: Percentage of the variance explained by the first 5 eigenfunctions of the FPCA.

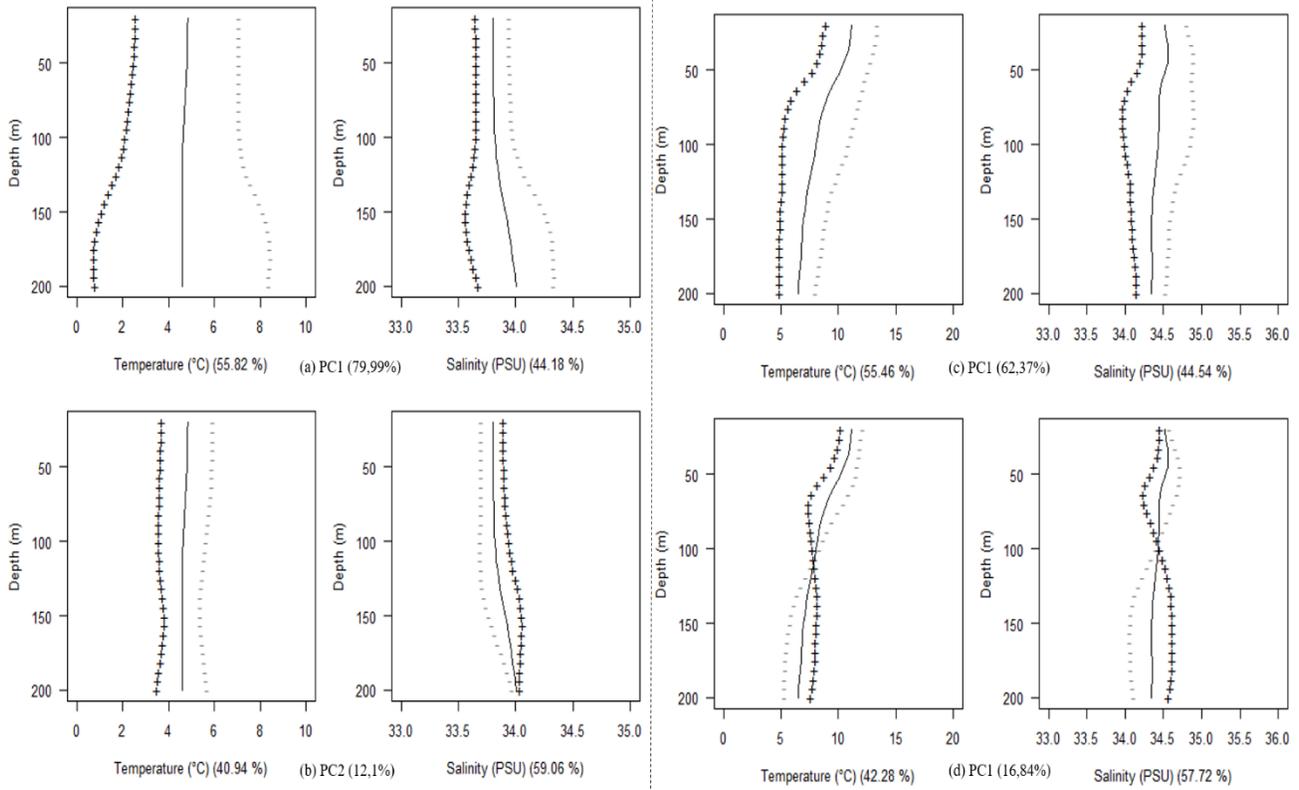


Figure A3.6: Representation of the effects of the first two eigenfunctions on temperature and salinity mean profiles, for KER (a,b) and PV (c,d). The curves show the mean profile (solid) and the effect of adding (+) and subtracting (-) the first (a,c) and the second (b,d) eigenfunctions. The percentages indicated in the x-axis label are the variance contained by each variable (T and S) for the corresponding component.

