



HAL
open science

Structuration spatiale et variabilité des écosystèmes mésopélagiques dans l'Océan Indien Sud

Lloyd Izard

► **To cite this version:**

Lloyd Izard. Structuration spatiale et variabilité des écosystèmes mésopélagiques dans l'Océan Indien Sud. Océanographie. Sorbonne Université, 2023. Français. NNT : 2023SORUS621 . tel-04524647

HAL Id: tel-04524647

<https://theses.hal.science/tel-04524647>

Submitted on 28 Mar 2024

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



THÈSE DE DOCTORAT DE SORBONNE UNIVERSITÉ

École doctorale n°129 - Sciences de l'Environnement d'Île-de-France

Spécialité : **Écologie Marine Quantitative**

Réalisée au sein du :

Laboratoire d'Océanographie et du Climat :

Expérimentations et Approches Numériques (LOCEAN)

rédigée par :

Lloyd Izard

pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE SORBONNE UNIVERSITÉ

Structuration spatiale et variabilité des écosystèmes mésopélagiques dans l'Océan Indien Sud

Thèse soutenue publiquement le 19 décembre 2023, devant le jury composé de :

M. Damien Cardinal	Professeur, Sorbonne Université	Président du jury
M. Arnaud Bertrand	Directeur de recherche, IRD MARBEC	Rapporteur
M^{me} Alice Della Penna	Maîtresse de conférences, Université d'Auckland	Rapporteuse
M^{me} Séverine Martini	Chargée de recherche, CNRS MIO	Examinatrice
M. Jean-Benoît Charrassin	Professeur, MNHN	Directeur de thèse
M. Cédric Cotté	Maître de conférences, MNHN	Co-encadrant de thèse

'... there are periods in the history of every science when a false hypothesis is not only better than none at all, but it is a necessary forerunner of, and preparation for, the true one.'

Thomas Henry Huxley (1853)



à ma famille

Remerciement

Il existe plusieurs façons de procéder : écrire les remerciements au début de la rédaction, au milieu pour faire une pause, ou à la fin. Pour ma part, je les rédige une fois ma thèse achevée et acceptée ! Ce fut une belle aventure, parsemée de doutes mais heureusement également de quelques réussites. Ce fut également trois ans de rencontres, liées aux campagnes en mer et à mes déplacements entre les laboratoires du MIO à Marseille, de l'IRD et du LEMAR à Brest, et du LOCEAN à Paris.

Je tiens d'abord à remercier les Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF) ainsi que l'ED 129 de Sorbonne Université pour avoir co-financé cette thèse. Je remercie particulièrement Capucine Pagniez et Anne-Gaëlle Verdier (TAAF) pour nos échanges et l'organisation des workshops concernant l'extension de la réserve naturelle de la zone économique exclusive de St-Paul et Amsterdam, qui ont été très enrichissants.

Je remercie chaleureusement mes rapporteurs Arnaud B. et Alice D. P. pour leur lecture attentive et intéressée de mes travaux, ainsi que pour leurs conseils avisés. J'espère pouvoir collaborer avec vous à l'avenir ! Je remercie également le président du jury, Damien C., pour toute son implication, ses conseils et son intérêt pour ma thèse, malgré des sujets de recherche (a priori) assez éloignés. Un grand merci à Séverine M. (examinatrice) d'être venue à Paris pour ma thèse, et pour nos échanges très intéressants et gratifiants le jour de la soutenance. En espérant pouvoir collaborer sur le couplage entre la bioluminescence et l'acoustique prochainement ! J'adresse également mes remerciements à Frédéric M. et Sakina D.-A. pour leurs conseils et leur suivi de mes travaux lors de mon comité de thèse.

Mes remerciements vont bien sûr à mes encadrants, Jean-Benoît C. et Cédric C., pour m'avoir permis d'effectuer cette thèse dans les meilleures conditions possibles. Merci Jean-Benoît pour ta disponibilité et ton suivi durant ces 3 années, malgré tes responsabilités de directeur de laboratoire. C'était toujours très enrichissant de pouvoir discuter et faire le point avec toi sur mes travaux, et de te faire part de mes doutes ! Merci Cédric pour ton encadrement, tes conseils, la transmission des connaissances, et pour m'avoir soutenu et encouragé lorsque, souvent, je doutais de mes analyses ou de mes résultats. Merci aussi d'avoir su appuyer là où ça fait mal (passer des résultats statistiques (complexes) à de l'interprétation d'écologie marine). Merci aussi d'avoir cru en ces méthodes statistiques, pas évidentes, mais qui, je le pense, sont pleines d'avenir pour l'acoustique active. Merci pour toute cette expérience acquise en mer (au total, environ 5 mois en mer ensemble !), qui m'a permis de découvrir la réalité du terrain et l'acquisition des données.

J'en profite pour adresser mes sincères remerciements aux différents membres d'équipage du Marion Dufresne que j'ai pu rencontrer, ainsi qu'à tous les marins et officiers qui nous ont constamment aidés à déployer du matériel en mer, peu importe les conditions météorologiques, et toujours dans la bonne humeur. Rien n'aurait été possible sans vous ! Merci aux membres de Genavir avec qui j'ai directement travaillé pour gérer le matériel acoustique à bord, notamment Nico, Seb et Vincent. Une mention spéciale pour Vinz' avec qui j'ai pu passer 3 campagnes en mer ! Et quelles campagnes... avec des 'à l'obliquial predation' à tout va... Un grand merci à Léa G., acolyte de l'Océan Austral et de la Réunion, et désormais également chez

Genavir ; merci pour ta bonne humeur communicative !

Merci aux chef.fes des missions des campagnes auxquelles j'ai pu participer : Cédric, Hélène et Catherine, Claire et Jean-Yves. Une pensée pour toutes les personnes avec qui j'ai pu naviguer : Jo', Claude, Sara S., Coco L., GuiGui, Sibylle, Laurent, Edwin, Coco B., Coco Le., Fred alias DJ bra', et son acolyte K. Goul (Fab), Manu, Elodie, Gérard, Fred V. (vive le 20-24), Arsène, Valentin T (el Presidente), Hugo, Clara P., Eric B et T, Jean-Yves T., Sylvain, Vaibhab, Clément, Hana, Léa Ben., Steve, Chris, Morgane, Bruno, Océane, Moustafa, Jean d'E., Heather, Millie, Izie, Elsa, Tommy, Marine, Marion F., Marine, Nolwenn, Virginie, le chef BG Christophe C., Léa Bel., Peter, Solana, Stéphane, Ingrid, Valentin D., Céline R., Thierry M., Héloïse, Camille, Ambroise, les commandants et second Charles, Mathieu (el ZEF), les Doc François T. & Valentin, les ziccos de Kerguelen et Crozet... et la liste est encore longue.

Merci aux collaborateurs avec qui j'ai pu travailler, principalement aux acousticiens du LEMAR : Gildas, Jérémie, Anne, Laurent, Yannick et Angelee. J'ai énormément appris à vos côtés. Merci à cette grande équipe pour vos retours, conseils, patience et explications. Rien n'aurait été possible sans vous ! Une mention particulière pour le GOAT Alejandro pour tous ces échanges passionnants sur l'acoustique et les FDA ; je te dois beaucoup ! C'était vraiment génial de pouvoir collaborer avec toi, en espérant que ça continue ! Une pensée également pour Laure, partenaire de thèse acoustique, avec qui nous avons pu partager nos souffrances de la collecte de données acoustiques ! Merci aux personnes qui m'ont accompagné, et avec qui j'ai pu longuement échanger sur les méthodes d'analyse fonctionnelles, notamment David N. et Etienne P. Ces discussions ont toujours été très enrichissantes. Merci à mes collaborateurs Francesco, Philippe K., Andeol, Boris, Rodolphe, Clara P., Valentin D., Camille M. Une mention particulière pour Eric G. ! Merci d'avoir été aussi disponible et dévoué à nos travaux ! J'ai beaucoup appris avec toi, et c'était toujours extrêmement enrichissant de discuter ensemble.

Merci aussi à toute l'équipe des doctorants du LOCEAN, avec une mention spéciale pour El Diego, Antoine, Robin R., Clara A., Adélie, Clovis, Luther, Marcellin, Mathis... Pour continuer ce tour d'horizon (incomplet), je tiens à remercier chaleureusement les collègues marseillais du MIO, et tout d'abord mes encadrants de M2, les légendes G. F. G. et Andréa. Merci tout d'abord pour m'avoir fait confiance en M2, puis de m'avoir proposé pour la thèse, et pour maintenant nos collaborations sur le projet SWOT-AdAC. Si je suis ici, c'est bien grâce à vous ! Merci à toute l'équipe du MIO pour m'avoir accueilli, même lorsque je ne faisais que passer (Roxanne - la meilleure partenaire de stage, Thomas, Marine, Marthe, Théo, Laurina, Pauline, Robin F., Hélène, Witold, Aude, Emma...) ainsi qu'aux chercheurs (Mathias G., Fréd, J-C P., Louise R., Léo B., Anne P., Stéphanie B., Lotty, Marc G., Christian T., Caro...).

Un grand merci aux amis parisiens (et amis de toujours) qui m'ont toujours accueilli malgré mes venues régulières et tardives... je vous dois beaucoup ! La porte vous est toujours ouverte à Marseille ! Merci à Jéjé, Max, Margaux, Clément, Tanguy, Maud, Mido. Une grosse pensée pour tous les collègues (de toujours aussi) de Marseille pour tous nos souvenirs ensemble : Sempe, Valou, Peio, Ludo L., Ludo J., Margaux, Ghiles, Titouan, Suzie, Morgan G., Canino, Justine, Julia, Robin, Thierry, Skok, Rémi (a man gotta do what he gotta do), Emilie, Morgane, Laury, J-C, Enzo, les

Mathieu, Rémi. . .

Enfin, une pensée émue pour ma famille qui m'a toujours soutenu et encouragé dans mes choix, et qui est venue de loin pour assister à ma soutenance de thèse ! Merci à mon père, qui aurait, j'en suis sûr, été fier de me voir finaliser ce travail.

Je termine par Nadège, que je ne pourrai jamais assez remercier pour son soutien incommensurable et constant au quotidien, et tout au long de ma thèse. Nous avons eu la chance de vivre cette expérience ensemble, de collaborer et de nous soutenir dans les moments difficiles. Merci d'avoir toujours été là pour moi et de partager ma vie. Bientôt, tu seras aussi libérée !

Bref, vous l'aurez compris, il y a beaucoup de personnes à remercier, et j'en oublie sûrement. Pour tous ceux que je n'ai pas cités : merci pour tout !

Productions scientifiques et implications durant la thèse

Productions scientifiques

- **Izard, L.**, Fonvieille, N., Merland, C., Koubbi, P., Nerini, D., Habasque, J., Lebourges-Dhaussy, A., Lo Monaco, C., Roudaut, G., d'Ovidio, F., Charrassin, J-B., and Cotté, C., *in revision*. **Decomposing acoustic signal reveals the pelagic response to a frontal system between oceanic domains.** Journal of Marine Systems.
- **Izard, L.**, Ariza, A., Fonvieille, N., Djian, V., Goberville, E., Kristiansen, A., Charrassin, J-B., and Cotté, C., *in prep*. **Large differences in the distribution of pelagic biomass as a result of sonar frequency choice.** Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences.

Contributions scientifiques

- **Izard, L.**, Couteyen, M., Libes, M., Thyssen, M., and Gregori, G., *in prep*. **Flow cytometry dataflow : from raw data files to interoperability on European Seadatanet portal (2014).**
- Annasawmy, A., **Izard, L.**, Rousselot, P., Hillion, S., Bourlès, B., and Habasque, J., *in prep*. **Spatio-temporal variability in pelagic forage fauna in the eastern tropical Atlantic.**
- Cotté, C., Ariza, A., Berne, A., Habasque, J., Lebourges-Dhaussy, A., Roudaut, G., Espinasse, B., Hunt, B.P.V., Pakhomov, E. A., Henschke, N., Péron, C., Conchon, A., Koedooder, C., **Izard, L.** and Cherel, Y., 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, p.103650.
- Tzortzis, R., Doglioli, A. M., Barrillon, S., Petrenko, A. A., **Izard, L.**, Zhao, Y., d'Ovidio, F., Dumas, F., and Gregori, G., 2023. **The contrasted phytoplankton dynamics across a frontal system in the southwestern Mediterranean Sea.** Biogeosciences, 20(16), 3491-3508.
- Fuchs, R., Thyssen, M., Creach, V., Dugenne, M., **Izard, L.**, Latimier, M., Louchart, A., Marrec, P., Rijkeboer, M., Grégori, G. and Pommeret, D., 2022. **Automatic recognition of flow cytometric phytoplankton functional**

groups using convolutional neural networks. *Limnology and Oceanography : Methods*, 20(7), pp.387-399.

- Garel, M., **Izard, L.**, Vienne, M., Nerini, D., Tamburini, C. and Martini, S., 2022. **A ready-to-use logistic Verhulst model implemented in R shiny to estimate growth parameters of microorganisms.** *bioRxiv*, pp.2022-07.
- Tzortzis, R., Doglioli, A.M., Barrillon, S., Petrenko, A.A., d'Ovidio, F., **Izard, L.**, Thyssen, M., Pascual, A., Barceló-Llull, B., Cyr, F. and Tedetti, M., 2021. **Impact of moderately energetic fine-scale dynamics on the phytoplankton community structure in the western Mediterranean Sea.** *Biogeosciences*, 18(24), pp.6455-6477.

Productions et contributions non soumises à un processus d'évaluation par des pairs

- **Izard, L.**, Djian, V., Kristiansen, A., Goberville, E. and Cotté, C., 2023. **Disentangling spatial and temporal patterns from multifrequency active acoustic data reveals pelagic structuring in the eastern sub-Antarctic region.** Working Group on Ecosystem Monitoring and Management for the Commission for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources (CCAMLR).
- Makhado, A, P. Koubbi, J.A. Huggett, C. Cotte, R. Reisinger, K.M. Swadling, C. Azarian, C. Barnerias, F. d'Ovidio, L. Gauthier, E. Goberville, B. Leroy, A.T. Lombard, L. ne Muller, A. van de Putte and workshop participants, 2023. **Ecoregionalisation of the pelagic zone in the Subantarctic and Subtropical Indian Ocean.** Working Group on Ecosystem Monitoring and Management for the Commission for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources (CCAMLR).
- Dakwa, F., Shabangu F., **Izard, L.** and Makhado, A, 2023. **Large scale pelagic acoustic ecoregionalisation in the eastern part of the Subantarctic region.** Working Group on Ecosystem Monitoring and Management for the Commission for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources (CCAMLR).
- Pagniez et al., 2021. Dossier d'opportunité pour l'extension de la Réserve Naturelle Nationale des Terres Australes Françaises.

Communications

- Annasawmy, P., **Izard, L.**, Rousselot, P., Hillion, S., Bourlès, B., and Habasque J, 2023. Présentation orale : Spatio-temporal variability in pelagic biophysical associations in the eastern tropical Atlantic. TRIATLAS and PIRATA-26 Conference. Banyuls-sur-Mer (France), 16 - 20 octobre 2023
- **Izard, L.** and Cotté, C., 2023. Présentation orale : Estimation des niveaux trophiques intermédiaires mésopélagiques, de l'écologie trophique au suivi des ressources. Journées KER-TREND. Site Atelier secteur Indien de l'Océan

Austral, auditorium de la Grande Galerie de l'Evolution (MNHN). Paris (France), 30 - 31 mars 2023.

- **Izard, L.**, ... and Cotté, C., 2022. Présentation orale : Switching off the Sun to observe the twilight zone spatial dynamics across Saint-Paul and Amsterdam Islands, Southern Indian Ocean. FAST workshop, Working Group on Fisheries Acoustics, Science and Technology. Dakar (Sénégal), 25 - 28 avril 2022.
- **Izard, L.**, ... and Cotté, C., 2022. Poster : Switching off the Sun to unravel the twilight zone structuring across a transition system. SERENADE workshop : Surveillance, Etude et Reconnaissance de l'Environnement mariN par Acoustique Discrète. Brest (France), 27 - 30 juin 2022.
- **Izard, L.**, ... and Cotté, C., 2022. Présentation orale : Switching off the Sun to unravel the twilight zone structuring across a transition system. Congrès des Jeunes Chercheur.e.s du Muséum (MNHN). Paris (France), 4 - 6 mai 2022.

Campagnes océanographiques

- THEMISTO 2021 (SWINGS), RV Marion Dufresne, du 13/01/2021 au 08/03/2021, COTTE Cédric (2021), <https://doi.org/10.17600/18001336>.
- THEMISTO 2022, RV Marion Dufresne, du 26/01/2022 au 06/03/2022, COTTE Cédric, TOULLEC Jean-Yves (2022), <https://doi.org/10.17600/18001847>.
- THEMISTO 2023, RV Marion Dufresne, COTTE Cédric (2023), du 24/01/2023 au 28/02/2023, <https://doi.org/10.17600/18002424>.

Enseignement et communication grand public

- Mission complémentaire d'enseignement (192 heures réparties sur trois ans) : Elements de programmation (L1), Statistiques et mathématiques pour la biologie (L3), Analyses de données (M1).
- Fête de la Science, Sorbonne Université, Septembre 2021.
- Nuit européenne des chercheur.e.s, Aix-Marseille Université, Septembre 2022.

Co-encadrements de stages

- Océanographie et Art (Stage de L1, Alex Chen, École et Lycée des métiers d'art et du design Auguste Renoir).
- Développement d'un réseau de neurones convolutif pour l'identification de groupes fonctionnels de phytoplancton mesurés par cytométrie en flux (Stage de M1, Maiwenn HASCOËT, École Centrale de Lyon).
- Structuration de l'écosystème pélagique de l'Océan Indien du Sud par acoustique active : une approche comparative (Stage de M2, Ines Sellak, Université du Littoral Côte d'Opale).

Résumé

L'océan Indien Sud abrite une riche diversité de milieux océaniques, de communautés pélagiques et de populations de prédateurs qui ont récemment abouti à des zones de conservation et un classement au patrimoine mondial de l'UNESCO. Cependant, des populations de prédateurs de la région ont montré des signes de déclin, probablement liés aux effets du changement climatique et à la dynamique de leurs proies. Ces dernières sont principalement composées de zooplancton et de micro-necton, qui occupent une place centrale dans les écosystèmes marins en influençant les cycles biogéochimiques et le transfert d'énergie et de biomasse le long du réseau trophique. Cependant, l'étude de leur structuration est complexe en raison de leur distribution en profondeur dans la zone mésopélagique (200-1000 m) et de leurs migrations verticales quotidiennes, en faisant l'une des zones les moins connues à l'échelle globale.

Dans cette thèse, nous utilisons l'acoustique active, qui permet de suivre ces organismes avec une haute résolution spatiale et verticale, pour étudier la structuration des écosystèmes mésopélagiques dans deux systèmes océaniques contrastés. Nous avons d'abord examiné leur réponse dans une zone de transition entre l'Océan Indien Sud et l'Océan Austral, dans la région des îles Saint-Paul et Amsterdam. Nos résultats indiquent que les migrations nyctémérales sont le principal facteur structurant verticalement les organismes pélagiques, même dans une zone de transition marquée. Trois régions ont été identifiées, cohérentes spatialement et partageant des caractéristiques environnementales et acoustiques communes. L'observation à 38 kHz (couramment utilisée en hydroacoustique) a confirmé une activité biologique accrue dans la zone subtropicale et un minimum dans la zone subantarctique. Cependant, nos analyses révèlent également une réponse acoustique distincte en fonction de la fréquence acoustique considérée, en termes de structuration verticale et de biomasse intégrée. De plus, les faibles niveaux mesurés dans l'océan Austral semblent ne pas correspondre aux fortes biomasses consommées par les importantes populations de prédateurs marins de cette région.

Ces observations illustrent une problématique liée à la détection des organismes marins et à leur résonance. Pour étudier ce phénomène, notre seconde étude s'est focalisée sur la structuration des communautés mésopélagiques à l'échelle régionale, proposant une classification des paysages acoustiques à deux fréquences permettant de sonder jusqu'à 1000 m de profondeur. Quatre régions spatialement cohérentes ont été identifiées en se basant sur la combinaison de la structuration verticale aux deux fréquences considérées. Les résultats de cette étude révèlent une inversion de la dominance de la réponse acoustique entre le 38 et le 18 kHz au niveau du front subantarctique, confortant l'hypothèse d'un changement de communauté à ces latitudes, et questionnent l'utilisation du 38 kHz comme principal descripteur des communautés mésopélagiques.

Les données acoustiques étant complexes (potentiellement multivariées, en quatre dimensions, et aux portées verticales distinctes), les travaux présentés dans cette thèse ont également contribué au développement de méthodes d'analyse fonctionnelle permettant de concilier la variabilité horizontale, verticale et temporelle de ces écosystèmes. La gestion des écosystèmes marins nécessitant une compréhension des dynamiques de ces systèmes et de la structuration des communautés qui les com-

posent, nos travaux ont également eu des échos en conservation marine ; au niveau national, en contribuant au dossier d'extension de la réserve naturelle des îles Saint-Paul et Amsterdam, puis international en contribuant à l'écorégionalisation de la zone pélagique de la région subtropicale et subantarctique de l'océan Indien Sud.

mots clés : Océan Indien Sud, écosystèmes mésopélagiques, acoustique active, analyse de données fonctionnelle

Abstract

The Southern Indian Ocean hosts diverse oceanic environments, pelagic communities, and predator populations that have recently led to the establishment of conservation areas and UNESCO World Heritage recognition. However, predator populations in this region have displayed signs of decline, likely attributed to the impacts of climate change and prey dynamics. These prey populations consist predominantly of zooplankton and micronekton, playing a crucial role in marine ecosystems by influencing biogeochemical cycles and the transfer of energy and biomass along the trophic web. Nevertheless, the study of their structuring is intricate due to their deep distribution in the mesopelagic zone (200-1000 m) and their daily vertical migrations, making it one of the least explored areas on a global scale.