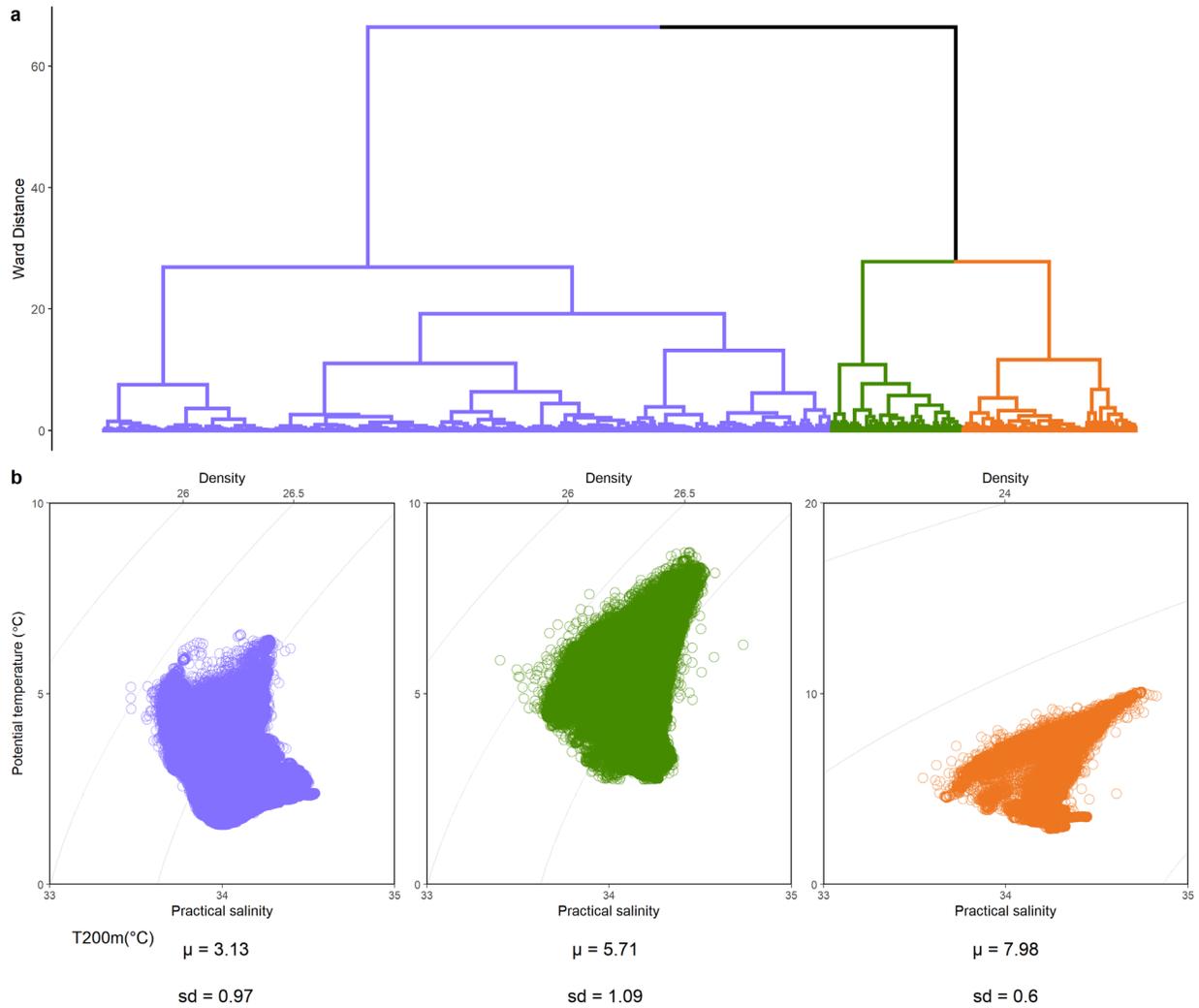


Figure A3.7: Cluster resulting of the k-means classification for KER (a). The hierarchical clustering tree, defined by the Ward distance, suggesting an optimal clustering in 3 groups: cluster 1 (purple), cluster 2 (orange), and cluster 3 (green). **(b) T-S diagrams of all profiles contained in each cluster, associated with the mean 200m-deep and the standard deviation of the temperature.**

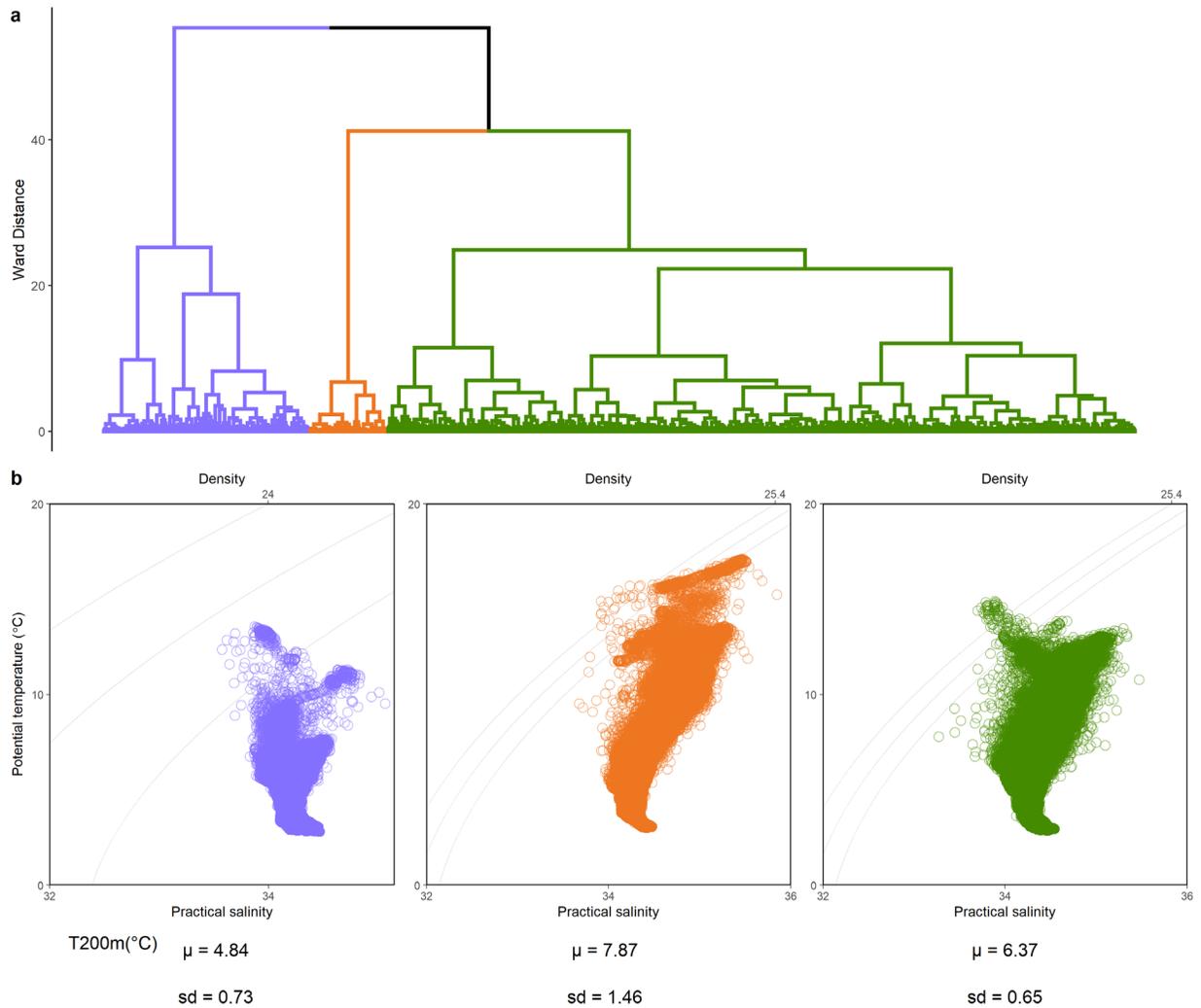
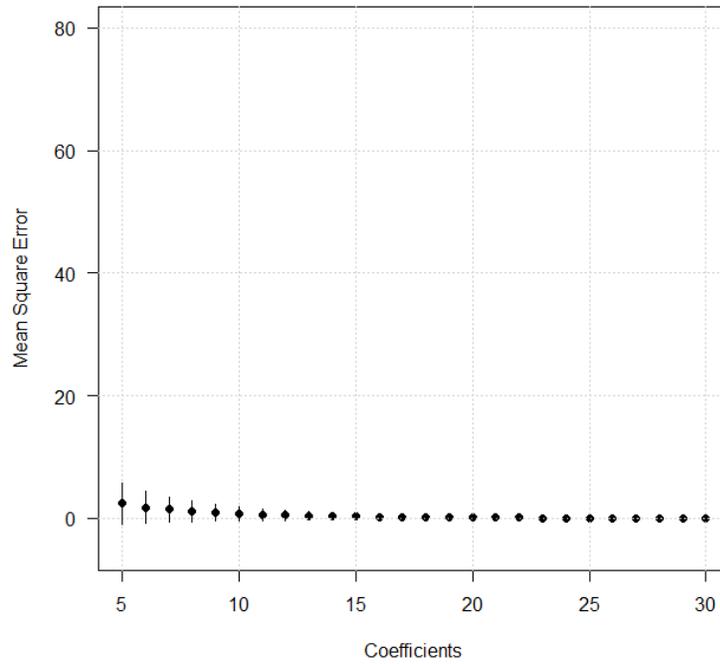