In this thesis, we employ active acoustics, which provides high spatial and vertical resolution for tracking these organisms, to investigate the structuring of mesopelagic ecosystems in two contrasting oceanic systems. We initially examined their responses in a transition zone between these oceans, within the Saint-Paul and Amsterdam Islands region. Our findings indicate that nycthemeral migrations are the primary factor vertically structuring pelagic organisms, even within a pronounced transition zone. Three spatially coherent regions were identified, sharing common environmental and acoustic features. Observations at 38 kHz (commonly used in hydroacoustics) confirmed increased biological activity in the subtropical zone and a minimum in the subantarctic zone. However, our analyses also reveal a distinct acoustic response based on the acoustic frequency considered, in terms of vertical structuring and integrated biomass. Additionally, the low levels measured in the Southern Ocean appear inconsistent with the high biomasses consumed by the large marine predator populations in this region.

These observations highlight an acoustic resonance issue in the study of these organisms. To investigate this phenomenon, our second study focused on the structuring of communities at a regional scale, proposing a two-frequency acoustic landscape classification, both probing depths of up to 1000 m. Four spatially coherent regions were identified based on the combination of vertical structuring at the two considered frequencies. The results of this study reveal a shift in the dominance of acoustic responses between 38 and 18 kHz at the subantarctic front, supporting the hypothesis of a community change at these latitudes and raising questions regarding the use of 38 kHz as a main descriptor for mesopelagic communities.

Given the complexity of acoustic data (potentially multivariate, with distinct vertical ranges, and four-dimensional), the work presented in this thesis also contributed to the development of functional analysis methods to reconcile the horizontal, vertical, and temporal variability of these ecosystems. As marine ecosystem management

requires an understanding of the dynamics of these systems and the structuring of the communities within them, our work has also had implications in marine conservation. At the national level, it contributed to the extension of the Saint-Paul and Amsterdam Islands Nature Reserve, and at the international level, it contributed to the ecoregionalization of the pelagic zone in the subtropical and subantarctic region of the South Indian Ocean.

Key words : Southern Indian Ocean, mesopelagic ecosystems, active acoustics, functional data analysis

Table des matières

Productions scientifiques et implications durant la thèse

Résumé/Abstract

1	Les écosystèmes mésopélagiques : une vaste zone à forte variabilité spatiale et temporelle	1
1.1	Un vaste habitat contrasté	1
1.2	L’océan Indien Sud	2
1.3	Les écosystèmes mésopélagiques	5
1.3.1	Un peu d’histoire	6
1.3.2	Une large biodiversité...	8
1.3.3	...conduit à la biogéographie	9
1.3.4	Des patrons spatiotemporels intriqués	10
1.3.5	Migrations et impact sur les écosystèmes	12
1.3.6	Un écosystème menacé ?	13
1.4	Enjeux de conservation	13
1.5	Problématiques	15
1.6	Hypothèses et objectifs spécifiques de la thèse	16
2	L’acoustique comme moyen d’étude de la zone mésopélagique	19
2.1	Campagne océanographique ObsAustral	19
2.2	L’acoustique active	20
2.2.1	Un peu d’histoire...	20
2.2.2	... et de théorie	22
2.2.3	Importance des fréquences multiples	25
2.2.4	Potentiel de l’acoustique active...	27
2.2.5	...et ses limites	28
2.3	Données utilisées dans cette thèse	28
2.3.1	Processus de traitement de la donnée acoustique	29
2.3.2	De l’acoustique à l’écologie	31
2.4	Analyser la distribution verticale des organismes	33
2.4.1	Des échogrammes aux profils verticaux : deux visions complémentaires	34
2.4.2	Analyse de données fonctionnelles	34
2.4.3	Analyser l’intrication spatiotemporelle et multivariée	44
2.5	Application à des travaux de recherches	50
3	Réponse des écosystèmes mésopélagiques dans une zone de transition océanique	52
3.1	Contexte	52
3.2	Article	57

3.3	Introduction	58
3.4	Methods	61
3.4.1	Study area	61
3.4.2	Data acquisition	61
3.4.3	Statistics	64
3.5	Results	70
3.5.1	Multifrequency acoustic analysis	71
3.5.2	Main modes of backscatter variability	72
3.5.3	Acoustic and oceanographic context	75
3.5.4	Environmental-acoustic regions	79
3.5.5	Integrated NASC and taxa in the regions	82
3.6	Discussion	85
3.7	Conclusion	93
4	Révision de la distribution de micronecton par acoustique dans l’océan Indien Sud et l’océan Austral	95
4.1	Contexte	95
4.2	Article	99
4.2.1	Introduction	100
4.2.2	Material and methods	102
4.2.3	Results and discussion	104
4.2.4	Conclusion	111
4.3	De l’acoustique à la biogéographie	112
4.3.1	Des données acoustiques aux échobiomes	114
4.3.2	Projections climatiques	117
5	Discussion générale et perspectives	124
5.1	Discussion des résultats, méthodes et applications à la conservation	124
5.1.1	Synthèse des principaux résultats de recherche	124
5.1.2	Développement méthodologiques	130
5.1.3	Conservation	132
5.2	Perspectives	135
5.2.1	Vers une meilleure typologie acoustique	135
5.2.2	Modélisation dynamique : considérer l’intrication spatiotemporelle	138
5.2.3	Interactions trophiques	140
5.2.4	Dynamique à fine échelle	145
5.3	Conclusion	147
6	Annexes	149
	Supplementary Material Chapter 3	150
	Supplementary Materials Chapter 04	155
	Article EMM CCAMLR	165

Chapitre 1

Les écosystèmes mésopélagiques : une vaste zone à forte variabilité spatiale et temporelle

1.1 Un vaste habitat contrasté

L'océan recouvre 71 % de la surface de la planète Terre ([Costello et al., 2010](#)). Avec une profondeur moyenne de 3800 mètres, il s'agit du biome le plus vaste, offrant un volume habitable 900 fois supérieur à celui des écosystèmes terrestres ([Costello and Chaudhary, 2017](#)). C'est un ensemble d'habitats interconnectés, dont on peut apprécier l'étendue grâce à la représentation de [Spilhaus](#), proposée en 1942 ([Figure 1.1](#)).

Cette immense étendue d'eau abrite la majorité de la biomasse animale sur Terre ([Bar-On et al., 2018](#)), mais sa répartition n'est pas uniforme. L'océan global n'est lui-même pas homogène. On le sépare conventionnellement en cinq océans majeurs : l'océan Pacifique, l'océan Atlantique, l'océan Indien, l'océan Arctique et l'océan Austral. Ces séparations reflètent à la fois des systèmes isolés par des continents et des propriétés hydrologiques, biogéochimiques et écologiques distinctes, voire très contrastées.



FIGURE 1.1 – Carte composite de l'océan global. Projection proposée par [Spilhaus \(1942\)](#). Modifiée d'après source originale : [le-cartographe.net](#), consulté le 13/09/2023.

1.2 L'océan Indien Sud

La zone d'étude de cette thèse se situe à la jonction de deux systèmes océanographiques distincts, l'océan Austral et le sud de l'océan Indien, que nous désignerons sous le nom "océan Indien Sud" ([Figure 1.2](#)). Cette région présente des gradients hydrologiques et biogéochimiques importants, tant en latitude qu'en longitude, offrant d'excellentes conditions pour étudier l'impact des systèmes océanographiques et leur évolution, sur la structuration des écosystèmes marins.

Au nord de la zone d'étude s'étend l'océan Indien, le troisième plus grand océan du monde en termes de superficie (environ 75 000 000 km²). Il constitue la plus grande réserve d'eau chaude de la Terre, dont l'interaction avec l'atmosphère joue un rôle essentiel dans la régulation du climat à l'échelle régionale et mondiale ([Schott et al., 2009](#)). Au sud, l'océan Austral possède une position centrale dans la circulation globale des océans, en connectant les différents bassins océaniques ainsi que les eaux de surface aux eaux profondes. Notamment, la pompe physique à carbone contri-

bue largement à faire de l’océan Austral le plus grand puits de CO₂ de l’ensemble de l’océan mondial (Sabine et al., 2004). L’océan Austral joue également un rôle essentiel dans l’absorption et le stockage de chaleur (Sallée, 2018).

La transition entre ces deux systèmes océanographiques est caractérisée par la présence du Courant Circumpolaire Antarctique (ACC), qui s’écoule d’ouest en est autour du continent Antarctique. L’ACC est marqué par de nombreux gradients latitudinaux, nommés fronts océaniques, qui le divisent en plusieurs branches, provoquant des transitions abruptes dans les propriétés des masses d’eau (Anilkumar et al., 2007; Park et al., 2019; Pauthenet et al., 2019). Les principales branches de la zone d’étude sont le Front SubAntarctique, le Front Polaire ainsi que le Courant de retour des Aiguilles qui transporte des eaux vers l’est à la suite de la réflexion du Courant des Aiguilles à la pointe du l’Afrique du Sud (Lutjeharms, 2006).

D’un point de vue biogéochimique, il existe deux gradients distincts - un latitudinal et un zonal. Le premier, orienté nord-sud dans l’océan Indien, est caractérisé par un gyre oligotrophe, c’est-à-dire une région comprenant des niveaux de nutriments limités et une concentration en chlorophylle-*a* de surface inférieure à 0.07 mg m⁻³ (Polovina et al., 2008). L’océan Austral est lui caractérisé par un système High Nutrient Low Chlorophyll (HNLC) en raison de la limitation de la croissance du phytoplancton par les micronutriments sur une grande partie des eaux pélagiques (Strzepek et al., 2011). Les zones frontales entraînent la remontée de nutriments (Lévy et al., 2018), favorisant la production primaire par le phytoplancton avec des répercussions sur les niveaux trophiques intermédiaires. Ces différences ont un impact significatif sur les écosystèmes pélagiques de la région, entraînant des variations dans les populations de phytoplancton. Les grands gyres océaniques abritent principalement des populations de picophytoplancton dans le gyre oligotrophe au nord de la zone d’étude. Dans l’océan Austral, la communauté de phytoplancton est dominée par le microphytoplancton, principalement dans les zones où la fertilisation en fer se produit, par exemple, en aval des îles, près de l’Antarctique et dans les zones de fronts. Cette domination ne se retrouve pas dans l’ensemble du bassin et est potentiellement soumise à une forte saisonnalité (Ehnert and McRoy, 2007; Uitz et al., 2009; Naik et al., 2020). En conséquence, la productivité primaire varie considérablement entre le nord et le sud de la région. D’un point de vue zonal, la production primaire la plus élevée se produit en conjonction avec l’effet de masse des îles, liée à l’apport en fer (Blain et al., 2007; Ardyna et al., 2017). Ce fer enrichit les eaux de surface et est dispersé plus en aval par l’ACC (d’Ovidio et al., 2015).

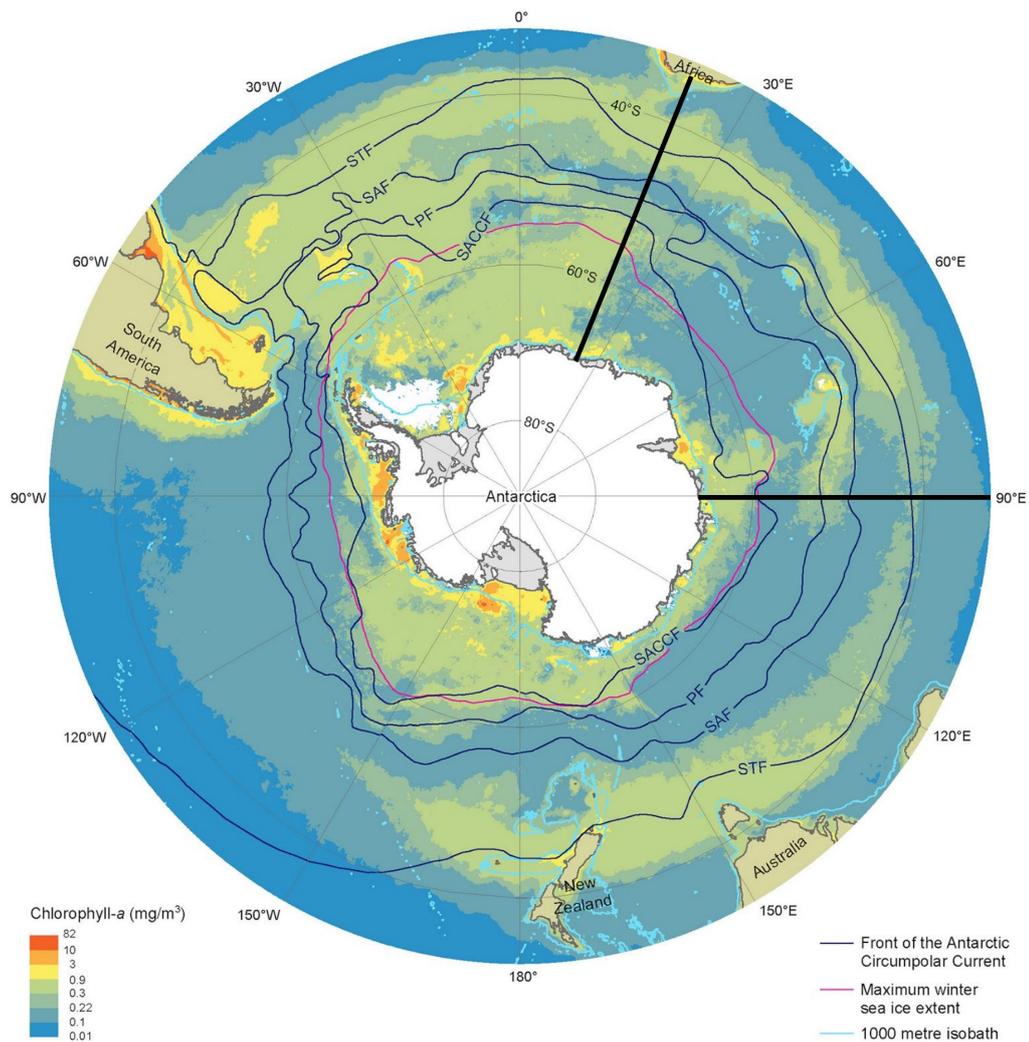


FIGURE 1.2 – Concentration estivale de chlorophylle-*a* de surface dans l’océan Austral (modifié d’après [Deppeler and Davidson, 2017](#)). Estimations réalisées à partir du satellite Aqua (MODerate-resolution Imaging Spectroradiometer) entre 2002/03 et 2015/16. La résolution est de 9 km. Les lignes noires représentent les positions des fronts d’après [Orsi et al. \(1995\)](#) : STF (Front Subtropical) ; SAF (Front SubAntarctique) ; PF (Front Polaire) ; SACCF (Front du Courant Circumpolaire Sud-Antarctique). La ligne rouge représente l’étendue maximale de la glace de mer moyennée sur les saisons d’hiver 1979/80 à 2007/08. Les lignes bleues claires représentent l’isobathe 1000 m de profondeur (General Bathymetric Chart of the Oceans, version 20150318). La zone d’étude de cette thèse s’étend de la pointe d’Afrique du Sud ($\sim 25^\circ\text{E}$) à $\sim 90^\circ\text{E}$ (lignes noires).

Cette région est en effet marquée par la présence du plateau de Kerguelen et d’îles subantarctiques comprenant (d’ouest à est) les îles Marion et Prince-Edward, les archipels Crozet et Kerguelen, et les îles Heard, Saint-Paul et Amsterdam. Elles revêtent une grande importance en tant que sites de nidification et de reproduction pour les oiseaux et les mammifères marins, tout en servant de zones de frayères pour les poissons. Cette (méga)faune représente un patrimoine naturel exceptionnel qui compte parmi les plus grandes colonies de manchots au monde, ainsi que des espèces endémiques telles que l’albatros d’Amsterdam. Un certain nombre des prédateurs de cette région sont de grands plongeurs et souvent de grands migrants, passant

de longues périodes en mer et parcourant parfois des milliers de kilomètres pour atteindre leurs zones de nourrissage. Le suivi du déplacement de ces prédateurs dans l’océan Austral a conduit à l’identification d’Aires d’Écologie Significative (AES, [Hindell et al., 2020](#)). L’une de ces AES englobe les îles subantarctiques mentionnées précédemment. Dans cette zone, certaines populations de prédateurs montrent des signes de déclin, tel que les manchots royaux de l’île aux Cochons (Archipel de Crozet, [Weimerskirch et al., 2018](#)) ou de l’Archipel de Kerguelen ([Brisson-Curadeau et al., 2023](#)). Une partie de ces déclins peut être attribuée à une réduction de la disponibilité de leurs proies ([Péron et al., 2012](#)). Les proies des prédateurs font partie du réseau trophique intermédiaire, dont la plupart (poissons, zooplancton et crustacés) évolue, en tout ou en partie de leur cycle de vie, dans les zones pélagiques profondes où moins de 1 % de la lumière solaire parvient à pénétrer : la zone mésopélagique.

1.3 Les écosystèmes mésopélagiques

Une bonne définition de l’écologie serait l’étude de la distribution et de l’abondance des organismes ainsi que des interactions entre eux et avec leur milieu ([Haeckel, 1866](#)) ; c’est la science des écosystèmes, terme introduit par Tansley, 1935. Dans le cadre de cette thèse, nous nous focaliserons sur les écosystèmes de haute mer, dits pélagiques, en opposition aux systèmes côtiers ou benthiques. La particularité de ces écosystèmes réside dans leur vaste étendue horizontale (plusieurs centaines/milliers de km²) et un environnement en perpétuel mouvement ([Richardson, 1980](#)).

Conventionnellement, l’océan est séparé verticalement en quatre couches principales ([Sutton, 2013](#)). La zone épipélagique s’étend de la surface à 200 m de profondeur. Dans cette zone, le niveau d’irradiance permet la production primaire par photosynthèse par les organismes autotrophes. La concentration en phytoplancton et la turbidité de l’eau peuvent impacter la pénétration de la lumière, qui diminue jusqu’à ~200 m de profondeur ; profondeur où 1 % de l’irradiance de surface persiste. Les paramètres physico-chimiques de cette zone ont tendance à être plus variés, avec notamment des fluctuations saisonnières de température et des variations quotidiennes d’irradiance liées à l’alternance entre le jour et la nuit. La zone mésopélagique s’étend à des profondeurs allant de 200 à 1000 m de profondeur. La pénétration de la lumière est atténuée ce qui empêche le processus de photosynthèse mais la faible lumière qui pénètre dans cette zone permet à certains organismes (e.g. poissons mésopélagiques) de capter les variations lumineuses entre le jour et la nuit. Cette faible lumière lui

vaut son nom en anglais : la twilight zone (zone de crépuscule). Même si la température décroît, les conditions environnementales y sont généralement plus stables et les courants plus lents (Robinson et al., 2010). La zone bathypélagique, située au-delà de 1000 m et jusqu'à 100 m du fond, se caractérise par une absence de variation de lumière, et une faible variation de température et de salinité. Enfin, en miroir de la zone de surface, une faune benthique est associée au fond de l'océan.

Il convient de noter que cette séparation verticale de l'océan est une convention acceptée mais discutée dans la littérature, avec l'émergence d'observations indiquant que ces délimitations peuvent varier en fonction des provinces océaniques (Reygondeau et al., 2018). L'application de méthodes statistiques pour identifier les limites supérieures et inférieures de la couche mésopélagique a confirmé que ces profondeurs varient, tout en renforçant la précision de la concentration de carbone mésopélagique d'une région à l'autre (Fuchs et al., 2023). Si cette séparation verticale est principalement définie par des paramètres physico-chimiques, la prise en compte de processus écologiques pourrait aider à mieux caractériser la délimitation de cette zone (Robinson et al., 2010). Un changement de paradigme important est la considération de ces strates verticales, qui ne sont plus vues comme des structures isolées les unes des autres, mais bien comme des compartiments interconnectés. Ainsi, une approche pertinente recommandée dans la littérature est de considérer "la colonne d'eau dans son ensemble" (Sutton, 2013) et c'est un point essentiel de l'approche statistique développée dans ce travail de thèse. Notamment, nous nous intéressons à la distribution d'organismes en interaction entre la zone mésopélagique et la zone épipélagique.

Notons qu'il y a 150 ans, différents travaux soutenaient l'hypothèse selon laquelle ces zones profondes de l'océan étaient dépourvues de vie. Depuis, nous savons que cet espace abrite une biomasse importante d'organismes, notamment pour les poissons mésopélagiques (Tollefson, 2020). Comment ? un petit détour historique s'impose.

1.3.1 Un peu d'histoire

L'étude de la distribution des organismes, et la découverte de nouvelles espèces, est souvent associée aux grandes expéditions d'exploration du monde. En 1818, John Ross entreprend de trouver un passage dans la baie de Baffin (Arctique) pour la Couronne d'Angleterre. En sondant le fond des océans, son équipage remonte des organismes échantillonnés à plus de 1000 m de profondeur, dont des annélides et des étoiles de mer (Ross, 1819). En raison de controverses auxquelles certains membres

de l'expédition ont été mêlés lors de leur retour au Royaume-Uni ([Anderson and Rice, 2006](#)), ces observations n'ont pas eu la retombée escomptée au sein de la communauté scientifique.

Quelques décennies plus tard, au milieu du XIXe siècle, une expédition dans la mer Egée est organisée pour étudier la distribution verticale des organismes marins en relation avec différents habitats. Fort de son expertise, on confie la direction de la mission scientifique à Edward Forbes, pionnier dans l'étude de la distribution spatiotemporelle des organismes et reconnu comme le naturaliste le plus novateur et accompli de son époque ([Thomson, 1873](#)). Suite à plusieurs années d'échantillonnage, il observe que l'abondance d'organismes et de plantes diminue avec la profondeur, ce qui va le conduire à émettre l'hypothèse selon laquelle l'océan serait azoïque ("sans vie") au-delà de 550 m de profondeur ([Forbes, 1844](#)). Au vu des conditions environnementales à ces profondeurs -température plus basse, pression plus élevée et faible luminosité- cette hypothèse, en son temps, est crédible. Malgré de nombreuses observations venant la contredire -en amont et aval de sa proclamation- il fallut 25 ans pour que cette théorie soit définitivement réfutée. La théorie de Forbes a permis d'ouvrir la voie à la recherche sur la vie marine profonde, mais a également mis en lumière une réticence des scientifiques contemporains à accepter les évidences contredisant la théorie ([Anderson and Rice, 2006](#)).