Figure A3.8: Cluster resulting of the k-means classification for PV (a). The hierarchical clustering tree, defined by the Ward distance, suggesting an optimal clustering in 3 groups: cluster 1 (purple), cluster 2 (orange), and cluster 3 (green). **(b) T-S diagrams of all profiles contained in each cluster, associated with the mean 200m-deep and the standard deviation of the temperature.**

Table A3.1: Mean temperature and salinity with standard deviations recorded at 200m deep for each water masses in both locations.

Location	KERGUELEN			PENINSULA VALDES		
Cluster (water mass)	1	2	3	1	2	3
Temperature (T200m)	3.1°C (±0.1)	5.7°C (±1.1)	8°C (±0.6)	4.8°C (±0.7)	6.4°C (±0.6)	7.9°C (±1.4)
Salinity (S200m)	33.9‰ (±0.08)	34.1‰ (±0.14)	34.4‰ (±0.1)	34.2‰ (±0.07)	34.4‰ (±0.2)	34.6‰ (±0.3)

Annexes _ Chapitre 4



Annexe A4.4 : Mean square error calculated associated on the reconstructed curves in a B-spline basis, with K basis coefficients from 5 to 30. Bars represent the standard deviations

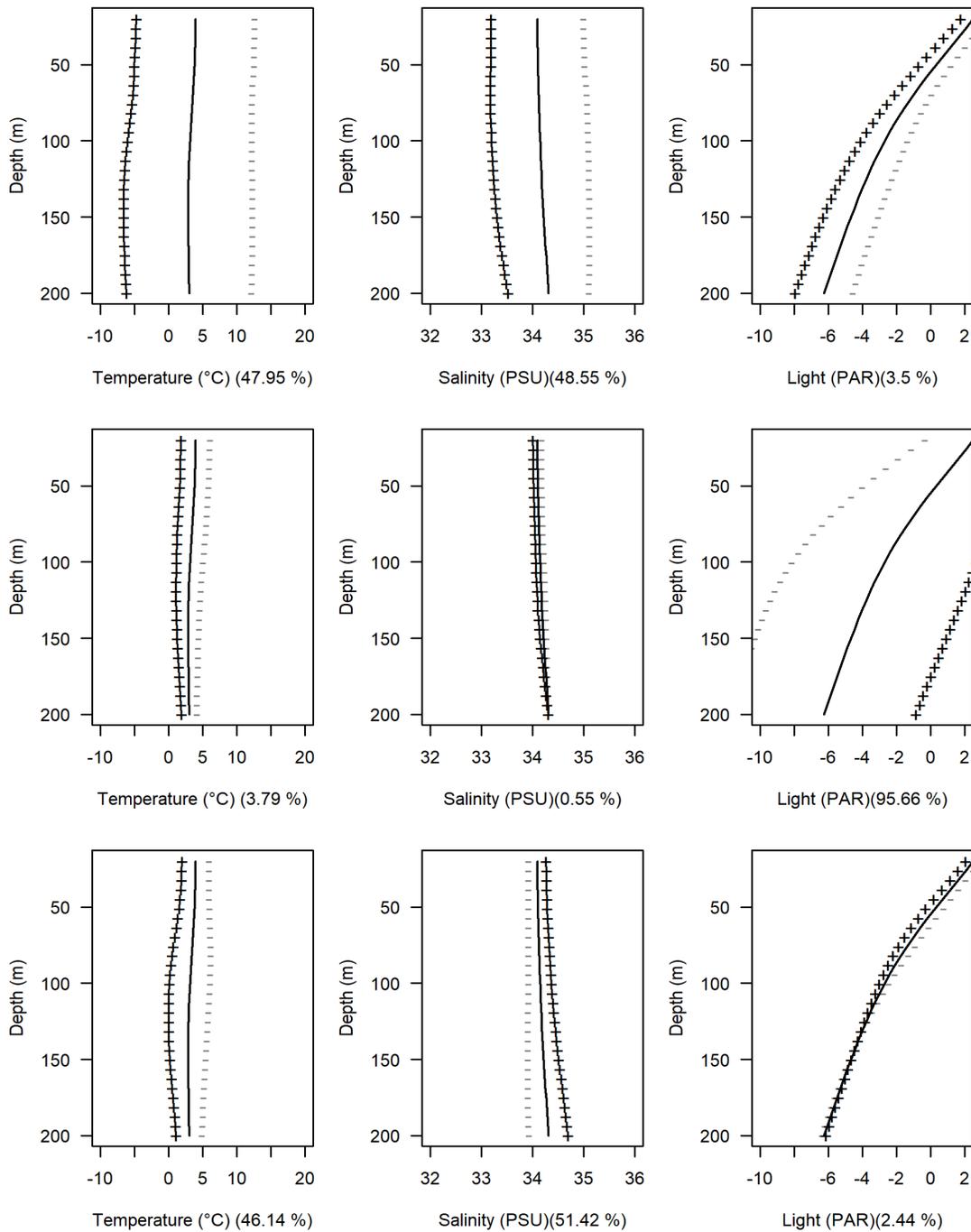


Figure A4.2: Representation of the effects of the first three vertical principal components on temperature, salinity, and light mean day profiles. The curves show the mean profile (solid) and the effects of adding (+) and subtracting (-) eigenfunctions. The percentages are the variance contained by each variable on the principal component displayed.

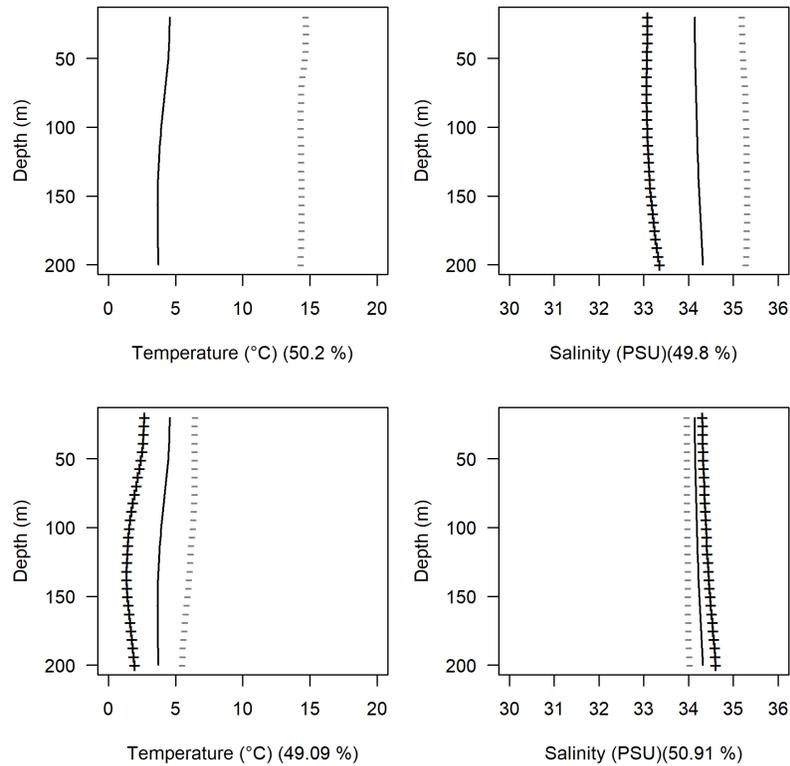


Figure A4.3: Representation of the effects of the first three vertical principal components on temperature, and salinity mean night profiles. The curves show the mean profile (solid) and the effects of adding (+) and subtracting (-) eigenfunctions. The percentages are the variance contained by each variable on the principal component displayed.

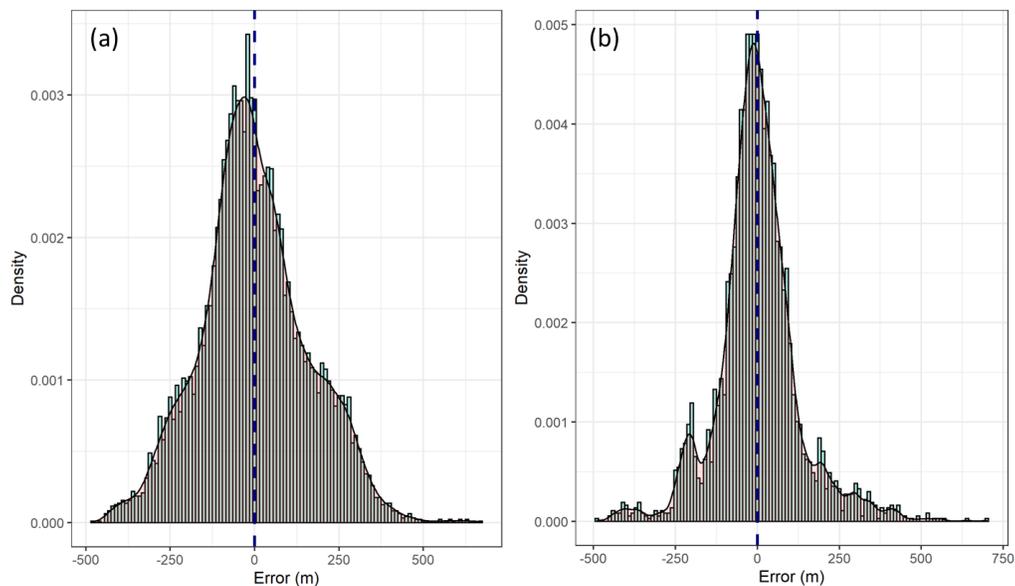
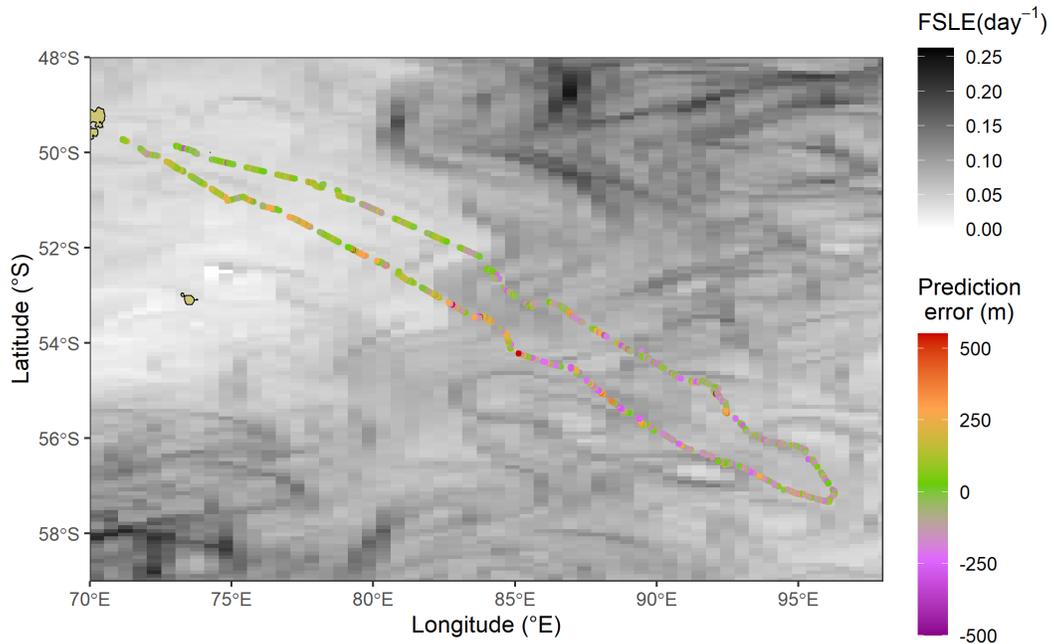
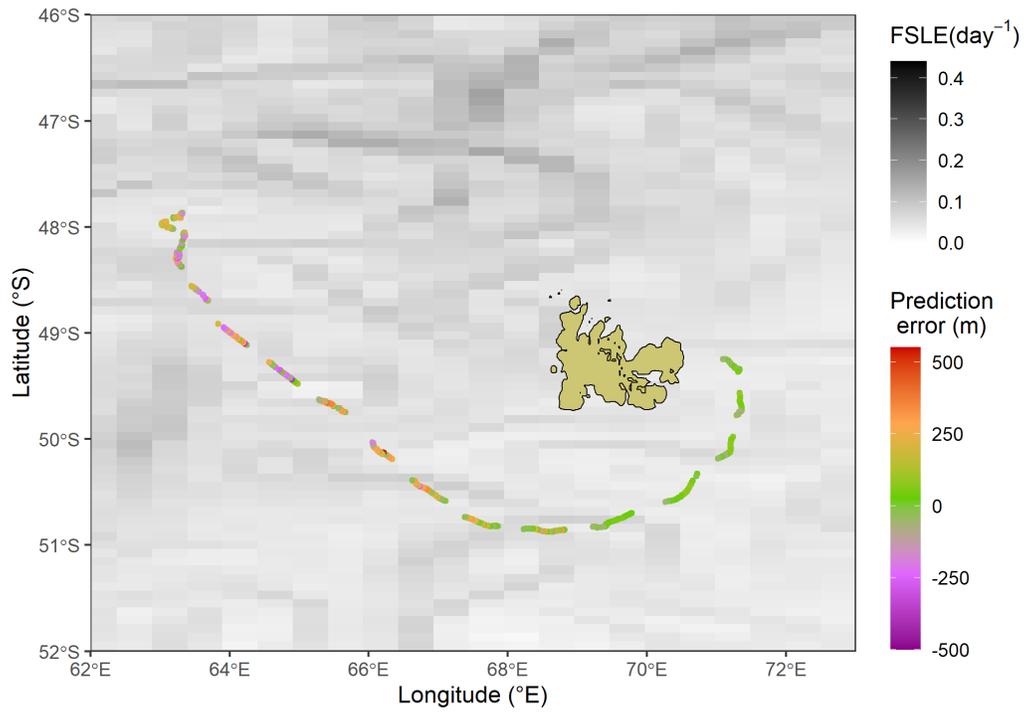