En ces temps, les naturalistes se demandaient, au vu de la complexité liée à l'étude de ces profondeurs, s'ils allaient réussir à déployer des instruments en mer permettant d'atteindre le pélagique profond (e.g. "bouteille marine", thermomètres) et enfin répondre à la question : La vie est-elle absente des profondeurs? ([Thomson, 1873](#)). L'histoire répondra par la négative à cette question, notamment grâce à des avancées technologiques qui permettront d'augmenter considérablement le nombre d'observations d'organismes benthique situés au-delà de 1000 m de profondeur. Un événement déterminant fut l'expédition du HMS Challenger (1872-1876) qui permit de réfuter définitivement l'hypothèse de Forbes et au cours de laquelle le chef scientifique de l'expédition C. W. Thompson, conclut que "la vie animale est présente au fond des océans, à toutes les profondeurs". Ces décennies virent l'apparition des premiers travaux décrivant certaines caractéristiques morphologiques permettant aux organismes d'évoluer dans cet environnement qui semble de prime abord hostile à la vie ; et comment la chute d'organismes morts de l'océan supérieur soutient la vie à ces profondeurs ([Moseley, 1880](#)), généralement désignés aujourd'hui sous le nom de "neige marine". Cependant, C. W. Thompson écrira également "qu'il y a toutes les

raisons de croire que la faune de l'océan profond est confinée principalement à deux profondeurs, une proche de la surface et l'autre proche et sur le fond, laissant une zone intermédiaire dans laquelle les formes d'organisme les plus grandes, vertébrés et invertébrés, sont quasiment ou entièrement absentes." (Thomson, 1878).

Grâce aux avancées technologiques des 145 ans qui ont suivi, et à l'augmentation constante du nombre d'observations, nous savons aujourd'hui que la vie marine s'étend à toutes les strates de l'océan pélagique, et qu'une faune a évolué pour s'adapter à chacune de leurs caractéristiques physico-chimiques (Sutton, 2013).

1.3.2 Une large biodiversité...

Nous avons souligné que la majeure partie de la biomasse animale sur Terre se trouve dans les milieux marins. La zone mésopélagique abrite une grande diversité faunistique (Figure 1.3), telle que des calmars, de petits poissons (e.g. Myctophidae ou poissons lanternes), des crustacés et diverses formes de vie gélatineuses (Murray and Hjort, 1912), mais son inventaire taxonomique est loin d'être complet (Webb et al., 2010). Les espèces marines ne représentent que 15 % de la biodiversité totale de la planète (Grosberg et al., 2012), cependant, la découverte de nouvelles espèces marines est supérieure à celles terrestres depuis 70 ans, ce qui pourrait inverser cette tendance (Costello et al., 2012).

Le micronecton, organismes nageant activement et dont la taille varie de ~ 2 à 20 cm (Kloser et al., 2009), appartiennent aux niveaux trophiques intermédiaires des écosystèmes marins. Dans le cadre de cette thèse, nous nous focaliserons sur la distribution du micronecton au sens large, englobant également deux classes de taille de zooplancton (Steinberg and Landry, 2017) - plancton animal capable d'ajuster ses mouvements verticaux en réponse aux conditions physiques du milieu - le mesozooplancton (0.2 – 20 mm) et le macrozooplancton (> 20 mm).

Ces organismes ont évolué et se sont adaptés aux conditions extrêmes des profondeurs pélagiques : sombres, froides et soumises à une pression élevée. Une caractéristique principale qui a émergé est la capacité à émettre de la lumière grâce à un processus biochimique connu sous le nom de bioluminescence et décrit dès les années 1880, si ce n'est avant (Moseley, 1880). Cette caractéristique est une règle plutôt qu'une exception, avec les trois-quarts des organismes observés dans la colonne d'eau (surface - 4000 m) ayant la capacité de bioluminescence (Martini and Haddock, 2017), qui s'exprime également dans les communautés benthiques (Martini



FIGURE 1.3 – (a) Diversité des organismes de la zone mésopélagique incluant des espèces micro-nectoniques et zooplanctoniques (poissons, gélatineux, céphalopodes, copépodes, etc). Copyright : DEEPEND (Danté Fenolio) and MBARI. (b) Diversité spécifique au sein du groupe des Myctophidae. Copyright : P. Caiger, Woods Hole Oceanographic Institute.

et al., 2019) et bactériennes (Tanet et al., 2020). La bioluminescence a de multiples fonctions comme la communication, la reconnaissance, le camouflage, la reproduction, l’attraction des proies et/ou l’évitement des prédateurs . A titre d’exemple, les Myctophidae possèdent des photophores ventraux émettant une lumière similaire en intensité et en couleur à celle provenant de la surface de l’eau, si faible soit elle, ce qui les rend presque invisibles lorsqu’on les observe depuis le dessous (Young et al., 1979). Le nombre de photophores et leur position sont des critères d’identification chez ce groupe (Figure 1.3).

Enfin, d’autres éléments morphologiques permettent de caractériser la biologie marine. Par exemple, certains poissons pélagiques possèdent une vessie natatoire remplie d’air ou d’huile, qu’ils peuvent gonfler et dégonfler pour ajuster leur flottaison et ainsi monter ou descendre plus ou moins rapidement dans la colonne d’eau. Des recherches récentes ont montré que la taille de la vessie natatoire varie en fonction de la latitude entre les espèces de l’océan Austral (Dornan et al., 2019). Ces différences de morphologie et de comportement reflètent la distribution de différentes espèces, ce qui permet d’étudier la distribution des traits fonctionnels.

1.3.3 ...conduit à la biogéographie

Comprendre la répartition spatiale des organismes en relation avec les facteurs physico-chimiques est un défi majeur en écologie marine. La description des aires de répartition et des limites des espèces animales à grande échelle géographique est un exercice ancien (Heilprin, 1886) qui se développe encore aujourd’hui (Prowse et al., 2019). D’autres approches se concentrent sur des régionalisations abiotiques (Ray-

mond, 2014), décrivant différents types d'habitats. Des commissions internationales telles que l'International Conference on Pelagic Biogeography (UNESCO, Pierrot-Bults and van der Spoel, 1998) ou la Commission pour la conservation de la faune et la flore marine de l'Antarctique (CCAMLR ; Makhado, 2019) visent à coordonner et synthétiser ces différentes couches d'information biogéographique.

La biogéographie peut également intégrer des informations sur la distribution des masses d'eau et des informations sur les nutriments et le phytoplancton, on parle alors de provinces biogéochimiques (Longhurst et al., 1995; Longhurst, 2010). Dans la lignée des travaux de Longhurst, une cartographie dynamique des provinces biogéochimiques a été proposée, permettant d'intégrer les changements dans la distribution de ces provinces à des échelles temporelles saisonnières et interannuelles, ouvrant ainsi la possibilité d'étudier l'influence du changement climatique (Reygondeau et al., 2013). Ces cartographies ont ensuite été étendues à la zone mésopélagique, tenant ainsi compte d'une gamme distincte de conditions environnementales et de distributions tridimensionnelles caractéristiques (Reygondeau et al., 2018).

L'étude de la distribution de la faune pélagique par rapport aux variables environnementales permet de réaliser une écorégionalisation. Ainsi, 33 écorégions mésopélagiques ont été identifiées au niveau mondial (Figure 1.4) par Sutton et al. (2017). La zone d'étude de cette thèse est séparée en "océan Indien Sud" (19), "courant des Aiguilles" (20), "Front Circumpolaire Subtropical" (31), "Zone SubAntarctique" (32) et "océan Austral/Antarctique" (33). Chacune de ces écorégions reflètent la distribution d'organismes pélagiques et de variables environnementales. D'autres schémas de distribution plus spécifiques sont également observables en affinant la taxonomie, comme pour les poissons lanternes (Koubbi, 1993; Koubbi et al., 2011a) et le mésozooplancton (Vereshchaka et al., 2022) dont les assemblages distincts d'espèces pélagiques sont séparés par des fronts hydrologiques.

1.3.4 Des patrons spatiotemporels intriqués

La distribution verticale est le premier facteur structurant les communautés mésopélagiques sur de vastes distances (Sutton et al., 2008). Toutefois, une particularité à considérer lorsque l'on étudie la distribution d'organismes marins est la capacité d'une large proportion d'organismes à migrer dans la colonne d'eau en fonction du cycle jour-nuit. Les organismes migrent généralement en surface au crépuscule et descendent en profondeur à l'aube. Ce processus de migration synchrone se nomme migration nyctémérale (diel vertical migration en anglais, Brierley, 2014). Cette

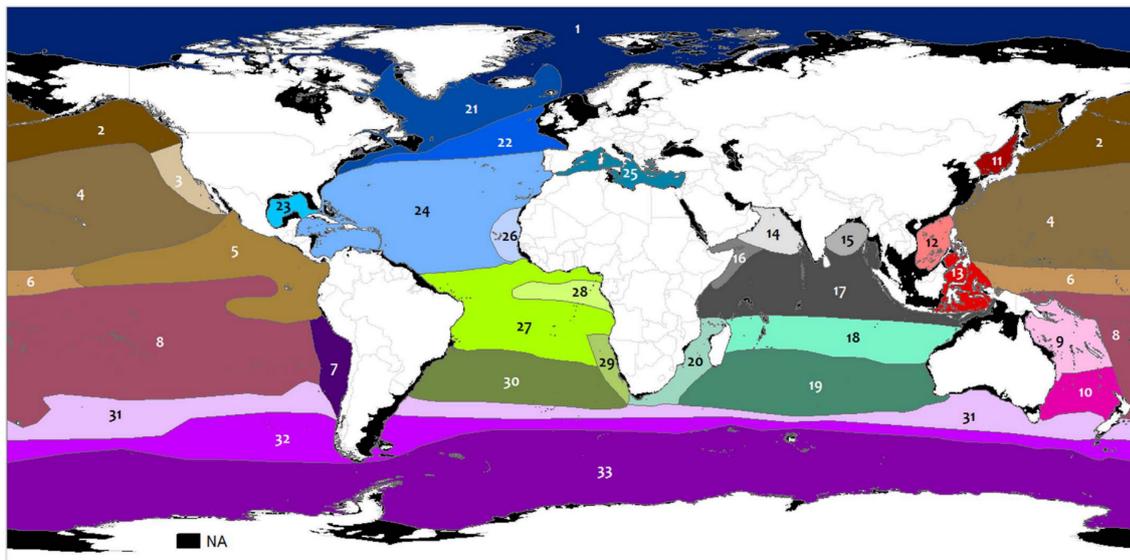


FIGURE 1.4 – Ecorégions mésopélagiques de l’océan global d’après Sutton et al. (2017). Les nombres font référence aux différentes écorégions. Les zones où la profondeur est inférieure à 200 m sont colorées en noires. Les écorégions situées dans le secteur Indien de l’océan Austral correspondent à l’océan Indien Sud (19), le courant des Aiguilles (20), le Front Circumpolaire Subtropical (31), la Zone SubAntarctique (32) et l’océan Austral/Antarctique (33).

migration pourrait représenter le plus grand mouvement biologique sur Terre, détectable par observations satellite (Behrenfeld et al., 2019) et captée par des hydrophones (Johnson, 1948). Ce phénomène est observé dans toutes les communautés marines et d’eau douce, mais la profondeur des océans permet d’observer des migrations verticales sur plus d’un kilomètre en l’espace de quelques heures. La vitesse de migration entre l’aube et le crépuscule et au sein des différentes provinces océaniques n’est pas similaire (Cade and Benoit-Bird, 2015; Bianchi and Mislan, 2016). Cette facette temporelle de la distribution des organismes peut complexifier l’identification des tendances spatiales, ce qui peut avoir des répercussions jusqu’à la biogéographie à grande échelle (Sutton et al., 2017). Ainsi, une zone peut sembler vide d’organismes sur les 500 premiers mètres de la colonne d’eau en journée, mais cette même couche pourra regorger de vie durant la nuit.

Ce processus permet aux organismes marins de s’alimenter dans les zones productives de surface la nuit, et de descendre en profondeur en journée pour éviter les prédatons visuelles (Pearre, 2003). Ce processus de "peur" lié à la prédation est ainsi l’un des premiers facteurs à structurer verticalement les organismes dans l’océan pélagique (Urmy and Benoit-Bird, 2021). Le changement de lumière diffuse dans la colonne d’eau semble être le principal élément déclencheur de la migration. Il a été observé que les organismes zooplanctoniques adaptaient leur profondeur pour rester à une isolume (niveau de luminosité équivalent) donnée et répondaient rapidement à

de faibles variations de lumière (Cotté and Simard, 2005). Ainsi, il est considéré que certains organismes restent toute leur vie dans une gamme d'irradiance qui leur est optimale (Frank and Widder, 2002), et la migration des organismes a lieu lorsque "l'habitat lumineux" est disponible en surface. Ainsi, les organismes adaptent également leur profondeur aux variations de la couverture nuageuse, aux éclipses et aux phases de la lune ; ces dernières pouvant être particulièrement importantes pendant les nuits de haute latitude qui sont dépourvues d'illumination solaire en hiver (Berge et al., 2009; Last et al., 2016).

1.3.5 Migrations et impact sur les écosystèmes

Les migrations quotidiennes des organismes évoluant dans la twilight zone sont une composante majeure de la distribution des organismes et entraînent des interactions trophiques complexes et des services écosystémiques tels que le stockage de CO₂ atmosphérique dans l'océan profond, limitant ainsi les effets de l'accumulation de CO₂ anthropique dans l'atmosphère. En effet, si une partie du carbone produit en surface par les organismes autotrophes est entraînée passivement au fond des océans par la gravitation ou par des flux physiques, une partie est également piégée et exportée via les migrations du zooplancton et des poissons (respiration puis excrétion et mortalité en profondeur). Cet export vertical de matière organique, généré par la photosynthèse, depuis la surface de l'océan vers son intérieur participe à la pompe biologique active du carbone (Giering et al., 2014; Saba et al., 2021). De nombreuses observations ont mis en évidence la contribution importante du zooplancton aux flux de carbone (Turner, 2015; Steinberg and Landry, 2017), mais nous ne connaissons que peu la contribution des poissons (Saba et al., 2021). Les observations d'organismes migrant depuis la zone bathypélagique (1000-3000 mètres) suggèrent des implications en ce qui concerne l'augmentation de l'efficacité du transfert de la production en surface vers de grandes profondeurs (Cook et al., 2013) et suggèrent que l'efficacité de la pompe biologique peut présenter des variations régionales pouvant être influencées par la présence d'organismes non migrants.

Les organismes migrant jouent également un rôle actif dans le transfert d'énergie en consommant des niveaux trophiques inférieurs et en servant de proies à des niveaux trophiques supérieurs (Koz, 1995). Cette répartition spatiale et temporelle des proies a des répercussions sur le comportement des prédateurs de rang supérieur. Par exemple, les éléphants de mer du Sud (*Mirounga leonina*) ajustent leur profondeur de plongée en fonction du jour et de la nuit (Guinet et al., 2014), tandis que les

requins grande-gueule (*Megachasma pelagios*) ont été observés suivant des isolumes, ces dernières influençant probablement la profondeur du zooplancton dont ils se nourrissent (Nelson et al., 1997).

1.3.6 Un écosystème menacé ?

Au même titre que les écosystèmes terrestres, les écosystèmes marins sont de plus en plus impactés par les activités anthropiques dans les différents domaines océaniques (O'Hara et al., 2021). Malgré des instances internationales sur la conservation de la biodiversité (e.g. Convention on Biological Diversity, UN), le taux de perte de biodiversité -terrestre et marine- ne semble pas ralentir (Butchart et al., 2010). Les composantes du réseau trophique intermédiaire ne font pas exception, avec des changements à long terme dans l'abondance du plancton qui ont été attribués aux effets conjugués du changement climatique, de l'eutrophisation et de la surpêche (Lynam, 2016). De manière similaire, les stocks d'organismes mésopélagiques représentent une réserve encore inexploitée d'immenses quantités de protéines qui suscitent un intérêt commercial (Valinassab et al., 2007; Grimaldo et al., 2020). D'autres menaces, comme l'acidification reportée dans les eaux de la région de Kerguelen (Leseurre et al., 2022), pourrait affecter les écosystèmes marins à un niveau encore inconnu.

L'océan Austral change rapidement sous l'influence du changement climatique, de la surexploitation et de la pollution (Morley et al., 2020). Une intensification du réchauffement de surface et du nombre de vagues de chaleur a été identifiée au cours du XXI^e siècle dans la bande subantarctique située entre 40°S et 55°S (Azarian et al., 2023). Ces résultats sont accompagnés de vitesses de changement climatique beaucoup plus rapides dans la zone mésopélagique. En réponse à ces forçages climatiques, l'impact sur le comportement de chasse des prédateurs a déjà été observé (Bost et al., 2015), et prédit (Hindell et al., 2020). Toutefois, la réponse des écosystèmes mésopélagiques au changement climatique pourrait dépendre de processus échelle-dépendant et de l'adaptation des espèces. Il est donc primordial d'identifier des zones structurant le micronecton pour suivre la dynamique des espèces prédatrices, mais également pour établir des mesures de conservation efficaces.

1.4 Enjeux de conservation

En 2014, le sixième Congrès mondial de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) sur les aires protégées avait lieu en Australie (<https://www.uicn.org/fr/actualites/le-6eme-congres-mondial-de-l-union-internationale-pour-la-conservation-de-la-nature>).

[//www.worldparkscongress.org/](http://www.worldparkscongress.org/)). A cette occasion, l'objectif de couverture des aires marines protégées (AMP) fixé à 10 % d'ici 2020 est passé à 30 % (O'Leary et al., 2016). Faisant écho à ces objectifs, la Coalition de la Haute Ambition pour la Nature et les Peuples est un regroupement d'Etats, co-présidé par la France et le Costa Rica, dont le but est de soutenir cet objectif d'ici 2023. Cette décennie semble donc cruciale pour la conservation des écosystèmes marins, et les Nations Unies ont identifié cette période comme la Décennie des Sciences de l'Océan, avec pour objectif d'améliorer les prédictions concernant les changements océaniques et climatiques. Dans ce contexte, la communauté scientifique a été appelée à concentrer son attention sur la zone mésopélagique en raison de son rôle central dans les écosystèmes marins, et ce "avant qu'il ne soit trop tard" (Martin et al., 2020). Cet appel fait également écho au faible pourcentage de la zone (mésopélagique) protégée dans l'océan comparé à n'importe quel autre écosystème sur Terre (Game et al., 2009).

Dans l'océan Austral, la CCAMLR, établie en 1982, établit des directives de conservation déterminant l'utilisation des ressources marines vivantes de l'Antarctique. La conservation relève aussi de la responsabilité des nations possédant des territoires dans cette région. La France, à travers les Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF), possède des Zones Économiques Exclusives (ZEE). Ces zones abritent diverses activités socio-économiques, notamment d'importantes pêcheries, qui coexistent avec des zones de nourrissage pour plusieurs espèces de prédateurs supérieurs à fort enjeu patrimonial (Delord et al., 2014; Thiers et al., 2014). Les aires marines dans les ZEE de Crozet, Kerguelen et Saint-Paul et Amsterdam (SPA) ont été créées en 2006, et ont été étendues en 2016, sauf à SPA faute de données suffisantes. L'année 2019 marque l'entrée des TAAF au patrimoine mondial de l'UNESCO, dont la biodiversité a largement contribué à son classement. C'est également l'année qui marque la volonté d'étendre les aires marines protégées à l'ensemble des ZEE des TAAF, avec des zones de protection renforcée, cette fois-ci en intégrant SPA. Pour se faire, il est crucial de planifier les enjeux de conservation et de cartographier la distribution d'espèces et les pressions anthropiques. L'exercice de biogéographie est primordial pour la conservation (Koubbi et al., 2011a; Pagniez et al., 2021). Dans le cadre de ma thèse j'ai été amené à contribuer à cette planification qui a rassemblé un groupe de scientifiques possédant une expertise sur différents aspects des écosystèmes marins de cette région. La mise en commun des différentes données disponibles et l'état des connaissances ont contribué à atteindre

un consensus parmi les experts sur une carte finale des priorités de conservation pour la zone d'étude, qui a permis aux TAAF d'orienter la planification de la zone protégée renforcée, en concertation avec les acteurs socio-économiques.

L'enjeu pour la conservation marine n'est plus contenu aux seules ZEE. Il s'étend dans l'océan pélagique qui se caractérise par des mouvements perpétuels (Della Penna et al., 2017). Dans ce contexte, un atelier tenu en 2019, et organisé par le Comité scientifique de la CCAMLR, a élaboré un programme de travail scientifique pour la planification spatiale pélagique dans la région subantarctique (Makhado, 2019). Cet atelier a souligné la nécessité de réaliser une écorégionalisation à grande échelle, englobant la diversité des régions océaniques, y compris celles situées en dehors des juridictions nationales. Soutenus par l'Antarctic and Southern Ocean Coalition (ASOC) en 2022, les chercheurs français et sud-africains de ce groupe de travail ont exploré les couches d'informations spatiales abiotiques et biotiques en collaboration avec des scientifiques australiens et britanniques. À cette occasion, j'ai pu contribuer à cette spatialisation à grande échelle, notamment à travers la création de cartes de biogéographie acoustique, dont les premières datent de quelques années (Proud et al., 2017; Ariza et al., 2022b). Nos résultats ont été présentés lors de deux ateliers scientifiques au Cap en Août 2019 et à Paris en Mai 2023. Ils ont également été présentés au groupe de travail sur le contrôle et la gestion des écosystèmes (Ecosystem Monitoring and Management) de la CCAMLR en juillet 2023 et ont fait l'objet d'articles soumis pour une édition spéciale de la revue "CCAMLR Science" sur les résultats autour des îles Crozet, Kerguelen, et Saint-Paul et Amsterdam (section 6).

1.5 Problématiques

Bien que les écosystèmes mésopélagiques jouent un rôle central dans les écosystèmes marins, ils demeurent en grande partie une "zone obscure de notre compréhension" de ces systèmes (Robinson et al., 2010; St. John et al., 2016). Actuellement, nous avons des connaissances limitées sur la zone mésopélagique, mais suffisamment pour reconnaître son importance dans le maintien de la santé des océans (Martin et al., 2020), notamment en raison des biomasses importantes qu'elle abrite, ainsi que de son rôle essentiel dans les services écosystémiques tels que la pompe biologique de carbone (Davison et al., 2013; Hernández-León et al., 2019). Pour toutes ces raisons, les scientifiques se lancent actuellement dans l'exploration des océans avec les investissements financiers et matériels les plus importants jamais réalisés dans la

zone mésopélagique (Tollefson, 2020). Il est reconnu nécessaire d'évaluer la sensibilité du zooplancton et du micronecton de l'océan Austral pour prédire comment ces écosystèmes répondront au changement climatique (Johnston et al., 2022; Caccavo et al., 2021). Il est également nécessaire de mieux comprendre les distributions de biomasse et les dynamiques de migration verticale des réseaux trophiques intermédiaires, qui sont désormais utilisés dans les modèles globaux pour décrire les groupes fonctionnels des niveaux trophiques intermédiaires (Lehodey et al., 2010; Bianchi et al., 2013).

Les grandes questions sur ces écosystèmes ont été résumées encore récemment en plusieurs points principaux lors d'un symposium sur la zone mésopélagique au Woods Hole Oceanographic Institution (Septembre 2023, <https://twilightzone.whoi.edu/otz-symposium/>). Les questions s'axent principalement autour de deux grands points : (i) la biomasse et la structuration des écosystèmes ; (ii) les stocks et les flux biogéochimiques et notamment la pompe biologique à carbone.

1.6 Hypothèses et objectifs spécifiques de la thèse

Dans le cadre de cette thèse, différents travaux et approches pourront contribuer à répondre aux questions soulevées par ce symposium, telles que :

- Quelle est la biomasse et la répartition des organismes mésopélagiques dans l'Océan Indien Sud ? Qui sont les principaux contributeurs à la biomasse ?
- Qui migrent, et quels sont leurs patrons de migrations ?
- Comment les zones épipélagiques et mésopélagiques sont-elles connectées ? Quelles sont les relations prédateur-proie ?

La problématique de ce travail de thèse est la suivante :

Comment se structurent spatiotemporellement les niveaux trophiques intermédiaires et l'écologie trophique des communautés mésopélagiques dans des régions contrastées de l'océan Indien Sud ?

Pour répondre à cette problématique, la détection d'organismes micronectoniques a été réalisée à l'aide d'un échosondeur de coque. Cette méthode d'observation sera présentée dans le Chapitre 2, à travers son histoire, ses limites et ses avantages, ainsi que son application à l'écologie. Notons qu'une particularité des données d'acoustique active est leur dimension, puisque les données arrivent sous la forme de profils verticaux et sont généralement multivariées. Afin d'en extraire toute l'information, et

d'identifier des modes de variabilités principaux, nous avons appliqué des méthodes appartenant au domaine de l'analyse de données fonctionnelles qui est encore peu appliqué en hydroacoustique. Au-delà de l'application, nous avons également contribué au développement de ces méthodes pour répondre à des problématiques propres aux bases de données acoustiques, notamment la possible différence de portée (gammes de profondeur atteintes) pouvant être obtenue dans les données collectées.

La première étude de cette thèse est consacrée à la structuration spatiotemporelle des communautés mésopélagiques dans une zone de transition entre deux systèmes océaniques contrastés, couvrant des zones de front marqué comme le Front SubAntarctique (SAF). Le SAF influence la distribution des communautés mésopélagiques, et restreint notamment la distribution de certaines familles de poissons (Duhamel et al., 2014). Ces différentes conditions hydrologiques et biogéochimiques entraînent donc des écorégions avec des assemblages de communautés distincts. Mais quelle est la réponse de la communauté à ces zones de front, en terme de distribution des biomasses acoustiques et de leur structuration verticale ? Est-ce une réponse abrupte ? Ou plus douce ? Et comment se traduit-elle verticalement ? Dans la zone d'étude, il a été observé que la distribution d'organismes identifiés par acoustique à 38 kHz était corrélée à des gradients hydrologiques et à des fronts majeurs (Béhagle et al., 2016). Est-ce que les données d'acoustique à plusieurs fréquences permettent d'observer des patterns différents (Izard et al., *in revision*) ?

L'une des observations de notre première étude met en évidence une réduction significative des signaux acoustiques au sud du Front SubAntarctique (SAF) au 38 kHz. Cette baisse du signal acoustique est régulièrement observée dans l'océan Austral à cette fréquence (Escobar-Flores et al., 2018a; Dornan et al., 2019), bien que cela semble ne pas correspondre aux zones d'alimentation de grandes populations de prédateurs marins se nourrissant de proies mésopélagiques dans l'océan Austral (Reisinger et al., 2022; Bestley et al., 2020).

Si ces pertes de signaux acoustiques ont d'abord été interprétées comme une baisse de biomasse dans l'océan Austral par rapport aux latitudes tempérées (Escobar-Flores et al., 2018a; Proud et al., 2018), ces variations ont récemment été attribuées à un changement dans la communauté de poissons mésopélagiques, modifiant leur détection par acoustique. Cette observation illustre un défi persistant dans les évaluations de la biomasse reposant sur l'acoustique, à savoir la résonance des organismes par rapport aux fréquences acoustiques. Déjà en 1974, Chapman et al. attribuait la baisse marquée de signaux acoustiques observée dans les latitudes polaires à un

problème de résonance. L'étude de ce phénomène dans l'océan Austral était limitée par le manque de données contenant des observations à d'autres fréquences que 38 kHz, largement utilisée en raison de son potentiel étendu et qui peut servir de bon indicateur de l'abondance de micronecton (Kloser et al., 2009).

Dans une seconde étude, nous avons tiré parti d'une base de données multivariées et de trois années consécutives de données collectées sur un vaste gradient latitudinal (20-60°S) pour étudier si des différences dans la distribution de la biomasse pélagique résultaient du choix de la fréquence acoustique. La décomposition de nos observations, combinée à des prévisions à l'échelle régionale nous a permis d'étudier l'impact de la fréquence acoustique sur l'estimation de la biomasse pélagique et la distribution verticale des organismes (Izard et al., *in prep.*).

Les travaux présentés dans cette thèse se sont également inscrits dans des contextes de conservation nationale et internationale. Nous explorons donc également les méthodes permettant de faire de la biogéographie à partir de données acoustiques, tout en résumant leur variabilité spatiotemporelle et verticale en deux dimensions. Enfin, nous discuterons des perspectives de nos résultats, en termes d'écologie trophique à travers les liens entre les niveaux trophiques intermédiaires et les communautés phytoplanctoniques d'une part, et avec la distribution de prédateurs supérieurs d'autre part.

Chapitre 2

L'acoustique comme moyen d'étude de la zone mésopélagique

2.1 Campagne océanographique ObsAustral

L'étude des écosystèmes marins doit prendre en compte les forçages environnementaux, les espèces présentes et leur habitat. La collecte de données aussi diverses et complémentaires (physiques, biogéochimiques, acoustiques, biologiques, physiologiques) est rendue possible par les programmes conjoints d'observations qui se regroupent sous la campagne ObsAustral visant à étudier la zone contrastée de l'océan Indien Austral, traversant les fronts majeurs de la région ([Figure 2.1](#)).

Les campagnes ObsAustral regroupent plusieurs programmes scientifiques : l'océan Indien Service d'Observation (OISO, responsable scientifique : Claire Lo Monaco), l'Observatoire HydroAcoustique de la Sismicité et de la Biodiversité de l'océan Indien (OHASIS-BIO, responsable scientifique : Jean-Yves Royer), le Marion Dufresne Atmospheric Program - Indian Ocean (MAP-IO, responsable scientifique : Pierre Tullet) et le Toward Hydroacoustics and Ecology of Mid-trophic levels in Indian and Southern Ocean (THEMISTO, responsable scientifique : Cédric Cotté). Ma thèse se concentre principalement sur les données acquises par le programme THEMISTO, mais l'étude de la structuration et de l'écologie trophique des communautés mésopélagiques a été rendue possible grâce à des collaborations entre ces différents programmes.

L'ensemble des données *in situ* présentées dans la thèse a été acquis à bord du N/O Marion Dufresne II ([Figure 2.1](#)). Le fondement de cette thèse a été l'acquisition et

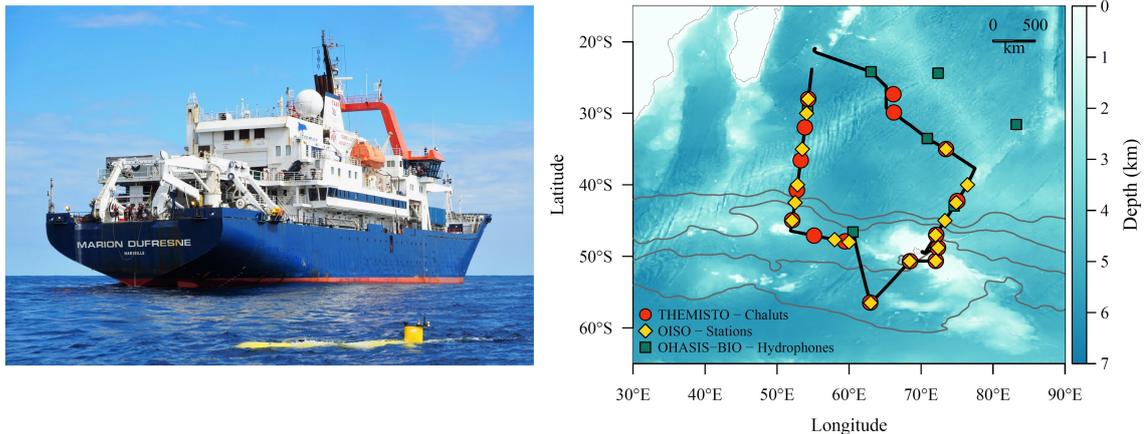


FIGURE 2.1 – Gauche : Photo aérienne du N/O Marion Dufresne II (Copyright : Revosima-Mayobs15). Droite : Transect de la campagne ObsAustral entre janvier et février 2022, dans l’océan Indien Sud. Les déploiements de chalut (ronds rouges), les stations OISO (losanges jaunes) et les hydrophones OHASIS-BIO (carrés verts) sont indiqués. Les lignes grises représentent les fronts océaniques de la région d’après Park et al. (2019). Du nord au sud sont représentés la limite Nord du Courant Circumpolaire Antarctique (NB), le Front SubAntarctique (SAF), le Front Polaire (PF) et le Front du Courant Circumpolaire Sud-Antarctique (SACCF).

l’analyse des données d’acoustique active permettant le suivi des organismes pélagiques situés entre 0 et 1000 m de profondeur. Mes participations à trois campagnes océanographiques (étés australs 2021, 2022 et 2023) ont été l’occasion pour moi d’utiliser et d’analyser des données issues de divers instruments, tels que la sonde Conductivity - Temperature - Depth (CTD), le cytomètre en flux installé en 2021 dans le cadre du programme MAP-IO pour la mesure des groupes fonctionnels du phytoplancton, le chalut mésopélagique déployé en 2022 et un microsonar habituellement embarqué sur des éléphants de mer.

2.2 L’acoustique active

Le programme THEMISTO utilise principalement l’acoustique active pour étudier la distribution des organismes des niveaux trophiques intermédiaires dans l’océan Indien Austral, couplée à d’autres méthodes d’observation. Mais... Qu’est-ce que l’acoustique active ? Et que permet-elle d’entendre de voir ?

2.2.1 Un peu d’histoire...

En 1826, Colladon et Sturm publient leurs travaux présentant la première mesure de la propagation d’une onde sonore dans l’eau : 1435 (+/- 24) m/s. Depuis ces premières mesures, les avancées de l’acoustique active ont connu des progrès exceptionnels, souvent en réponse à des événements tragiques (e.g. naufrages, guerres),

qui ont conduit au développement de sonars (acronyme de sound navigation and ranging) pour détecter les menaces en mer en amont. Ces instruments ont révélé leur potentiel pour l'étude des écosystèmes aquatiques et des populations marines dans les années 1920 avec la première détection de poissons par acoustique active (Kimura, 1929), suivie en 1935 par la première image acoustique - appelée échogramme - représentant l'énergie acoustique reçue en fonction de la profondeur et du temps (Sund, 1935). Sur ce premier échogramme monochrome (Figure 2.2a), on peut identifier la surface, la couche de fond ainsi qu'un banc de morue, représenté par un changement important de densité en pleine eau.

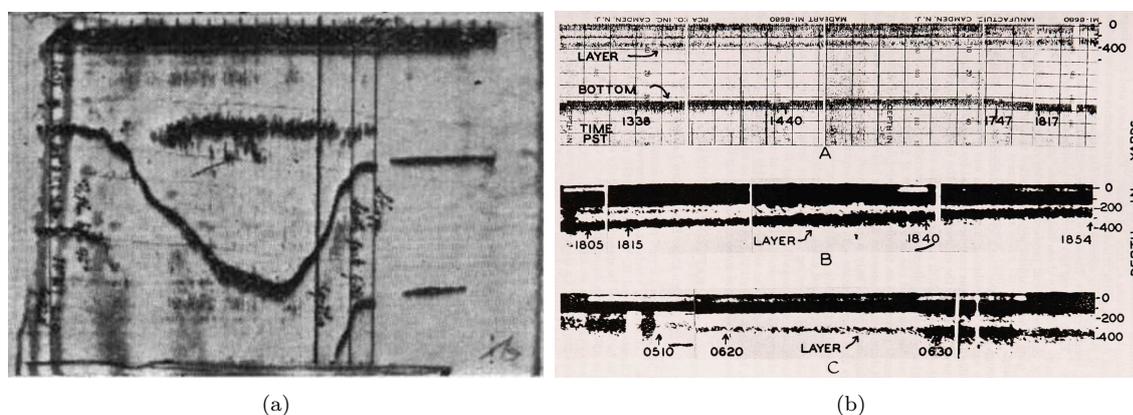


FIGURE 2.2 – (a) Premier échogramme publié par Sund (1935), montrant la ponte de morues dans les eaux de Lofoten. (b) Échogrammes sur lesquels sont visibles une couche de rétrodiffusion : couche "stable" pendant l'après-midi du 26 juin (A); couche montante le 18 août (B); couche descendante le 19 août (C). D'après Johnson (1948).

Suite à ces premières observations, la présence de couches continues d'organismes à différentes profondeurs a rapidement été constatée, nommée "scattering layer" ou couche de rétrodiffusion en français (Eyring et al., 1948). La densité de ces couches est telle qu'elles ont été appelées - et parfois considérées - comme des "faux fonds" (Figure 2.2b). La migration de ces couches à la tombée de la nuit et à l'aube a confirmé leur nature biologique, bien que leur composition soit restée inconnue (Johnson, 1948; Barham, 1966). En moins de 100 ans, les échosondeurs ont beaucoup évolué depuis le premier sondeur commercialisé qui produisait des échogrammes en papier et monochrome. Les principales avancées sont résumées dans la revue de (Chu, 2011). Nous allons détailler plusieurs termes, notions et méthodes employées dans cette chronologie dans les sections suivantes.

2.2.2 ... et de théorie

On peut séparer l'étude des milieux aquatiques par acoustique en deux catégories : l'acoustique active et l'acoustique passive. L'acoustique passive est la science qui étudie les sons émis dans le domaine océanique. De nombreux animaux produisent du son dans l'eau et certains l'utilisent pour s'orienter, chasser, mais également pour éviter les prédateurs et communiquer entre eux. Le captage de ces sons par des hydrophones uni ou multi directionnels permet d'étudier les organismes marins, des crustacés (Johnson, 1948) jusqu'aux plus grandes baleines (Riera et al., 2019; Torterotot et al., 2022). Ces données peuvent ensuite être intégrées dans les efforts de planification spatiale marine, dans le but de protéger les espèces menacées et endémiques (Murray et al., 2022). L'acoustique passive a également des applications en océanographie physique en permettant d'étudier les séismes, le vélage ou les variations de volume des icebergs (Tsang-Hin-Sun et al., 2015).

En opposition, l'acoustique active se base sur l'émission d'une onde dans la colonne d'eau, suivie de la réception de l'écho enregistré. L'analyse du signal reçu (le temps entre son émission et sa réception, et son intensité) permet de cartographier les fonds marins, de mesurer la vitesse des courants et d'identifier la nature et la profondeur d'organismes dans la colonne d'eau. L'analyse de ce signal permet de suivre et d'estimer la distribution verticale d'organismes, allant des plus petits crustacés jusqu'aux plus grandes baleines (Benoit-Bird and Lawson, 2016). Le fonctionnement succinct des échosondeurs est décrit ci-dessous, mais les lecteurs intéressés par plus de détails peuvent se référer à l'ouvrage de référence de Simmonds and MacLennan (2008).

L'émission de l'onde sonore est réalisée à l'aide d'un échosondeur, qui n'est autre qu'un sonar orienté dans notre cas vers le fond. Un échosondeur se compose d'un transducteur, qui peut servir à la fois d'émetteur et de récepteur de l'onde. Tout d'abord, le transducteur convertit le signal électrique en une pulsation acoustique (ping) qui se propage dans la colonne d'eau. Pendant cette propagation, l'onde interagit avec des cibles de densité différente de celle de l'eau de mer, réfléchissant ainsi une partie du signal acoustique vers le transducteur. La deuxième fonction du transducteur est donc "d'écouter" le retour de l'onde après son émission et de convertir l'écho acoustique reçu -qui porte des caractéristiques de la cible sondée- en signal électrique (Simmonds and MacLennan, 2008). Afin de rendre ces mesures comparables et indépendantes du sondeur scientifique utilisé, une calibration régulière est nécessaire (Foote et al., 1987; Demer et al., 2015). Pour ce faire, une

approche consiste à mesurer l'écho provenant d'une cible standard dont les propriétés de diffusion acoustique sont connues.

Le délai entre l'émission de l'onde et la réception de l'écho permet de calculer la profondeur de la cible. Il est nécessaire de connaître la vitesse de propagation de l'onde dans l'eau, dont nous avons donné les premières estimations. Cependant, cette vitesse n'est pas constante et varie généralement entre 1450 et 1550 m s⁻¹ pour l'eau de mer (Simmonds and MacLennan, 2008). Un aspect crucial en acoustique est l'amplification du signal pour compenser la perte d'intensité de l'onde en profondeur (Eyring et al., 1948). Si nous comparons deux cibles identiques situées à des profondeurs différentes, la perte d'intensité de l'onde sonore fera enregistrer au transducteur une intensité renvoyée par l'écho réduite pour la cible la plus profonde. La fonction "Time Varying Gain" (TVG) permet de corriger l'énergie reçue en fonction de la profondeur. L'ensemble du signal est ensuite numérisé et envoyé à un ordinateur. Cependant, les systèmes d'acquisition de sonar tiennent compte d'une seule vitesse du son acoustique à partir d'une seule mesure de la température et de la salinité dans la colonne d'eau. Or, dans des régions océaniques très variables sur le plan hydrologique, comme celles examinées dans cette thèse, ces deux paramètres environnementaux varient le long de la colonne d'eau, introduisant ainsi une erreur sur la vitesse du son et, par conséquent, sur la détermination de la profondeur de la cible (pouvant aller jusqu'à une dizaine de mètres) et sur l'intensité du signal (avec une différence de quelques décibels). Nous avons donc appliqué des corrections en utilisant la température et la salinité de l'eau de mer mesurées à plusieurs profondeurs dans la colonne d'eau, à partir des profils CTD.

Ce manuscrit de thèse respecte la terminologie proposée par (MacLennan, 2002). La valeur initiale est la section efficace de rétrodiffusion (*backscattering crosssection*, σ_{bs}), qui est le rapport entre l'intensité des ondes incidentes et l'intensité des ondes rétrodiffusées

$$\sigma_{bs} = R^2 I_b / I_i \quad (2.1)$$

où R est la distance de la cible. Mesurée en unités de surface, cette unité peut couvrir plusieurs ordres de grandeur. Par conséquent, le signal renvoyé par la cible est généralement converti en décibels (dB, version logarithmique), ce qui permet de réduire la plage des unités. On parle alors de "target strength" (TS; "force d'une cible")

$$TS = 10 \log_{10}(\sigma_{bs}). \quad (2.2)$$

Lorsque les cibles sont trop proches dans un volume donné, elles ne peuvent plus être distinguées individuellement, ce qui conduit à l'utilisation d'autres métriques, notamment le "volume backscattering coefficient" (m^{-1})

$$s_v = \sum \sigma_{bs}/V_0. \tag{2.3}$$

La somme est effectuée sur l'ensemble des cibles discrètes contribuant aux échos provenant de V_0 , le volume échantillonné. Cette unité s'exprime également de manière logarithmique "volume backscattering strength" (énergie rétrodiffusée dans le volume donnée, dB re $1 m^{-1}$)

$$S_v = 10\log_{10}(s_v) \tag{2.4}$$

Les échogrammes modernes sont généralement représentés en S_v et, contrairement aux premiers échogrammes monochromes, sont colorés ce qui permet de rendre compte de la différence d'intensité de l'écho reçu au cours du temps en en fonction de la profondeur. La diversité d'échos, de couches, de différences d'intensité et de motifs mesurés sur une période de 10 minutes (Figure 2.3) reflète l'effervescence de la vie sous-marine, la diversité dans structuration de la biologie et la grande variété d'organismes qui peuvent être détectés grâce à l'acoustique active.

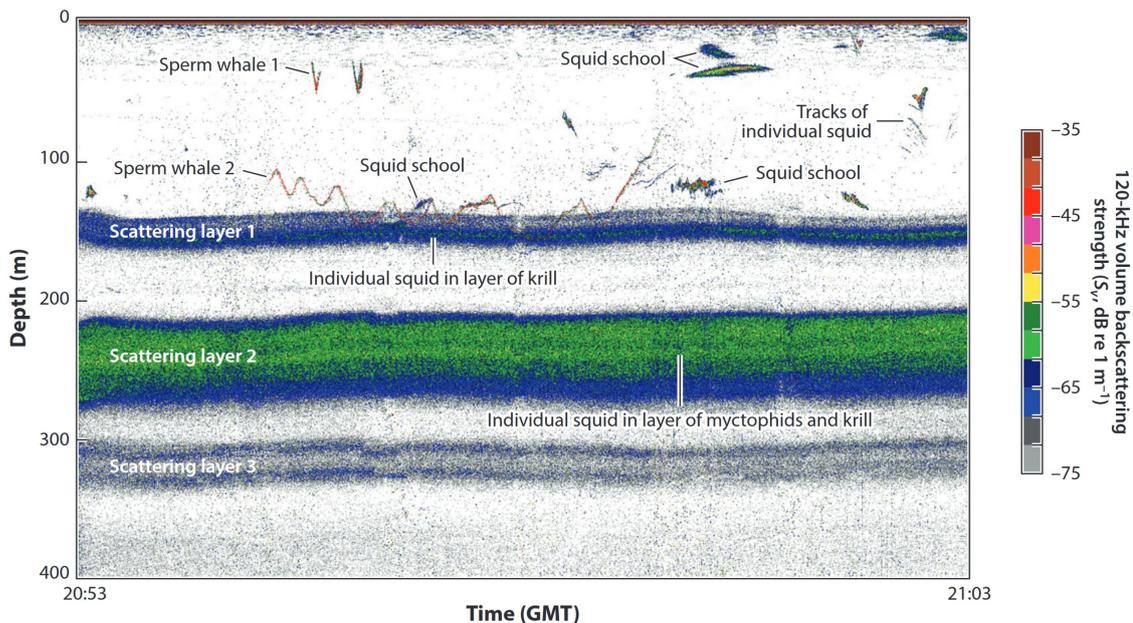


FIGURE 2.3 – Distribution du signal de rétrodiffusion exprimée en décibel (dB) en fonction du temps (abscisse) et de la profondeur. Le fond est supérieur à 400 m de profondeur et n'est pas donc visible sur l'échogramme. La diversité de types signaux enregistrés en 10 min de données montre le potentiel de l'acoustique active pour l'étude des écosystèmes marins (Benoit-Bird and Lawson, 2016).