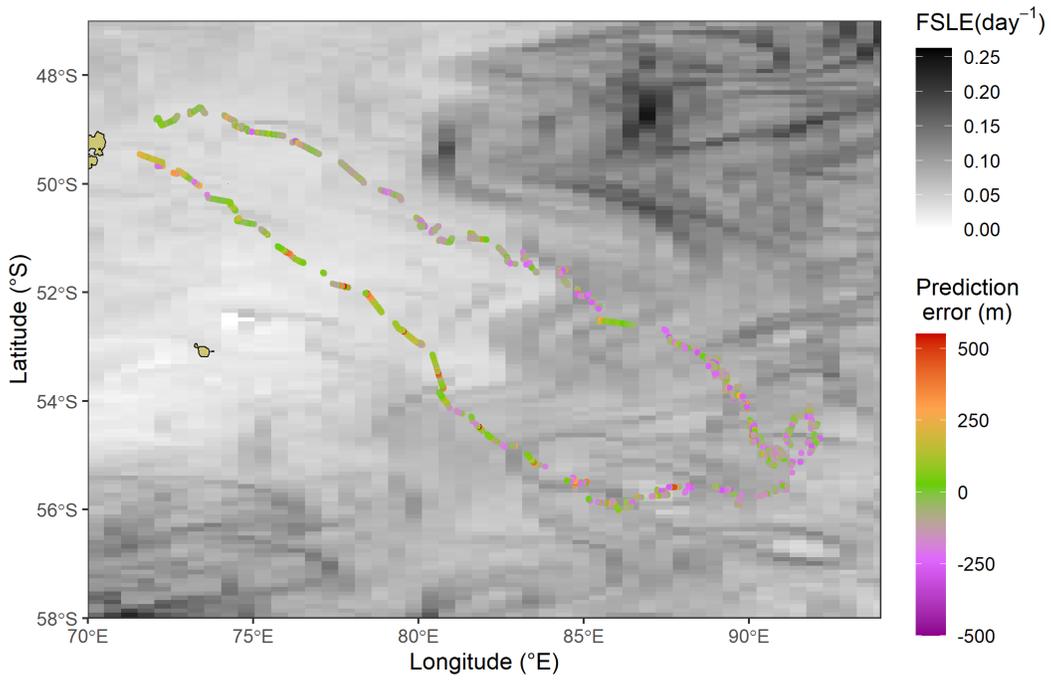
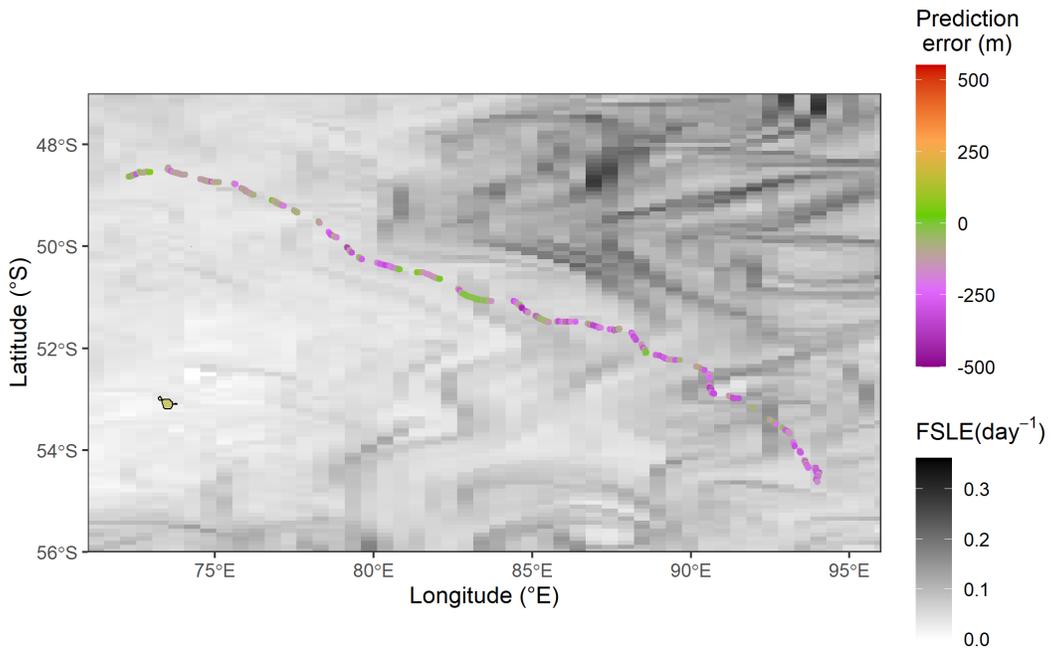