Entre la surface et 400 mètres de profondeur, on identifie des cibles individuelles permettant de suivre le déplacement d'organismes spécifiques et d'étudier leurs propriétés de réflexion. On peut observer des calamars (squid), ainsi que des cibles individuelles de cachalot (sperm whale). On peut également identifier trois couches de rétrodiffusion, plus ou moins épaisses et denses, composées de poissons mésopélagiques et de crustacés. On peut constater qu'une couche ou une cible d'organismes ne présente pas un signal homogène, mais que des intensités plus ou moins importantes ressortent dans la colonne d'eau. Dans les couches de rétrodiffusion, le signal global reçu est une fonction complexe de l'abondance, de la composition en espèces et de la distribution en taille des organismes présents.

Une notion primordiale en acoustique est l'échointégration. La considération actuelle de l'énergie mesurée par les sondeurs remonte à des études des années 1960 (Dragesund and Olsen, 1965) qui ont posé les bases des processus d'échointégration modernes. Cette méthode consiste à diviser les échogrammes en unités élémentaires d'échantillonnage. Pour chaque cellule (avec une taille verticale et horizontale fixe), on peut calculer l'énergie rétrodiffusée pour un volume donné (qui est un proxy de la quantité de poissons dans ce volume). On parle alors de "mean volume backscattering strength".

D'autres métriques sont utilisées en écologie marine comme le s_a (Area backscattering coefficient, ($\text{m}^2 \text{m}^{-2}$) et son équivalent logarithmique S_a (en dB re 1 ($\text{m}^2 \text{m}^{-2}$)) bien qu'elles ne soient pas représentées sur cette image. Enfin, le NASC (Nautical Area Scattering Coefficient, ou s_A , en $\text{m}^2 \text{nmi}^{-2}$) et sa version intégrée est cette grandeur généralement utilisée comme indicateur de biomasse dans la colonne d'eau. Il est l'expression du s_a pour un carré d'un mile nautique de côté et se calcule de la manière suivante :

$$NASC = 4\pi(1852)^2 s_a (\text{m}^2 \text{nmi}^{-2}) \quad (2.5)$$

2.2.3 Importance des fréquences multiples

Un aspect essentiel de l'acoustique active consiste à interpréter le signal reçu. L'intensité du signal est influencée par divers paramètres physiques (e.g. atténuation), mais également par les caractéristiques de la cible sondée. Ces caractéristiques incluent leur type (densité plus ou moins proche de celle de l'environnement), leur taille et leur orientation (Foote, 1980). De plus, la réponse acoustique d'un organisme n'est pas linéaire vis à vis de la fréquence de l'onde émise, ce qui conduit certains organismes à être moins détectés, voire "invisibles", à certaines fréquences

(Lavery et al., 2007; Benoit-Bird and Lawson, 2016). Des modèles de rétrodiffusion peuvent ainsi être construits pour déterminer la nature des organismes résonnant dans la colonne d'eau (Figure 2.4).

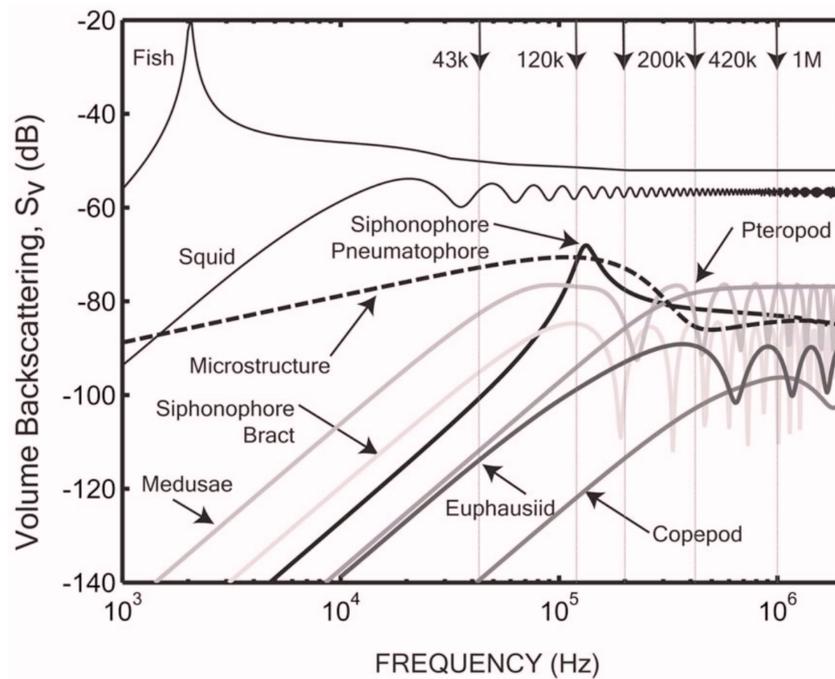


FIGURE 2.4 – Modélisation de l'intensité de rétrodiffusion selon la fréquence acoustique pour les principaux organismes observés dans le Golfe du Maine (États-Unis). D'après Lavery et al., 2007.

Le développement de sondeurs multifréquence a permis d'améliorer notre capacité à caractériser et classer les cibles de diffusion (Béhagle et al., 2017). Toutefois, il est important de noter que la portée des différentes fréquences acoustiques est proportionnelle à leur fréquence. Par exemple, une fréquence de 18 kHz peut sonder jusqu'à environ 1500 mètres de profondeur, tandis qu'une fréquence de 120 kHz est principalement utilisée pour explorer la zone épipélagique, couvrant environ 250 mètres. Lorsque les données sont collectées depuis la surface d'une plateforme mobile, comme un navire océanographique, ces différentes portées peuvent poser des défis supplémentaires pour étudier la variation conjointe des informations fournies par le sondeur. De plus, les basses fréquences (≤ 38 kHz) sont utilisées, souvent en analyse monofréquence, pour représenter et décrire la communauté pélagique jusqu'à environ 1000 mètres (Irigoién et al., 2014; Annasawmy et al., 2018; Escobar-Flores et al., 2019). Par conséquent, un ensemble d'organismes de la communauté pélagique présente est manquant en raison de leur résonance à des fréquences plus élevées.

2.2.4 Potentiel de l'acoustique active...

Les écosystèmes pélagiques sont d'immenses systèmes évoluant en 3 dimensions, ce qui rend leur observation complexe en raison de leur étendue verticale et horizontale. Les méthodes traditionnelles d'observation des océans profonds et des organismes marins qui les peuplent incluent l'utilisation d'instruments de pêche tels que des filets. Ces outils ont évolué pour cibler spécifiquement les organismes d'intérêt (ouvrant ou fermant la gueule du chalut à différentes profondeurs) et minimiser leur impact sur les écosystèmes.

Le prélèvement au chalut permet d'étudier la morphologie ainsi que la distribution horizontale et verticale des organismes. Cependant, cette méthode présente la limite de cibler les organismes aux capacités de nage limitées, car les meilleurs nageurs peuvent les éviter (Kaartvedt et al., 2012). De plus, les organismes peuvent subir des dommages en raison des importantes variations de pression entre le fond et la surface, et les plus fragiles, tels que les organismes gélatineux, peuvent être dégradés par les filets (Yasuma et al., 2010).

Bien que les méthodes de prélèvement d'organismes traditionnelles soient éprouvées et continuent d'être cruciales pour les études écologiques, il a rapidement été compris que le déploiement d'instruments complémentaires pourrait fournir des informations sur les concentrations relatives d'organismes et leur distribution spatiotemporelle (Johnson, 1948). Par conséquent, d'autres instruments ont été développés, notamment des instruments optiques (basés sur l'émission/réception de lumière) et acoustiques. La majorité de l'océan étant obscure, la faible pénétration de la lumière dans l'eau rend l'utilisation d'instruments optiques peu efficaces pour échantillonner de grands volumes ou de longues distances (Benoit-Bird and Lawson, 2016). En revanche, l'acoustique active présente certains avantages qui permettent de rendre l'océan "transparent" (Simmonds and MacLennan, 2008) et n'est pas extractive. La vitesse de propagation dans l'eau permet d'échantillonner de vastes volumes en un temps court, offrant ainsi une vision synoptique de la colonne d'eau de manière quasi instantanée et avec une haute résolution verticale. L'émission de ping (onde sonore) se fait à intervalle très régulier (en moyenne toutes les 3 secondes pour les données étudiées dans cette thèse), offrant la possibilité d'étudier différentes échelles spatiotemporelles, telles que les processus à fine échelle (Della Penna et al., 2022). À une échelle plus large, il est possible de cartographier les écosystèmes marins (Proud et al., 2017) et d'étudier les différences dans les couches de diffusion acoustique entre les écosystèmes. Cette méthode est également utilisée dans l'estimation

des stocks de poissons (Irigoién et al., 2014) bien que cette approche soit discutée dans la communauté scientifique (Standal and Grimaldo, 2021).

2.2.5 ...et ses limites

Comme toute méthode d'observation, l'acoustique active présente des limites. La principale réside dans la faible résolution taxonomique qu'elle offre : ce que l'on gagne en informations quantitatives, on le perd en informations qualitatives. Ainsi, il est nécessaire de mettre en œuvre des prélèvements au filet / captage par vidéo, complémentaires aux mesures acoustiques. La détection des organismes les plus petits, qui constituent la base de la chaîne alimentaire, demande des fréquences élevées pour qu'ils puissent être identifiés, mais ces mesures à hautes fréquences ont une portée plus faible. De plus, les ensembles de données issus des sondeurs sont volumineux et peuvent être complexes à interpréter, nécessitant pour cela des compétences avancées en informatique, traitement des données et analyses statistiques.

Une autre limite majeure du traitement des campagnes océanographiques est la sensibilité des données acoustiques aux conditions de mer. Dans des conditions météorologiques et de mer défavorables, ce qui est particulièrement fréquent dans la zone d'étude, il peut être difficile de collecter des données de qualité depuis un navire de recherche. Ces difficultés ont été récemment résumées, discutées et regroupées dans un rapport du Groupe de travail sur l'Acoustique des Pêcheries, Science et Technologie "Working Group on Fisheries Acoustics, Science and Technology", WGFASST) intitulé "Collecting Data in Inclement Weather" (Jech et al., 2021). Ce rapport répertorie les différentes sources potentielles de dégradation des données, qu'elles soient liées ou non aux conditions météorologiques. Ces dégradations peuvent affecter les données à différentes échelles, allant de quelques cellules nominales d'un ping à un ping entier, voire plusieurs pings consécutifs. L'acquisition de données acoustiques nécessite donc une surveillance constante, qu'elle soit effectuée par des humains ou par des algorithmes, et leur traitement requiert l'expertise nécessaire pour identifier les problèmes ou les interférences entre les instruments océanographiques.

2.3 Données utilisées dans cette thèse

Le N/O Marion Dufresne II est équipé d'un échosondeur EK80 (SIMRAD, Norway) opérant à 5 fréquences : 18, 38, 70, 120, et 200 kHz. Depuis la jouvence du navire

en 2016, incluant celle des équipements acoustiques, le Marion Dufresne II dispose d'une gondole sous la coque du navire, ce qui permet de limiter les perturbations causées par les trains de bulles d'air et d'améliorer la qualité du signal acoustique.

2.3.1 Processus de traitement de la donnée acoustique

Le traitement des données acoustiques comprend plusieurs étapes essentielles, notamment le conditionnement et le traitement du signal, la visualisation des données, l'identification des signaux biologiques et l'estimation de quantités écologiquement significatives (Benoit-Bird and Lawson, 2016). Pendant le cours de ma thèse, j'ai activement contribué à l'acquisition des données pendant trois campagnes consécutives menées en 2021, 2022 et 2023. Mon implication s'est étendue à l'exécution de toutes les étapes du processus de traitement des données acoustiques, à l'exception de la calibration du sondeur.

Le traitement de la donnée est une étape essentielle pour transformer les données brutes en données exploitables pour la recherche en écologie marine. Il existe différents logiciels de traitement des données acoustiques actives, et le plus répandu dans la communauté anglo-saxonne est peut-être Echoview (Harrison et al., 2015). Nous utilisons ici Matecho (Perrot et al., 2018), une toolbox MATLAB développée par l'Institut de recherche pour le développement (IRD). Ce choix a été motivé par nos collaborations avec les acousticiens du laboratoire LEMAR à Plouzané, qui m'ont formé et se sont rendus disponibles pour discuter du traitement des données acoustiques. L'équipe acoustique, notamment Y. Perrot, G. Roudaut, J. Habasque, et A. Lebourges-Dhaussy de l'IRD, et L. Berger de l'IFREMER a grandement contribué à répondre à mes interrogations sur les données acoustiques et leur traitement, en mer et ensuite à terre.

Une fois les données importées et le processus de conversions des formats et de correction de la célérité le long du trajet en mer effectué, la visualisation des données devient le point central du traitement (Figure 2.5). Un élément essentiel du traitement des données est la résolution du nettoyage. Matecho permet de passer entre différentes échelles de visualisation, allant d'une résolution de 1 à 10 000 pings. La valeur recommandée pour le traitement des données acoustiques est de 500 pings (25 min), permettant un nettoyage précis de la donnée. C'est cette valeur qui a été utilisée dans le cadre de ma thèse.

Au cours d'une campagne de deux mois, comme la campagne SWINGS (13 janvier au

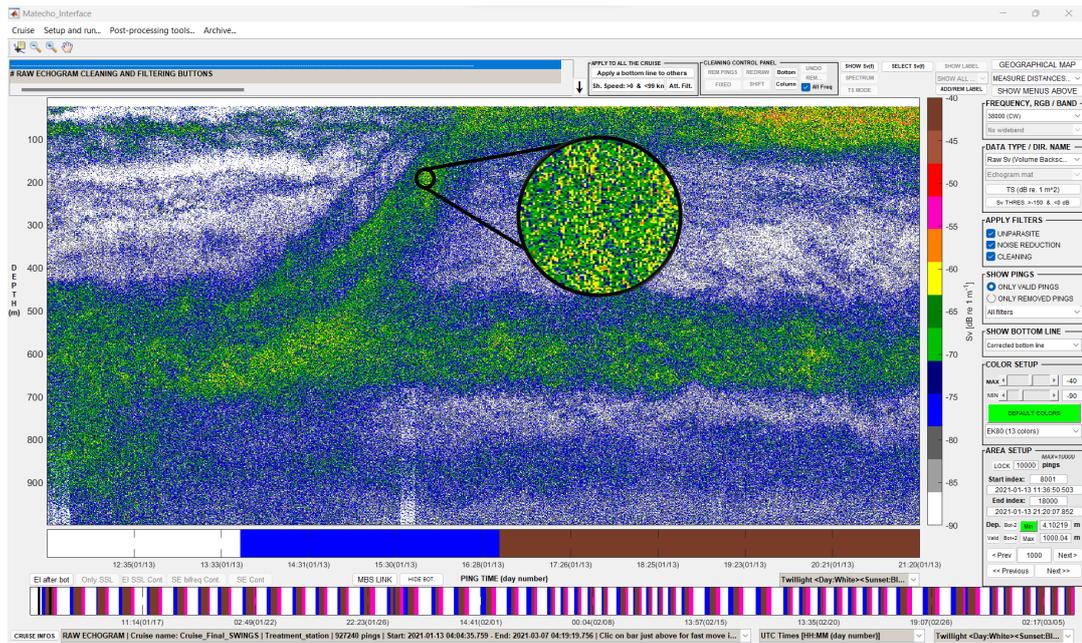


FIGURE 2.5 – Échogramme représenté sur une fenêtre de 10 000 pings (8 heures 20 min), illustrant une migration nyctémérale détectée à la fréquence 38 kHz au large de la Réunion dans l’océan Indien Sud. Zoom (cercle noir) illustrant les différents échantillons qui composent les pings. Capture d’écran de l’interface Matecho (Perrot et al., 2018).

8 mars 2021), le nombre de pings acoustiques générés atteint généralement de l’ordre du million. Pour visualiser l’ensemble de ces données pour une seule fréquence, il faut examiner 2000 fenêtres glissantes, chacune composée de 500 pings. Nous avons vu que chaque ping est constitué verticalement de centaines d’échantillons (de cellules individuelles), qui sont les véritables données brutes acoustiques. Chacune de ces cellules est importante, car une anomalie trop importante dans l’une d’elles peut considérablement affecter la valeur de l’échointégration.

Comme mentionné précédemment, les sondeurs multifréquences sont devenus courants, offrant ainsi de nouvelles possibilités pour l’étude des écosystèmes marins. Cependant, pour pouvoir utiliser plusieurs fréquences, il est nécessaire de nettoyer les données pour chaque fréquence presque indépendamment (ou du moins de les examiner séparément). Cela signifie que pour un million de pings, il faut visualiser les données pour les 5 fréquences, soit un total de 5 millions de pings à examiner. Une méthode permettant de visualiser plusieurs fréquences en simultanée est la méthode RGB, pour "Red, Green, Blue". Avec cette méthode, chaque fréquence (au maximum 3) est associée à une couleur, et la couleur de chaque cellule est calculée à partir de l’intensité du signal dans cette cellule à chaque fréquence. Cette représentation est très utile pour faciliter le traitement des données et permet d’étudier conjointement les basses fréquences qui sondent le domaine mésopélagique (18 et 38 kHz).

Par exemple, ces basses fréquences peuvent être perturbées par des phénomènes tels que les doubles échos du fond (DEF), résultant d'un décalage entre l'émission et la réception d'une onde, ce qui conduit à la détection d'un écho provenant du fond dans la colonne d'eau, qui est généralement beaucoup plus dense que les signaux d'origine biologique. Le signal à 18 kHz est généralement plus affecté en raison de sa plus grande portée. En comparant les signaux à ces deux fréquences, il devient possible d'identifier plus efficacement les DEF afin de les retirer, manuellement, des données. L'application de la méthode RGB est également pertinente en écologie et est utilisée pour étudier la variation conjointe de plusieurs fréquences, bien que les portées respectives des fréquences soient différentes (Ariza et al., 2022a; Cotté et al., 2022). Enfin, le traitement approfondi des données m'a permis d'observer la forte variabilité induite par la vitesse d'acquisition du navire (Figure 2.6). Ainsi, au cours de la thèse, plusieurs approches seront employées, par station ou par transect.

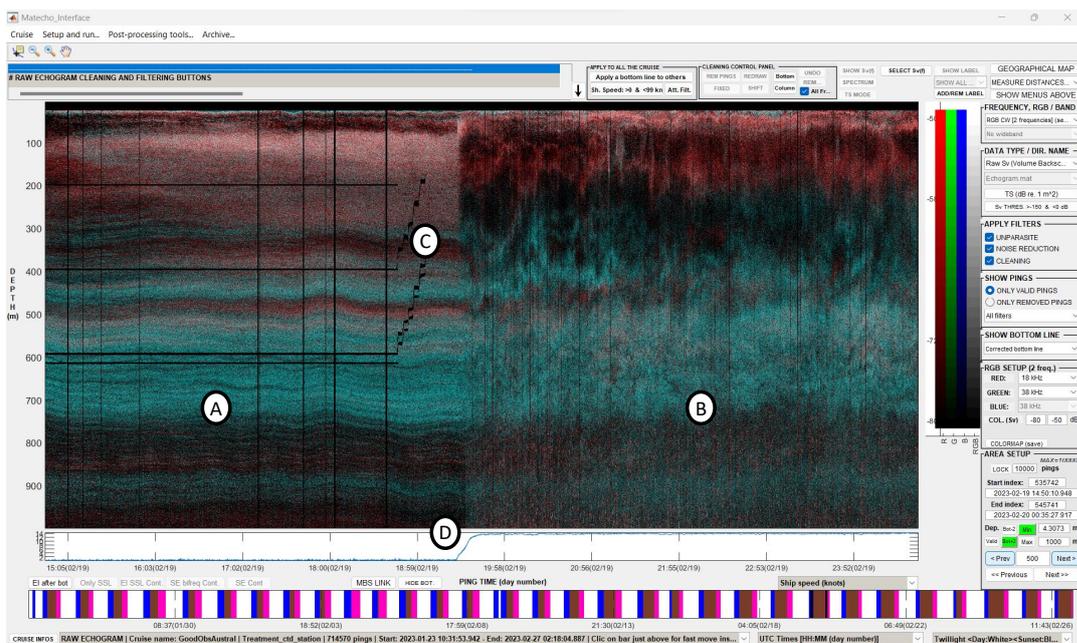


FIGURE 2.6 – Échogramme RGB (Red, Green, Blue) représentant les densités simultanées mesurées à 18 (rouge) et 38 kHz (Bleu/Vert). (A) Données en station (~ 0 noeuds). (B) Données en transect à ~ 14 noeuds. (C) Traces noires correspondant à des données retirées manuellement pour éviter une augmentation du signal causée par la détection d'instruments déployés en mer. (D) Courbe représentant la vitesse du navire, passant de ~ 0 à ~ 14 noeuds.