Figure A4.4: Histograms and density curves of prediction error distribution for day (a) and night (b) models.





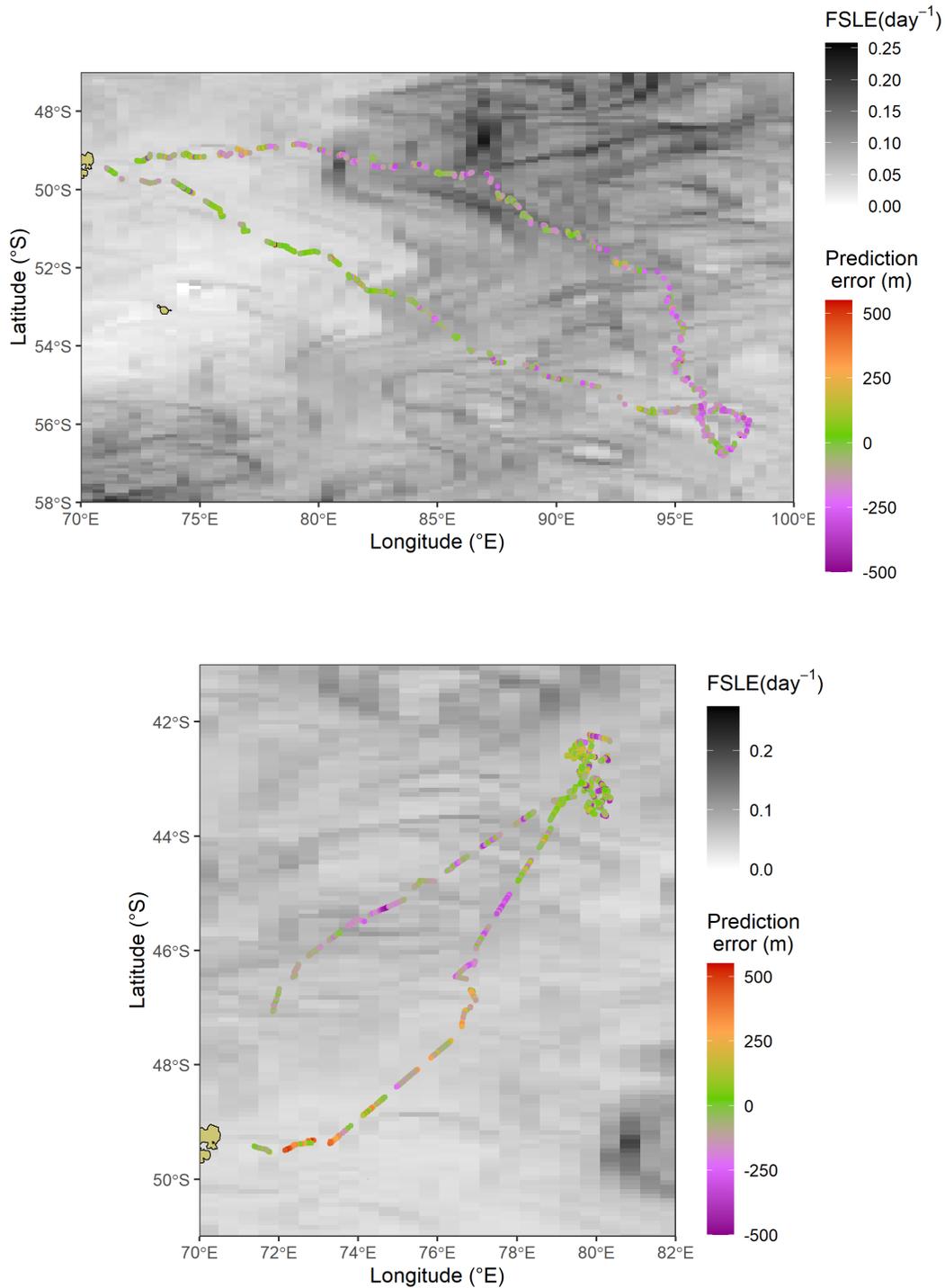


Figure A4.5: Superposition of dive depth prediction errors with average FSLE for the area visited by the six other seals during the austral summer 2019/2020, only for day periods. The background represents the average FSLE value for each 0.25° cell over the whole duration of the seal trip. The colored points represent the error of the prediction made from the functional principal component regression, with negative values indicating an overestimation and the positive values an underestimation.