2.3.2 De l'acoustique à l'écologie

L'acoustique active est une méthode qui peut être facilement influencée par des facteurs extérieurs et qui n'est certainement pas exempte de biais dans l'étude des écosystèmes marins, notamment dans l'interprétation des signaux. Cependant, elle offre la possibilité de suivre la distribution des organismes avec une résolution spatio-

temporelle inégale, pouvant atteindre l'ordre du centimètre et de la seconde. Plusieurs approches complémentaires peuvent être utilisées pour étudier les écosystèmes marins grâce à l'acoustique active. Il est ainsi possible de suivre les traces d'organismes, de classer les signaux acoustiques pour identifier des "groupes" (comme des agrégats fluides ou non, [Béhagle et al., 2017](#)), d'étudier l'impact des fines-échelles sur la structuration du zooplancton ([Bertrand et al., 2014](#)) et d'examiner les couches de diffusion acoustique ([Klevjer et al., 2016](#)). Ma thèse se concentre sur ce dernier point.

La présence de couches de rétrodiffusion a été observée dans tous les océans du globe, et nous savons qu'elles peuvent s'étendre verticalement sur plusieurs centaines de mètres et couvrir la totalité d'une province océanique, s'étalant sur plusieurs milliers de kilomètres ([Proud et al., 2017](#)). La structuration verticale de ces couches entre les provinces océaniques peut être très contrastée ([Figure 2.7](#)).

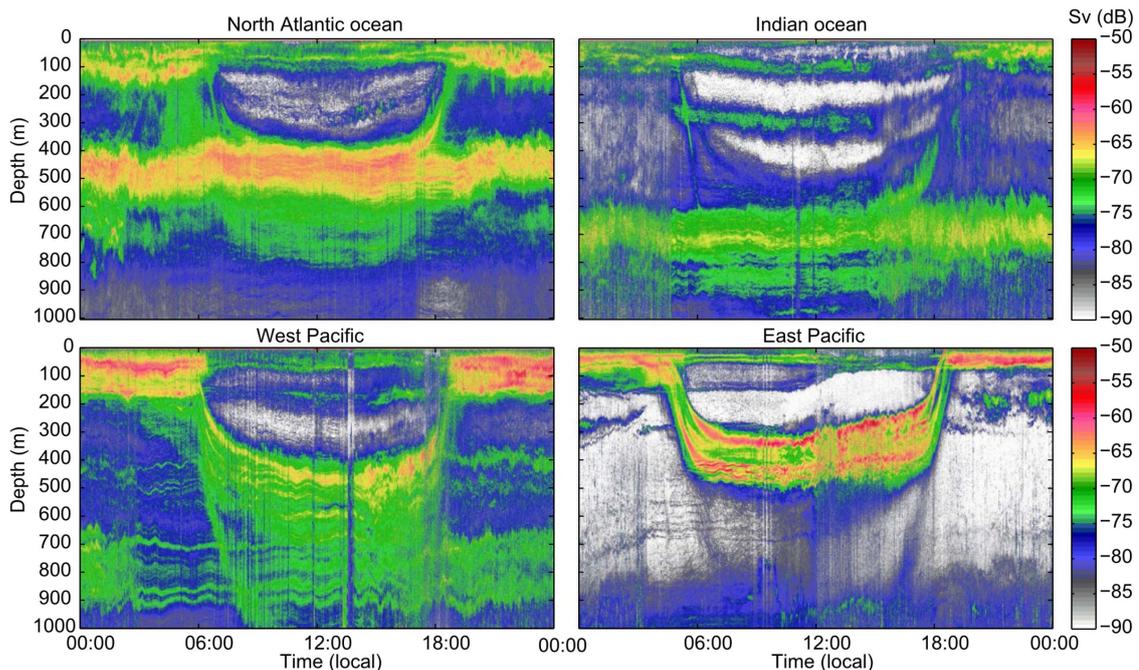


FIGURE 2.7 – Échogrammes mesurés à 38 kHz sur des fenêtres de 24 heures dans différents bassins océaniques ([Klevjer et al., 2016](#)). Chaque système océanique possède une structuration verticale particulière et un schéma de migration verticale caractéristique.

La distribution verticale des couches de diffusion acoustique est connue pour varier dans le temps et dans l'espace. Temporellement, la distribution verticale pour une localisation donnée sera réorganisée entre le jour et la nuit, en raison des migrations nyctémérales ([Figure 2.7](#)). Spatialement, la structuration verticale sera affectée par des paramètres physico-chimiques tels que les couches de minimum d'oxygène ([Czudaj et al., 2021](#); [Youngbluth, 1975](#); [Aksnes et al., 2017](#)). Il en dé-

coule que la distribution verticale des couches de diffusion acoustique est liée aux gradients hydrologiques et aux fronts océaniques (Béhagle et al., 2016; Annasawmy et al., 2018; Kang et al., 2021; Ariza et al., 2022a; Chawarski et al., 2022), ainsi qu'au cycle saisonnier (Receveur et al., 2020b). Leur intensité et leur profondeur sont également corrélées, à l'échelle mondiale, avec des variables de surface telles que la température, la productivité de surface et la force du vent, ce qui permet de les étudier dans une perspective de biogéographie (Proud et al., 2017). Récemment, le terme "échobiome" a été introduit pour définir des régions où la communauté d'organismes résonant partage une distribution verticale similaire, sans pour autant qu'elles soient connectées géographiquement, ou composées des mêmes espèces (Ariza et al., 2022b).

2.4 Analyser la distribution verticale des organismes

L'étude de la distribution spatio-temporelle des couches de rétrodiffusion a été le principal objectif de ma thèse. Dans la littérature, une approche courante et naturelle pour analyser la distribution des organismes est d'étudier leur nombre, leur densité ou leur biomasse au sein des différentes couches de rétrodiffusion. Pour ce faire, une approche est de séparer verticalement les données a priori, puis de calculer des métriques pour chaque observation (e.g. Béhagle et al. 2014; Annasawmy et al. 2018). Or, si les limites verticales entre des écosystèmes contrastés varient, il peut être légitime de se demander à quelles profondeurs séparer les couches. Que faire si une couche d'organismes se trouve à la frontière et s'étend entre deux zones verticales ? De plus, bien que cette méthode puisse être cohérente et efficace, elle ne reflète pas la vision continue de la colonne d'eau (Sutton, 2013). Or, une des propriétés intrinsèques des données acoustiques réside dans cette continuité verticale. Une façon de considérer ce lien est d'utiliser le profil acoustique dans sa totalité (Lee and Staneva, 2020; Receveur et al., 2020a; Ariza et al., 2022a).

Toutefois, la dimensionnalité des données (chaque observation -ou ping- est un profil), ainsi que l'utilisation grandissante de sondeurs multifréquences, rendent l'analyse des bases de données acoustiques complexe. Il est alors essentiel de développer des méthodes d'analyse acoustique appropriées pouvant s'appliquer à des jeux de données conséquents (Benoit-Bird and Lawson, 2016; Boersch-Supan et al., 2017) et permettant d'exploiter les informations collectées tout en intégrant leur complexité.

2.4.1 Des échogrammes aux profils verticaux : deux visions complémentaires

Les bases de données acoustiques sont des matrices, généralement représentées sous forme d'images (échogrammes), permettant de visualiser la dynamique des données dans le temps ou dans l'espace (Figure 2.8a). Une observation acoustique isolée¹ peut également être représentée par un profil vertical, dont la forme renseigne sur la distribution verticale des organismes dans la colonne d'eau, ainsi que sur leur densité associée. On peut ainsi représenter les données d'une matrice comme un ensemble de courbes (Figure 2.8b). Ces deux types de représentations offrent chacun une perspective complémentaire. Au cours de ma thèse, j'ai principalement exploré la distribution verticale des organismes en analysant la forme des profils acoustiques. Dans cette représentation, l'information continue déroulée par les échogrammes (e.g. temporelles ou spatiales) est "perdue" visuellement, et seule l'intensité acoustique est exprimée en fonction de la profondeur. Cette manière de considérer les données nous permet d'appliquer des méthodes d'analyses de données fonctionnelles (Ramsay and Silverman, 2005).

2.4.2 Analyse de données fonctionnelles

Les Analyses des Données Fonctionnelles (FDA, Ramsay and Silverman 2005) correspondent à un ensemble de méthodes statistiques, souvent descriptives, permettant d'étudier et de décrire un ensemble de courbes, c'est-à-dire n'importe quelles données qui varient en fonction d'une valeur continue, comme la profondeur, la distance ou le temps. Ces méthodes sont donc particulièrement adaptées à l'océanographie, où une grande partie des données mesurées s'exprime en fonction du temps et de la profondeur, donnant lieu à des profils verticaux. Au sein des FDA, l'Analyse en Composantes Principales fonctionnelles (fPCA, functional Principal Component Analysis) permet de comparer les profils entre eux et d'identifier les profondeurs qui maximisent la variance du système.

La fPCA a été utilisée dans le cas de données univariées pour étudier les profils de température échantillonnés par des éléphants de mer du Sud (*Mirounga leonina*) (Nerini et al., 2010) ainsi que les schémas de plongée de ces grands plongeurs (Godard et al., 2020), ou pour étudier la variation de paramètres hydrologiques (Assunção et al., 2020). De plus, des approches bivariées (e.g. variations simultannées de tem-

1. Une observation acoustique peut correspondre à un ping ou à plusieurs pings échointégrés. D'un point de vue statistique, on considère cette observation comme un vecteur.

pérature et salinité) ont été développées pour étudier les motifs hydrologiques en 3D, se révélant particulièrement efficaces pour identifier les fronts (Pauthenet et al., 2017, 2018, 2019, 2021) ou pour définir des domaines océanographiques fonctionnels permettant d'étudier le comportement de prédateurs marins selon différentes conditions environnementales (Fonvieuille et al., 2023).

Au début de ma thèse, il m'est apparu évident d'appliquer les méthodes de l'analyse fonctionnelle aux données d'acoustique active afin d'étudier les écosystèmes mésopélagiques. Ces méthodes avaient le potentiel d'identifier des zones où la distribution des organismes diffère et de relier ces variations verticales à l'environnement. Au cours de ma thèse, deux articles d'A. Ariza, chercheur en bioacoustique marine, ont été publiés, appliquant ces approches à une échelle régionale et mondiale (Ariza et al., 2022a,b). Les travaux présentés dans cette thèse proposent des approches complémentaires.

Afin d'explorer le potentiel d'application des FDA en hydroacoustique et dans le but d'illustrer la méthode, j'ai choisi, pour exemple, d'étudier la structuration verticale d'organismes à trois stations (A, B, C) situées dans des zones contrastées de l'océan Indien Austral (Figure 2.8). Chacune de ces stations est composée d'une centaine de profils acoustiques, mesurés de nuit au 38 kHz. Notre objectif est ici d'examiner un cas simplifié -une fréquence (38 kHz) et une période (nuit)- et d'étudier comment attribuer statistiquement ces profils à la station respective à partir de l'analyse de la distribution verticale et de la densité des organismes. Cette exploration reflète le cheminement du traitement et de la compréhension des données acoustiques, ce qui a abouti aux méthodes utilisées dans les travaux de recherche présentés dans les deux prochains chapitres, ainsi qu'à des approches complémentaires encore en cours de réflexion.

De données discrètes à continues

Que l'on considère un ping ou une observation échointégrée, la donnée est discrétisée : un sondeur mesure un signal continu (une onde) qu'il va discrétiser avec une certaine résolution lors du processus de numérisation ; de même pour le principe d'échointégration qui ré-estime les échogrammes initiaux sur une grille plus grossière. On peut donc présumer que ces points discrétisés sont des échantillons d'une courbe sous-jacente continue, qui indiquerait la densité d'organismes distribués verticalement dans la colonne d'eau.

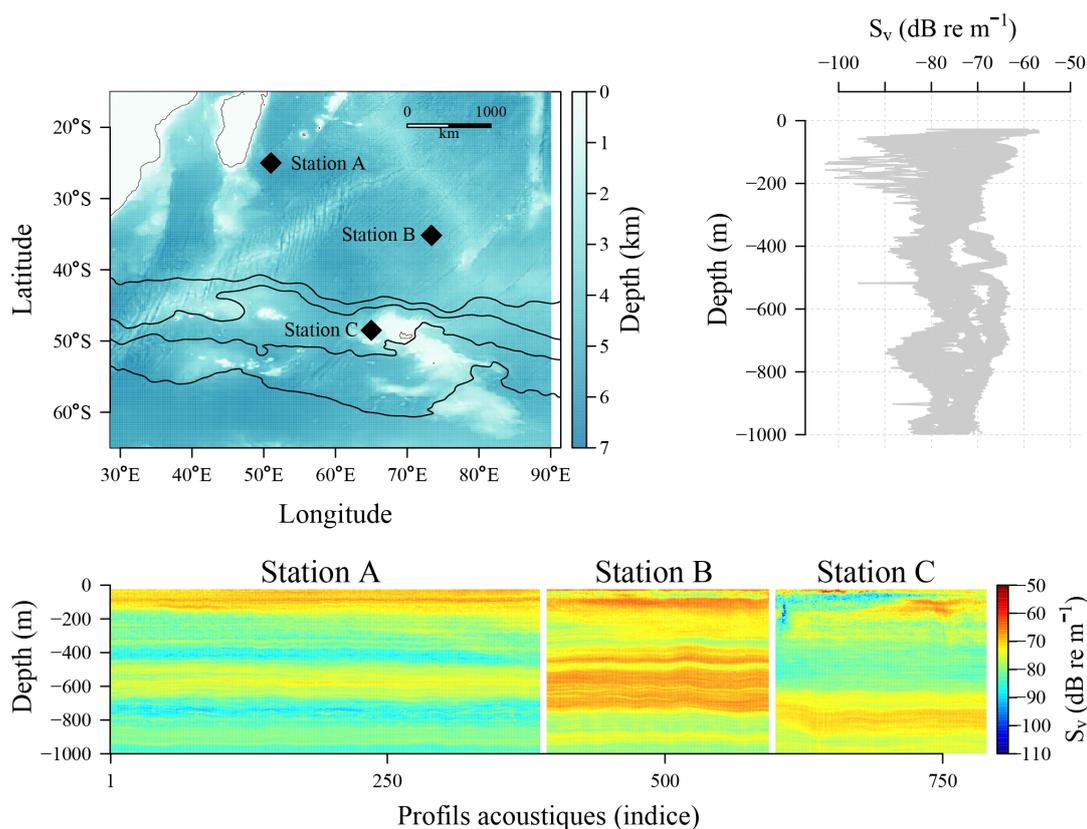


FIGURE 2.8 – (a) Trois stations d'échantillonnage contrastées dans l'océan Indien Sud. Les lignes noires représentent les fronts océaniques de la région d'après [Park et al. \(2019\)](#). Du nord au sud sont représentés la limite Nord du Courant Circumpolaire Antarctique (NB), le Front Sub-Antarctique (SAF), le Front Polaire (PF) et le Front du Courant Circumpolaire Sud-Antarctique (SACCF). Les données correspondent à plusieurs heures d'échantillonnage à la fréquence 38 kHz à chaque station. Les données sont représentées sous forme de courbes (b) ou sous forme d'écho-grammes (c).

La première étape pour de l'analyse de données fonctionnelles est de passer de ces données discrètes à des données continues. Cette étape permet généralement de réduire la taille de nos observations, en passant par exemple d'une courbe initiale décrite par ~ 500 points verticaux à une vingtaine de coefficients associés à des fonctions de base. Cette réduction de la dimension permet de résumer la complexité de la donnée, l'information relative à la courbe est contenue dans les coefficients. Pour illustrer cette étape, prenons un profil acoustique de la station B ([Figure 2.9](#)). Ce profil est constitué de nombreuses observations qui arrivent par paire $(z_1, S_{v1}), \dots, (z_P, S_{vP})$, où z est la profondeur (m) et S_v est l'énergie rétrodiffusée (dB re 1 m^{-1}). Nous pouvons exprimer S_{v_p} observée à la profondeur z_p par une fonction continue f telle que

$$S_{v_p} = f(z_p) + \varepsilon_p,$$

où le reste ε_p est espéré le plus petit possible. Nous exprimons f comme une com-

binaison linéaire de K fonctions de base connues $\Phi_1(z), \dots, \Phi_K(z)$ telles que

$$f(z) = \sum_{k=1}^K \alpha_k \Phi_k(z)$$

où les Φ_k sont des B-splines continues, des polynômes en morceaux de degré 3 avec des contraintes de continuité sur un certain nombre de profondeurs (appelées nœuds) (Ramsay and Silverman, 2005). Pour notre exemple, nous allons ici lisser nos données en fixant $K = 24$ fonctions de bases, ce qui donne un nœud tous les 40 mètres (Figure 2.9a).

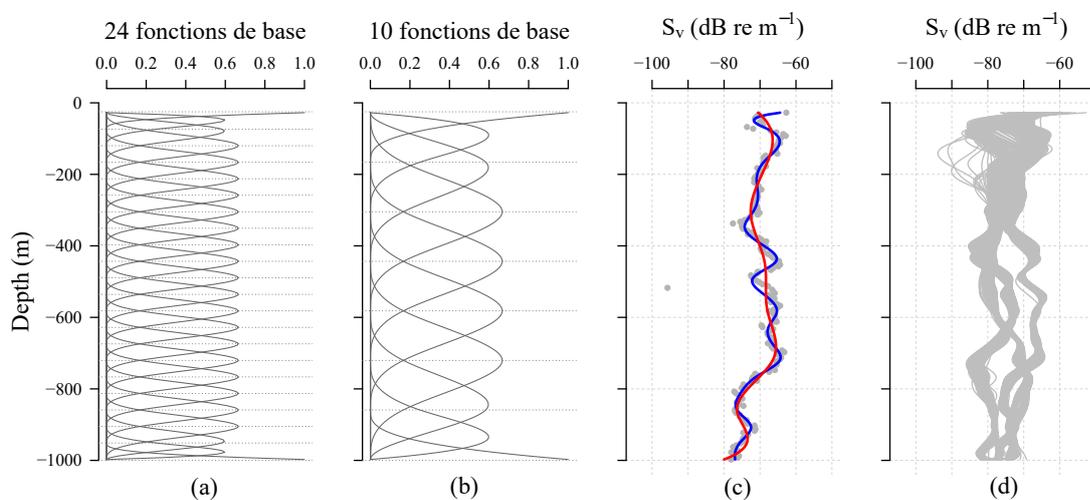


FIGURE 2.9 – (a) Système avec 24 fonctions de base. (b) Système avec 10 fonctions de base. (c) Profil acoustique de la station B. Les points gris sont les données acoustiques initiales. Les courbes bleue et rouge correspondent respectivement au lissage avec 24 et 10 fonctions de base. On observe ici que l'étape de lissage permet de retirer les valeurs incohérentes du profil (-95 S_v à 500 m de profondeur). (d) Résultat du lissage appliqué à l'ensemble des profils ($K = 24$).

La Figure 2.9 (d,e) représente les échogrammes et profils lissés à l'issue de la projection des données dans la base de B-splines. Cette étape a permis de représenter les profils initiaux d'environ 500 valeurs avec seulement 24 coefficients associés aux fonctions de base.

Analyse en Composante Principale fonctionnelle

Suite à cette étape de lissage, nous pouvons comparer les caractéristiques des courbes en étudiant les coefficients qui contiennent l'information sur leur forme. Notre objectif est de distinguer ces caractéristiques en modes principaux de variabilité. Pour ce faire, notre analyse repose sur des méthodes d'analyse au cœur desquelles se trouve l'Analyse en Composantes Principales (ACP). Cette méthode de statistique descriptive, largement utilisée en écologie, permet de regrouper les individus statistiques

dans un espace de dimensions plus réduites tout en maximisant la variance qui les différencie. Ici, l'ACP est appliquée aux coefficients des données fonctionnelles, ce qui correspond à une Analyse en Composantes Principales sur données fonctionnelles (fCPA en anglais, pour functional Principal Component Analysis). Cette considération n'est pas anodine, car elle tient compte explicitement de l'ordre d'acquisition des valeurs le long de la profondeur. En comparaison, une ACP classique ne tient pas compte de l'ordre d'arrivée des variables, et une permutation des données acoustiques donnerait des résultats statistiques similaires avec cette méthode.

Afin d'appliquer la fPCA, les coefficients c_k , avec $k \in \{1, \dots, K\}$, calculés dans la section précédente sont stockés bout à bout dans une matrice \mathbf{X} de taille $N \times K$, où N est le nombre d'individus (de profils) et où chaque ligne correspond au vecteur $\mathbf{c}_n = (c_1, \dots, c_K)'_n$. L'analyse en composantes principales se base sur les déviations des observations statistiques par rapport à la moyenne des observations $\bar{\mathbf{c}} = (\bar{c}_1, \dots, \bar{c}_K)'$, où \bar{c}_k est la moyenne empirique des coefficients k . En soustrayant ce vecteur moyen à chaque ligne de \mathbf{X} , nous obtenons la matrice centrée \mathbf{C} . Suivant la nomenclature de Pauthenet et al. (2017), l'fPCA vise à résoudre le problème des valeurs propres suivant

$$\mathbf{V}\mathbf{W}\mathbf{b}_l = \lambda_l \mathbf{b}_l,$$

où \mathbf{b}_l est le l^{eme} vecteur propre associée à la valeur propre λ_l . La matrice $\mathbf{V} = \frac{1}{N}\mathbf{C}'\mathbf{C}$ de taille $K \times K$ correspond à la matrice de variance-covariance des coefficients. La matrice \mathbf{W} de taille $K \times K$ assure l'équivalence métrique entre le problème fonctionnel et sa version discrète, elle est constituée des produits scalaires des fonctions de base

$$\mathbf{W} = \int \Phi(z)\Phi'(z)dz, \tag{2.6}$$

avec $\Phi(z) = (\Phi_1(z), \dots, \Phi_K(z))$.

Suite à cette étape, chaque valeur propre λ_l contient une proportion d'information (au sens de la variance) du jeu de données initial. Les vecteurs propres peuvent être classés par ordre croissant selon la valeur propre associée. Dans notre cas d'exemple (profils au 38 kHz de nuit à trois stations), les deux premières valeurs propres permettent d'expliquer 90 % de la variabilité de notre jeu de données lissé. Nous allons détailler ce que représente cette variabilité et ce contiennent les 10 % de variabilité restant.

Chaque vecteur propre (associé à chaque valeur propre) génère une fonction propre $\xi_l(z)$, appelé mode vertical (VM, Pauthenet et al., 2017). Chaque VM s'interprète

comme une déformation du profil fonctionnel moyen $\bar{x}(z)$ calculé comme suit

$$\bar{x}(z) = \sum_{k=1}^K \bar{c}_k \Phi_k(z). \quad (2.7)$$

L'effet des différents VMs peut être représenté en ajoutant ou en soustrayant les fonctions propres au profil moyen

$$\bar{x}(z) \pm \sqrt{\lambda_l} \xi_l(z).$$

La déformation associée aux quatre premiers VMs est présentée [Figure 2.10](#).

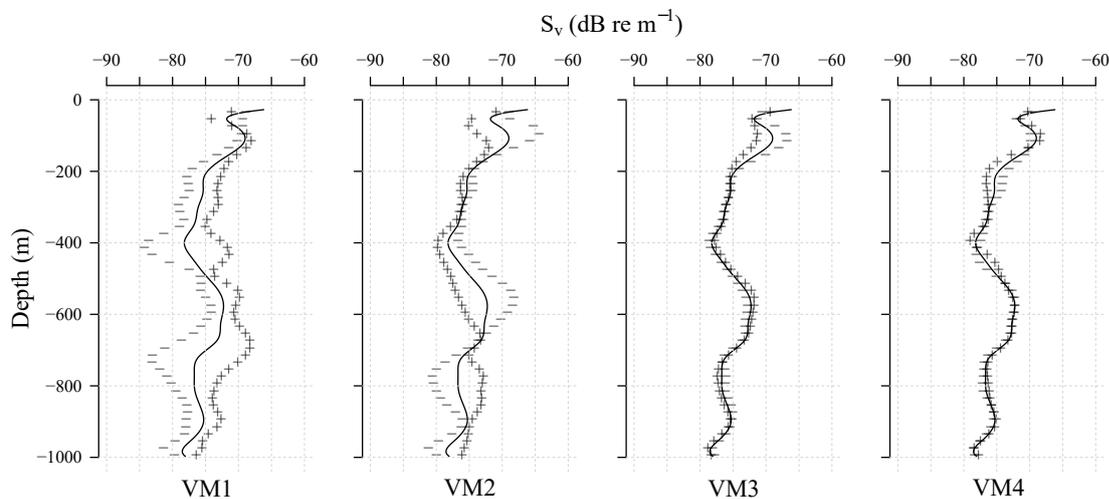


FIGURE 2.10 – Déformation du profil moyen (trait noir) associée aux quatre principaux modes verticaux (VM) issus de la fPCA. Les courbes "+" et "-" correspondent respectivement à l'effet de l'ajout et du soustrait des fonctions propres.

Chaque observation initiale est une combinaison des déformations verticales identifiées. L'intensité des déformations est donnée par les composantes principales (PC) notée y_l associés à chaque valeur propre λ_l , avec

$$y_l = \mathbf{C}\mathbf{W}^{-1/2}\mathbf{b}_l.$$

On peut ainsi projeter les observations dans un espace de dimension réduite. Sur ces plans, chaque point représente la nouvelle coordonnée d'une courbe pour un axe donné ([Figure 2.11](#)). Une observation définie par une valeur de composante principale positive pour l'axe des abscisses du premier plan factoriel (PC1-PC2), aura un profil proche de la courbe "+" en (VM1, [Figure 2.10](#)).

Suite au calcul des nouvelles coordonnées (PC), nous pouvons classer nos observa-

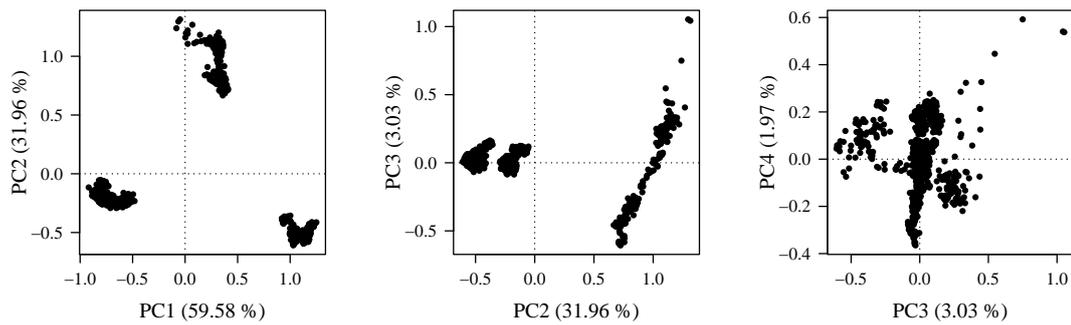


FIGURE 2.11 – Projection des observations acoustiques dans les trois premiers plans factoriels (PC1-PC2; PC2-PC3; PC3-PC4). Chaque axe est associé à une déformation verticale présentée Figure 2.10. Chaque coordonnée (x, y) d'un point indique l'intensité de la déformation de la courbe par rapport aux deux axes.

tions initiales. Nous utilisons ici les deux premières composantes principales. Une large gamme de méthodes de classification existe, et nous utiliserons ici la méthode de Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) avec le critère de Ward. Ce critère permet de minimiser la variance (ou l'inertie) intra-groupe, ce qui revient à maximiser l'inertie inter-groupe (Ward Jr and Hook, 1963). Le dendrogramme nous indique qu'une partition en 3 groupes du nuage de points est optimale (Figure 2.12a). Le résultat de la classification dans le plan factoriel indique effectivement une classification cohérente des observations initiales (Figure 2.12b). Chaque observation acoustique se voit attribuer un groupe. Il est possible ainsi de représenter le résultat de la classification sur les échogrammes (Figure 2.12d) ou sur les profils (Figure 2.12c). Dans ce cas idéalisé, nous avons attribué la totalité des observations acoustiques ($n = \sim 750$) à leur stations d'échantillonnages. Cela souligne que la forme des courbes au 38 kHz permet de discriminer les trois stations, et également la stabilité de la distribution des organismes entre les différentes stations.

La classification des PCs est une approche permettant de discriminer des groupes où la distribution verticale des organismes dans la zone mésopélagique serait différente, mais d'autres méthodes permettent de considérer les PCs de façon complémentaire. Par exemple, représenter les PCs en fonction de leur index (ou de la latitude ou du temps) permet d'utiliser une méthode d'identification de ruptures appliquées à des séries temporelles. Cette approche est particulièrement intéressante, car elle tient compte du lien dans la succession horizontale des données, au même titre que les FDA nous ont permis de tenir compte de leur lien vertical. Combiner ces deux aspects permettrait donc de suivre géographiquement ou temporellement (selon l'axe des abscisses) l'évolution de la structuration verticale des écosystèmes méso-

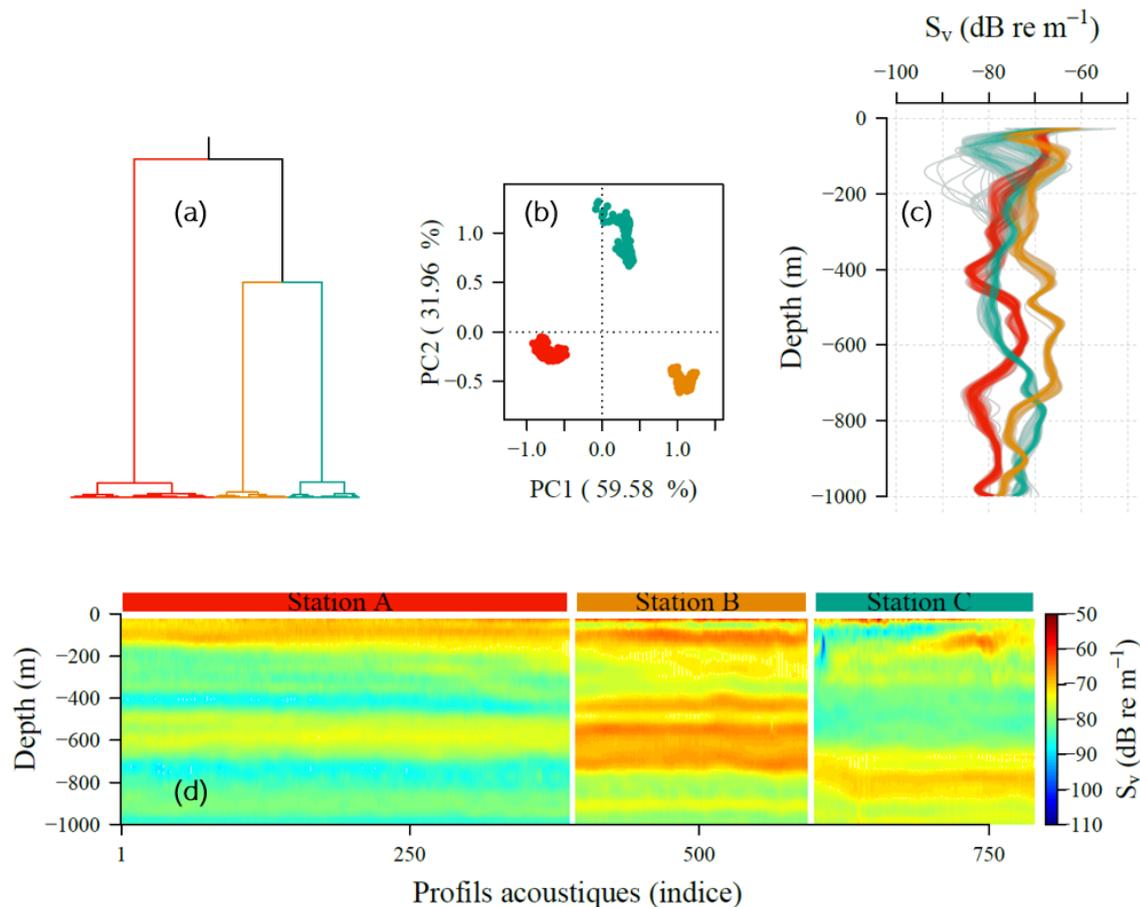


FIGURE 2.12 – (a) Résultats de la classification ascendante hiérarchique réalisée à partir du premier plan factoriel (PC1-PC2, représentant 90 % de la donnée). Une partition en trois groupes est optimale. Les résultats sont représentés dans le premier plan factoriel (b), sur les profils verticaux (c) et sur l'échogramme (d). On associe statistiquement 100 % des observations à sa station correspondante.

pélagiques. Pour ce faire, nous utilisons la méthode d'identification des transitions (package 'ruptures'; [Truong et al. \(2020\)](https://centre-borelli.github.io/ruptures-docs/); <https://centre-borelli.github.io/ruptures-docs/>) sur les 4 premières composantes principales obtenus précédemment. Cette méthode permet d'identifier plusieurs points de transition dans une série temporelle multivariée (ici, nos 4 PCs). Appliquée à notre problème, nous identifions deux ruptures principales dans les séries de PCs, permettant d'identifier la transition entre les 3 stations (Figure 2.13). Autrement dit, ici la variabilité des PCs au sein d'une station est faible, mais varie abruptement lorsque l'on change de station. Dans le cadre de mes recherches, j'ai appliqué cette méthode qui me paraît pertinente pour identifier statistiquement des transitions dans la forme verticale de profils en considérant les variations conjointes de composantes. Toutefois, l'intrication spatio-temporelle (voir Section 2.4.3) et la résolution des données ont été des freins à l'application de cette méthode dans le cadre de cette thèse (résultats non présentés) mais elle me semble particulièrement utile pour identifier des transitions

spatiales dans la structuration verticale de la faune pélagique, et permettrait d'identifier des transitions fines au sein d'une station (étude fine-échelle) mais également lors de passages de fronts océaniques.

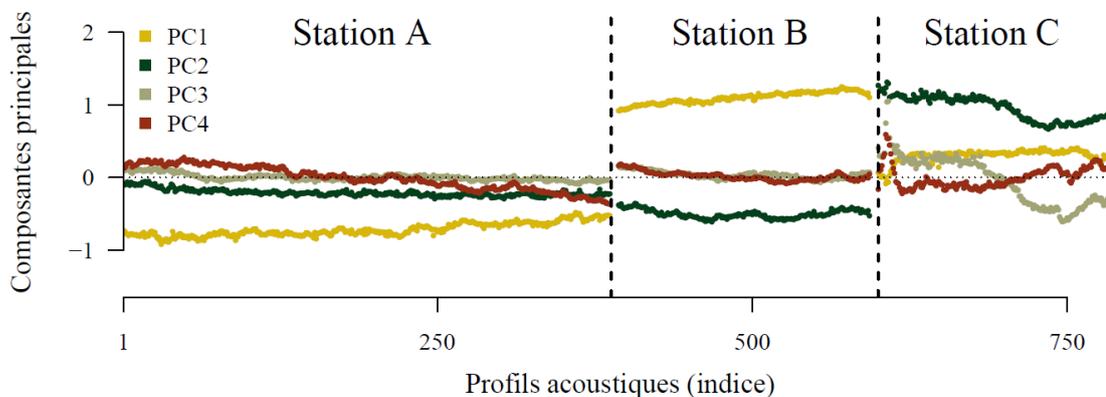


FIGURE 2.13 – Séries temporelles des quatre premières composantes principales (PC) issues de la fPCA. Les valeurs des deux premières PCs révèlent des transitions abruptes entre les stations, tandis que les variations des PCs 3 et 4 sont moins marquées, contribuant ainsi moins à l'identification des zones de transition. Les zones de *rupture* sont identifiées statistiquement (représentées par les lignes verticales pointillées)

Reconstruction du signal

Nous examinons ici un aspect central de la fACP, qui consiste à reconstruire chaque courbe comme une somme des modes verticaux identifiés, pondérés par leurs composantes principales. C'est un aspect qui me semble particulièrement important pour comprendre la classification réalisée : lorsque l'on classe nos observations dans le plan premier factoriel, nous n'utilisons ici que 90 % de la variabilité initiale. Mais qu'est-ce que cela signifie ? Pour se le représenter, il est possible de reconstruire nos observations originales dans cet espace réduit, c'est-à-dire reconstruire les courbes avec 90 % de leur forme. Pour cela, nous pouvons reconstruire une "véritable" observation acoustique (c'est-à-dire reconstruire des données dans la même unité que les données originales) en additionnant les q premiers VMs pondérés par les PCs prédites (ici $q = 2$), en utilisant :

$$P_n^{(q)}(z) = \bar{x}(z) + \sum_{k=1}^q y_{n,k} \xi_k(z), \quad (2.8)$$

où $n = 1, \dots, N$ est l'indice de la courbe dans la matrice, $k = 1, \dots, q$ est le numéro du mode, z est la profondeur en mètres ($z \in [25, 1000]$), \bar{x} est le profil moyen (Equation 2.7) et $y_{n,k}$ correspond à la valeur de la PC- k associée à la fonction propre ξ_k pour l'observation n . La figure Figure 2.14 représente trois courbes tirées au ha-

sard, chacune issue d'une station différente. Chaque observation est représentée de 3 manières différentes : on représente les données initiales (non lissées), puis la reconstruction du profil lissé en utilisant 100 % de la variabilité (c'est-à-dire tous les modes verticaux), puis en utilisant les 2 premiers modes de variabilité (soit 90 % de la variabilité).

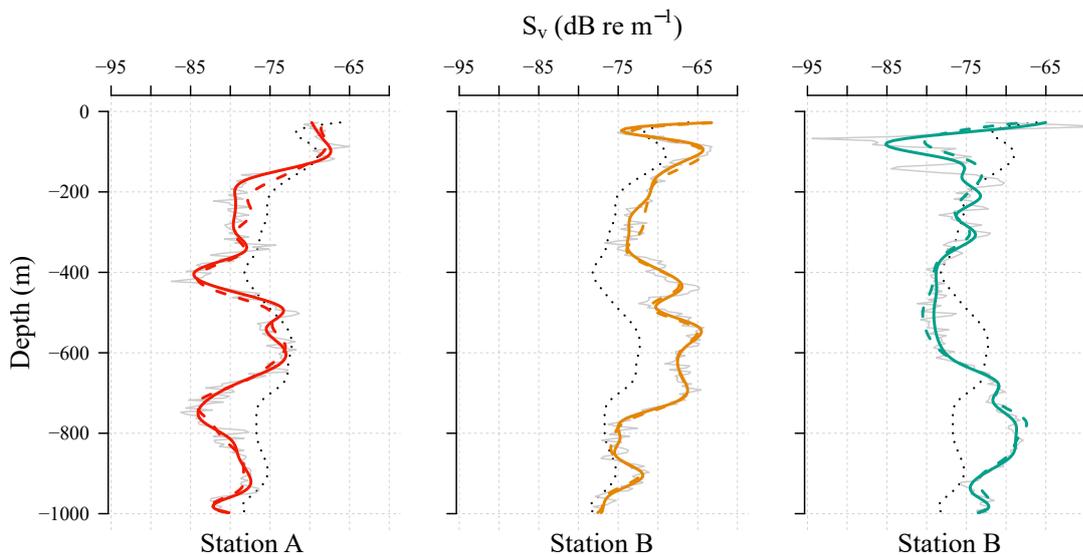


FIGURE 2.14 – Représentation de trois profils originaux (gris), un par station, de gauche à droite : A, B, C (la couleur indique l'appartenance à une station). Chaque profil est reconstruit dans sa forme lissée avec 90 % (trait pointillé) et 100 % (trait plein) de l'information. Le profil moyen (pointillé noir) est donné pour référence. Notons que la reconstruction peut surestimer, ou sous-estimer la courbe initiale.

Il est important de souligner ici, que deux modes permettent de rendre compte de la quasi-totalité de la variabilité des profils lissés. On observe toutefois de faibles différences dans la forme des profils reconstruits, qui sont à imputer aux 10 % d'information non utilisée (contenue dans les modes verticaux restants). De plus, la reconstruction incomplète des profils peut aussi bien sur-estimer le signal original (par exemple, entre 100-200 m sur la courbe bleue pointillée) que le sous-estimer (par exemple, entre 400-600 m sur la même courbe). Il est également important de rappeler qu'une ACP décrit un jeu de données par rapport à un individu statistique (mais généralement non représentatif), la moyenne (représentée en pointillés noirs sur la figure [Figure 2.14](#)). Ici, la moyenne est le centre de gravité de notre plan factoriel (le point de coordonnée $(0, 0)$), mais nous pouvons voir que nos observations sont toutes éloignées de cet individu moyen.

La reconstruction des échogrammes permet de plus facilement se représenter la reconstruction des profils en utilisant 90 ou 100 % de l'information ([Figure 2.12](#) et [Figure 2.15](#)). Reconstruire avec 100 % des modes de variabilités permet de retrou-

ver les données initiales lissées (correspondant à la Figure 2.9). Reconstruire (ou classer) notre jeu initial avec 90 % de la variabilité permet d'identifier les structures principales de nos profils en s'affranchissant d'un pourcentage de variabilité que l'on considère comme du bruit. Notamment, la variabilité dans les 400 premiers mètres n'est plus présente dans les profils "simplifiés" (données reconstruites à 90 %, Figure 2.15). Toutefois, ces échogrammes "simplifiés" ont modifié la variabilité "réelle" observée dans nos données, notamment sur la variabilité de la station B.

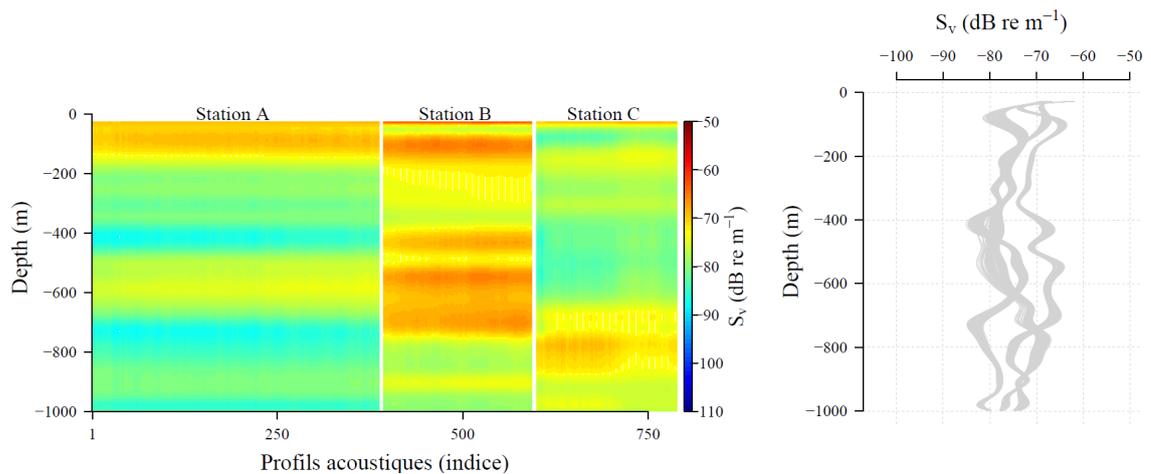


FIGURE 2.15 – Échogramme et profils reconstruits avec seulement les deux premiers modes de variabilités ($\sim 90\%$ de la variabilité).

Ces points sur la considération des données ont été à la base de la réflexion sur l'utilisation des FDA et de son application en écologie marine. Notamment, la reconstruction de profils utilisant un certain nombre de composantes est une notion centrale utilisée dans le Chapitre 4 à des fins de modélisation de la distribution verticale des organismes dans des zones contrastées de l'océan Indien Sud.

2.4.3 Analyser l'intrication spatiotemporelle et multivariée

L'exemple précédent a illustré les capacités d'analyse approfondie offertes par la fPCA, en se concentrant sur une seule variable (38 kHz) et en ne prenant en compte que les observations mesurées de nuit. Cependant, il est important de noter que la réalité des bases de données acoustiques est plus complexe, avec des données multivariées (plusieurs fréquences) et toujours associées à un contexte variable au plan spatiotemporel. Lorsque l'on échantillonne l'océan à partir d'un navire, de manière continue le long de la trajectoire, on évolue spatialement en même temps qu'on évolue cycliquement dans le temps (alternance jour/crépuscule/nuit/aube).

Nous allons étendre notre exemple précédent, pour illustrer la possibilité d'analy-

ser les variations conjointes de 2 fréquences acoustiques (18 et 38 kHz) partageant la même portée (~ 1000 m) et d'étudier la variabilité temporelle intrinsèque aux données. Nous n'allons pas détailler de nouveau la méthode statistique, l'approche multivariée appliquée à des profils partageant la même gamme de profondeur est détaillée dans l'article de [Pauthenet et al. \(2017\)](#). Nous allons nous concentrer sur l'interprétation des résultats dans le cas de données acoustiques. Les données sont lissées dans la même base que précédemment ([Figure 2.16](#)), qui est la même pour les deux fréquences. Cette fois-ci, nous allons également estimer les périodes associées à nos observations à partir de l'angle solaire : nuit $\leq -18^\circ$; jour $\geq 18^\circ$; $-18^\circ <$ aube et crépuscule $< 18^\circ$. Nous pouvons voir que la distribution spatiotemporelle des organismes est plus complexe au sein et entre les différentes stations. Par ailleurs, la représentation sous forme de profils ne permet plus de discriminer visuellement des schémas de distribution entre les stations ([Figure 2.16](#)).