Annexes _ Chapitre 5

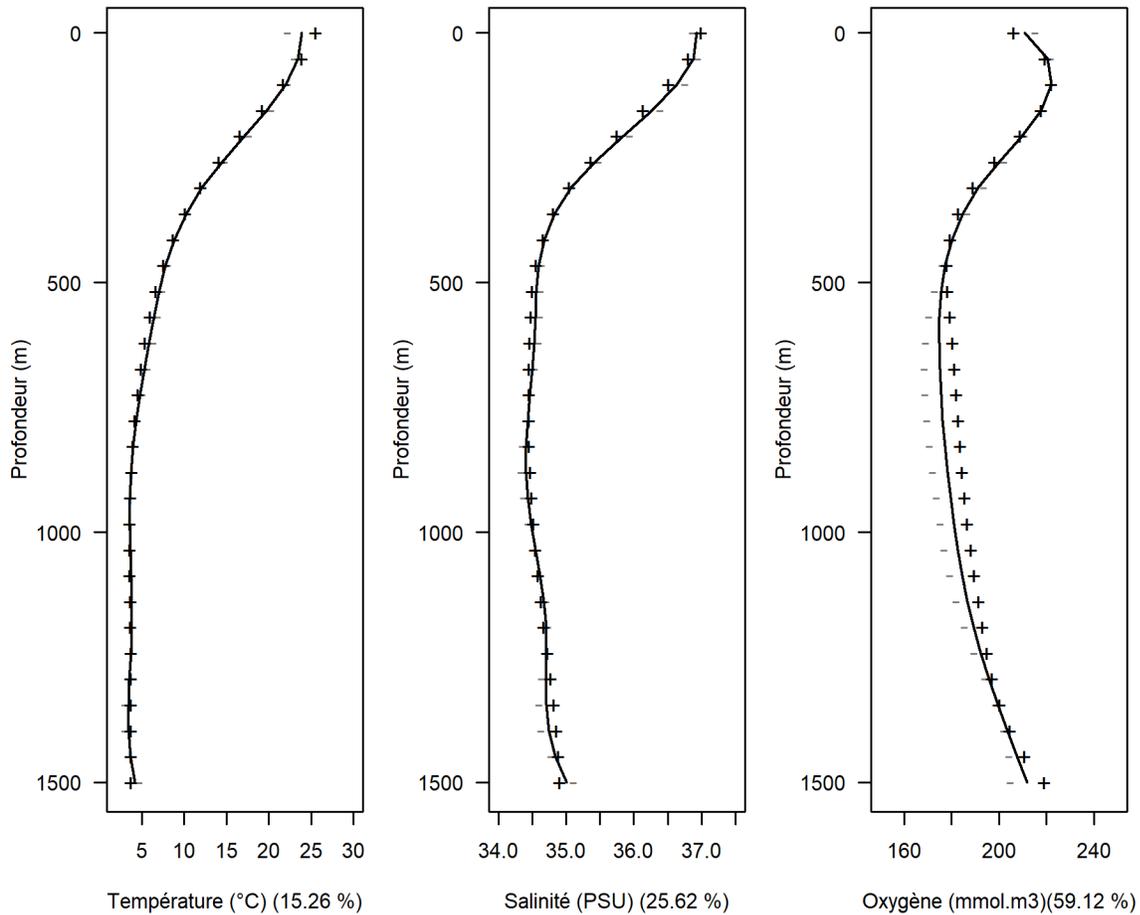


Figure A5.1 : Représentation des effets de la 1^{ère} fonction propre sur le profil moyen de température, salinité et oxygène. Les courbes représentent le profil moyen (ligne noire) ainsi que l'effet de l'ajout (+) et du soustrait (-) de la première fonction propre. Le pourcentage indiqué sur l'axe des abscisses représente le pourcentage de variance contenu dans chaque variable pour la première composante principale.

Caractérisation et modélisation de l'habitat physique et biologique vertical des mammifères marins grands plongeurs

Résumé :

Les mammifères marins grands plongeurs évoluent dans un environnement tridimensionnel dans lequel les conditions physiques et biologiques varient. Les variations de ces conditions peuvent influencer leur utilisation de la dimension verticale. Les travaux de cette thèse s'appuient dans un premier temps sur le traitement du signal acoustique échantillonné par un échosondeur miniaturisé déployé sur des éléphants de mer austraux, pour apporter une caractérisation biologique inédite de la colonne d'eau. À travers ce signal acoustique ont pu être observés des organismes des niveaux trophiques intermédiaires, mais aussi des événements d'export particulièrement importants. Pour déterminer l'influence des variables environnementales dynamiques, telles que la température ou la salinité, sur la position verticale des éléphants de mer et des baleines à bec de Blainville, nous avons proposé une approche méthodologique adaptée à l'utilisation des profils environnementaux en tant que prédicteurs, et ce en utilisant des approches d'analyses fonctionnelles. En utilisant les variables collectées *in situ* par les éléphants de mer, il en ressort que leur profondeur de plongée est effectivement influencée par les profils environnementaux. En revanche, la prédiction de la position verticale à partir du modèle construit tend à sous-estimer la profondeur à laquelle se trouvent les animaux, notamment dans les zones marquées par une forte dynamique océanique. À l'inverse, la même approche appliquée au jeu de données restreint des baleines à bec et avec variables environnementales issues de modèles océanographiques, suggère l'absence d'effet des conditions environnementales sur leur utilisation de la colonne d'eau. Sous réserve de données de résolution spatio-temporelle suffisante, la méthodologie proposée pourrait permettre l'intégration de la dimension verticale dans la conception de modèles d'habitat tridimensionnels.

Mots clés : acoustique active, sonar, analyses de données fonctionnelles, *bio-logging*, *Mirounga leonina*, *Mesoplodon densirostris*

Characterization and modeling of the vertical physical and biological habitat of deep-diving mammals

Summary:

Deep-diving mammals evolve within a tri-dimensional environment where the physical and biological conditions vary. These variations can influence their utilization of the vertical dimension. This Ph.D. thesis focuses, first, on acoustic signal analysis, the signal being sampled by a miniaturized echo-sounder deployed on southern elephant seals, and aims at biologically describing the water column. Through that acoustic signal, mid-trophic level organisms have been observed, as well as important particle export. Second, to determine the influence of dynamic environmental variables, such as temperature or salinity, on the vertical position of elephant seals and Blainville's beaked whales, we proposed a new methodology suitable for using environmental predictors described in the form of profiles by using functional analysis approaches. When using the variables obtained *in situ* by elephant seals, we show that the environmental profiles influence the depth of the dives. However, the model tends to underestimate the predicted depth of animals, mainly in areas where high oceanic dynamics are observed. When using the same approach on the restricted beaked whales' dataset, and by using environmental variables obtained from oceanographic models, we did not observe any impact of the environmental conditions on the whales' water column use. This methodological approach could allow the integration of the vertical dimension toward the development of tri-dimensional habitat modeling under the conditions that the spatial and temporal resolutions of the dataset are adequate.

Keywords: active acoustic, sonar, functional data analysis, biologging, *Mirounga leonina*, *Mesoplodon densirostris*



RÉGION
Nouvelle-Aquitaine



Centre d'Études
Biologiques de
Chizé



Centre d'Études Biologiques de Chizé
U.M.R. 7372 - CNRS
Université de La Rochelle
79360 Villiers-en-Bois