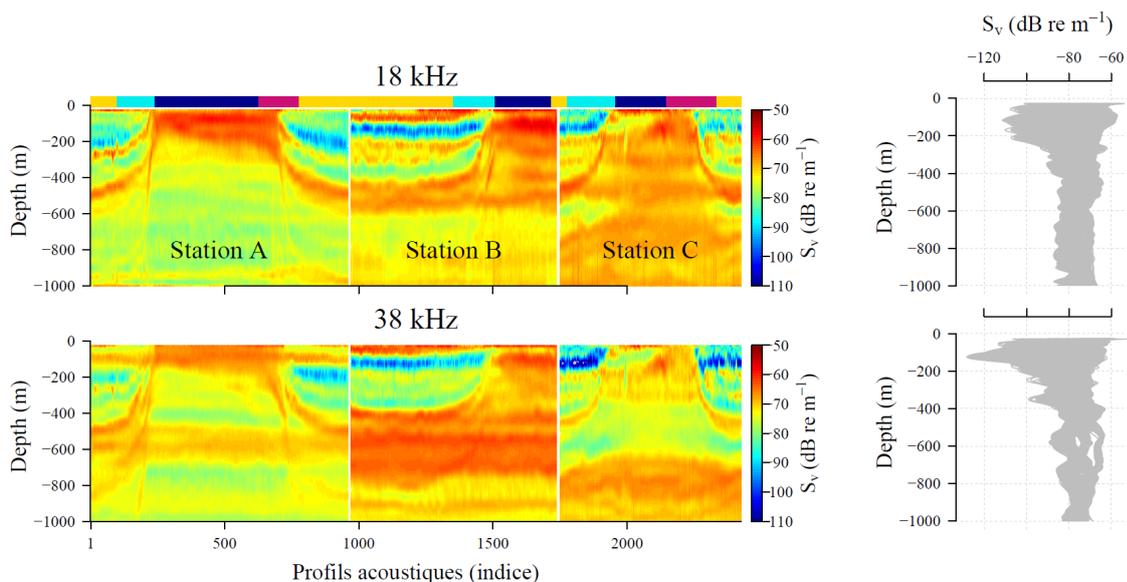


FIGURE 2.16 – Échogrammes et profils des stations A, B, C étendus pour intégrer des observations de migrations verticales (aube, crépuscule) et la période de jour. Les couleurs indiquent la période de l'observation estimée à partir de l'angle solaire associé à la mesure : nuit - bleu, aube - fushia, jour - jaune, crépuscule - cyan.

Contribution des fréquences

L'interprétation du signal acoustique peut être limitée dans le cas des études monofréquences, limitant notre perception des changements de communautés ([Dornan et al., 2019](#)). Il est possible de mieux considérer ces transitions en utilisant des données multifréquences, permettant d'intégrer un plus large éventail de la communauté mésopélagique, et ainsi de mieux caractériser une zone donnée.

Les 3 premières PCs de la fPCA appliquée à ce nouveaux jeu de données contribuent

à hauteur de 80 % de la variabilité. Désormais, chaque point d'un plan factoriel est une projection qui représente au mieux la variance au sein des couples de profils mesurés simultanément à 18 et 38 kHz (Figure 2.17a,b). L'axe 1 (axe des abscisses du plan factoriel 1) montre une transition des valeurs de PC, qui semble être reliées par des valeurs continues entre plusieurs noyaux de densité. L'association de couleurs à chacune des observations permet d'observer que les profils associés à des périodes de nuit (bleu) ont des coordonnées négatives le long de l'axe 1 (à quelques exceptions près), et les observations associées à des périodes de jour (jaune) sont situées dans la partie positive de l'axe. Les périodes associées à l'aube et au crépuscule (respectivement fushia et cyan) semblent connecter les deux périodes les plus denses (jour et nuit), même si une plus grande variabilité est observée pour certaines stations (notamment le cadre en bas à droite du plan factoriel). L'axe 2, quant à lui, ne permet pas de discriminer entre le jour et la nuit. Le second plan factoriel semble, lui, distinguer les trois différentes stations.

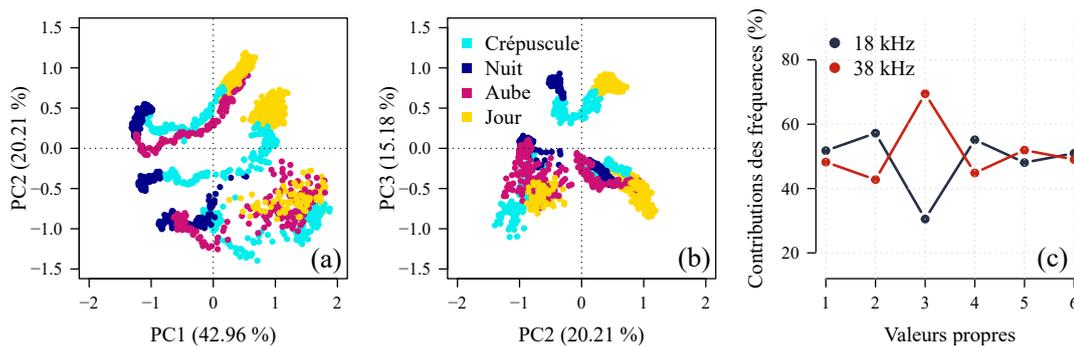


FIGURE 2.17 – (a) Premier plan factoriel de la fPCA. Le premier axe (PC1) oppose des observations acoustiques de nuit (PCs négatives) et de jour (PCs positives) reliées par des observations d'aube et de crépuscule. (b) Second plan factoriel. Cette fois-ci, les axes ne discriminent plus les périodes, mais rassemble les profils d'une même stations. (c) Contribution des variables (ici, les fréquences 18 et 38 kHz) au six premiers modes de variabilité.

L'aspect multifréquence introduit également une nouvelle métrique, la contribution (Figure 2.17c). La contribution d'une fréquence à un pattern de variabilité peut indiquer une réponse particulière d'une communauté à cette fréquence, et l'associer à une zone ou une période. Ici, la fréquence 18 kHz contribue majoritairement aux modes 1 et 2, tandis que le 38 kHz contribue largement au mode 3.

Afin d'interpréter la position des courbes le long des axes principaux, les déformations associées à ces modes sont représentées Figure 2.18. Cette fois-ci, chaque axe va générer deux fonctions propres, une par variable (i.e. fréquence acoustique). Si nous nous intéressons de plus près à la première composante, elle est associée à la différence de volume rétrodiffusé, principalement dans les 400 premiers mètres de

la colonne d'eau. Cette déformation correspond aux changements de densité bien connus lors des migrations nyctémérales. Remarquons que les déformations pour chaque fréquence sont plus ou moins importantes en fonction de la contribution de celle-ci à chaque mode (rappelé en % pour chaque VM sur la figure [Figure 2.18](#)). Ainsi, les observations positives sur l'axe 3 présentent une couche dense de rétrodiffusion au 38 kHz entre 400 et 800 m, couplée à un système en 3 couches mesuré au 18 kHz : une couche en surface, une entre 200 et 400 m puis entre 400 et 600 m.

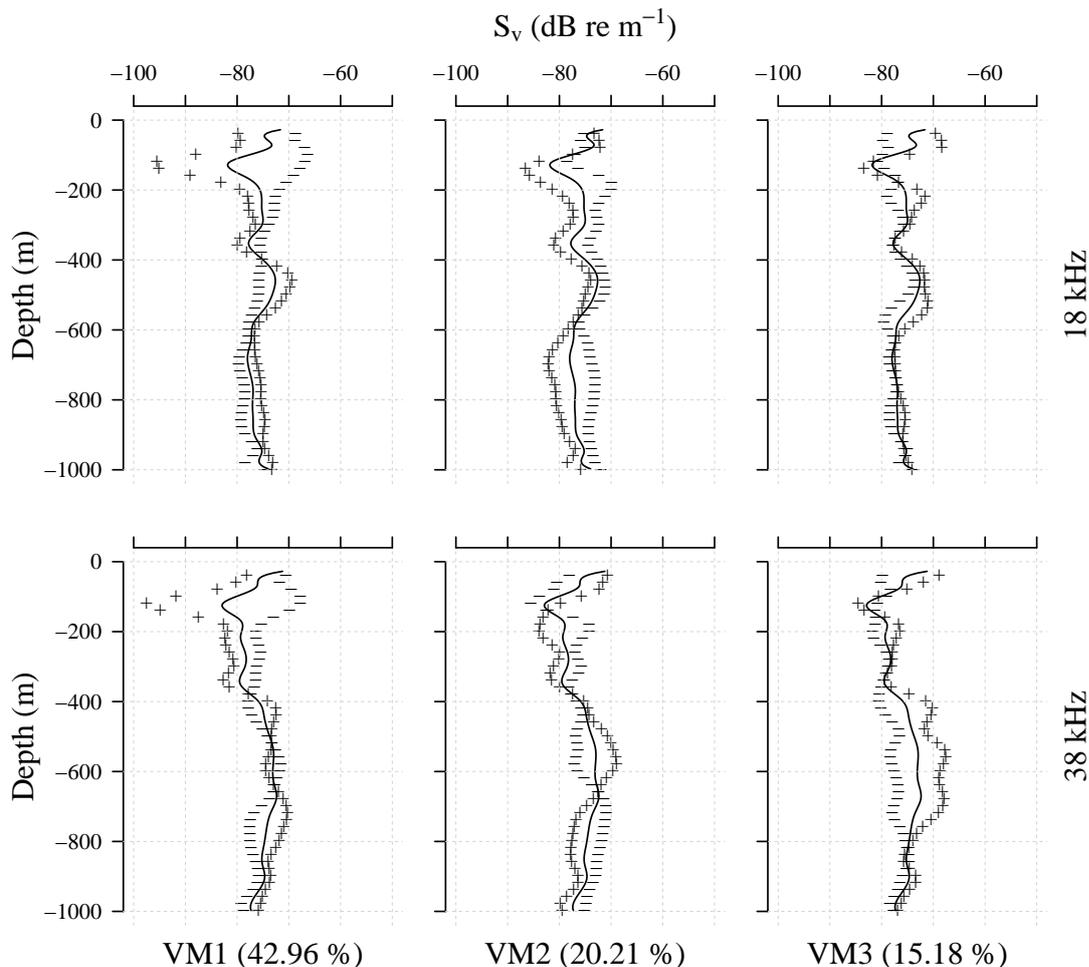


FIGURE 2.18 – Les trois principaux modes verticaux de la fPCA. Cette fois-ci, chaque mode indique la déformation simultanée des profils à 18 (haut) et 38 kHz (bas) par rapport à leur profil moyen respectif (trait noir). Les profils associés à des valeurs de composantes positives auront une forme "+", et inversement pour la courbe "-".

Analyse de la variation temporelle

Dans la littérature, la variabilité temporelle est considéré de différentes manières : certaines études séparent les données temporellement avant l'analyse en utilisant l'angle solaire comme information discriminante (e.g. [Béhagle et al. 2016](#)), ou se concentrent sur une seule période (e.g. [Irigoién et al. 2014](#)). Une autre approche est

de séparer les périodes de jour et de nuit en utilisant des mesures statistiques (e.g. [Boersch-Supan et al. 2017](#); [Receveur et al. 2020b](#)).

Dans notre cas d'exemple, la première composante semble présenter un cycle, alternant entre des valeurs négatives puis positives ([Figure 2.17](#)), associé à des déformations de profils, reflétant la densité d'organismes dans les 400 premiers mètres de la colonne d'eau, ce qui suggère que cette composante est liée au processus de migrations verticales. Il est possible de représenter la dynamique temporelle de ce mode en représentant les valeurs de composantes principales en fonction de l'heure de la journée, comme des données circulaires (bibliothèque `circular`, R). Dans cette représentation, le niveau 0 est le profil moyen et chaque isoligne est une isoforme de profil ([Figure 2.19a](#)). Ainsi, pour la PC1 la déformation des profils suit une isoligne en fonction de la période (nuit ou jour), puis transitionne entre ces deux systèmes au crépuscule et à l'aube (notez que le temps est ici en heure locale). Afin de mieux comprendre l'effet de la composante 1 sur la forme des profils, et donc l'effet du cycle circadien sur la distribution d'organismes dans la colonne d'eau, il est possible de fixer le temps t et de reconstruire tous les profils avec la composante associée, puis passer à $t + 1$ et recommencer le processus jusqu'à avoir couvert les 24 heures d'une journée ([Figure 2.19b,c](#)). En procédant ainsi, on observe clairement qu'une période stable couvre toute la nuit, une période stable couvre le jour, et des périodes de transition indiquent une redistribution verticale de la biomasse.

Dans la représentation classique d'un échogramme, temps et espace sont généralement entremêlés. Or, l'axe du temps représenté en abscisse fait coexister des formes de profils qui ne peuvent pas exister en même temps. De plus, la vision "oblique" des migrations que l'on voit sur les échogrammes est également biaisée car elle empêche de constater qu'à un temps t , c'est toute la station qui migre d'un tenant, en 1 à 2 heures. Pour [Boersch-Supan et al. \(2017\)](#), il est impératif de chercher à tirer le meilleur parti des données acoustiques en utilisant des cadres d'analyse qui abordent de manière adéquate la variabilité spatio-temporelle inhérente à ces bases de données. Je pense que la fPCA est particulièrement adaptée à cette question et permettrait un suivi dynamique des migrations nyctémérales et de leurs différences à travers la forme des profils. De plus, une approche intéressante pour étudier la variété spatio-temporelle est de ne pas séparer les données a priori par période (basée sur l'angle solaire) mais plutôt de chercher des métriques statistiques qui nous permettraient de l'étudier. Ici, la reconstruction temporelle des données a été effectuée sur des valeurs médianes de PC1, mais chaque station a en réalité sa variabilité temporelle

FIGURE 2.19 – Vision dynamique du système pélagique. Représentation des valeurs de la 1ère composante principale (gauche) en fonction de l'heure de la journée (représentation cyclique). (Haut) 18 kHz. (Bas) 38 kHz. Le trait noir représente la valeur de déformation 'nulle' par rapport à la moyenne. Chaque isoligne représente une isoforme des profils. Le mode 1 indique que les changements de formes de profils ont lieu entre le jour et la nuit. Les échogrammes et les profils représentent de façon complémentaire la structuration des organismes pélagiques en fonction de l'heure de la journée.

qui lui est propre.

Identifier des schémas spatiaux et/ou temporels

Enfin, résumer les données en modes principaux de variabilité et interpréter ces modes nous permet de classer nos observations en fonction de notre question de recherche. Par exemple, classer les 3 premières composantes en 2 groupes permet d'obtenir un groupe de profils de jour et un groupe de nuit, malgré des variabilités spatiales (Figure 2.20a). À l'inverse, classer uniquement les composantes 2 et 3 (en omettant la 1ère) en trois groupes nous permettra de retrouver statistiquement les trois stations, indépendamment de la variabilité temporelle (Figure 2.20b). Ainsi, chaque observation acoustique peut appartenir à ces groupes différents, en fonction de ce qu'on cherche à discriminer et/ou étudier.

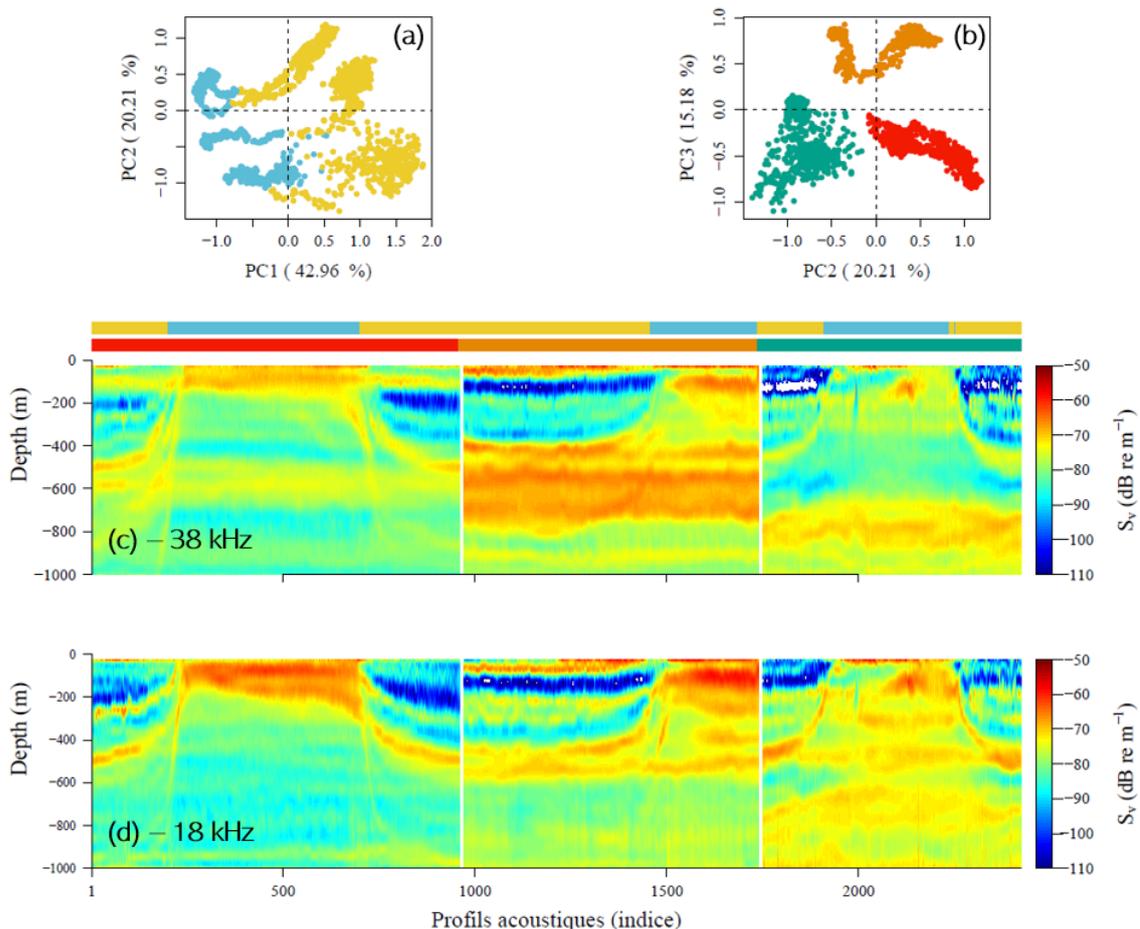


FIGURE 2.20 – Résultats de classification de la fPCA permettant d'identifier des modes de variabilités temporels ou spatiaux. (a) Classifier les profils acoustiques à partir des 3 premières PCs en deux groupes regroupera les observations de jour et de nuit indépendamment des stations. (b) Classifier les mêmes observations à partir des PCs 2 et 3 en trois groupes permettra de regrouper les stations, indépendamment de la période de l'observation. Les échogrammes au 18 et 38 kHz ont représentés en (c) et (d) avec les barres de couleurs correspondant aux résultats des 2 classifications.

2.5 Application à des travaux de recherches

Nous avons présenté une méthode d'analyse permettant de considérer à la fois la variabilité horizontale, verticale et temporelle des écosystèmes mésopélagiques, en considérant la variation conjointe des profils enregistrés à 18 et 38 kHz. Cette approche a permis de ne pas séparer les données verticalement a priori, mais d'identifier les profondeurs maximisant la variabilité verticale. Les résultats de cette approche, qu'elle soit univariée ou multivariée, permettent de répondre à un large éventail de problématiques évoquées dans l'introduction de cette section. Différentes étapes ou considérations de la donnée sont utilisées dans les deux prochains chapitres, afin d'étudier puis d'estimer la distribution d'organismes dans la zone contrastée de l'océan Indien Sud.

Jusqu'alors, ces méthodes statistiques pour données fonctionnelles étaient appliquées

à des profils partageant les mêmes gammes de profondeurs (e.g. Pauthenet et al., 2017). Or les variables peuvent avoir des portées distinctes, et notamment en acoustique active. Pour répondre à cette contrainte, nous avons développé une extension de la méthode proposée par Pauthenet et al. (2017) pour étudier la variation d'observations décrite par des variables (ici, des fréquences acoustiques) ne possédant pas la même portée verticale. Alors que des approches d'analyses similaires ont été présentées dans une étude récente d'Ariza et al. (2022a), notre contribution réside dans l'utilisation d'une approche statistique permettant de ne pas séparer verticalement les profils pour appliquer la fPCA (Chapitre 3). D'autres aspects des FDA, telles que la reconstruction des observations par combinaison linéaire des modes verticaux, ont été utilisées pour des exercices d'écorégionalisation (Chapitre 4).

Chapitre 3

Réponse des écosystèmes mésopélagiques dans une zone de transition océanique

3.1 Contexte

Ce chapitre présente les résultats obtenus dans la région des îles Saint-Paul et Amsterdam (SPA). Ces territoires français sont situés dans la zone subtropicale de l'océan Indien, sur la dorsale Sud-Est Indienne ([Johnson et al., 2000](#)). Ils comptent, avec les archipels Crozet et Kerguelen, parmi les territoires insulaires les plus isolés au monde. De par leur éloignement des continents, ces îles demeurent relativement préservées des activités humaines, permettant par exemple de conduire des programmes de mesures du CO₂ atmosphérique sur l'île d'Amsterdam. Ces îles abritent des écosystèmes terrestres et marins uniques, mais cet isolement ne les préserverait pas des menaces anthropiques pesant sur leur biodiversité ([Phillips et al., 2016](#)).

Le cœur de la Zone Économique Exclusive (ZEE) de SPA est classé depuis 2016 comme réserve naturelle nationale (RNN) au sein des Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF). Cette aire marine protégée a été ajoutée à la liste verte de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) en 2018 et inscrite au patrimoine mondial de l'Organisation des Nations unies pour l'éducation, la science et la culture (UNESCO) en 2019. Suite au renforcement de la protection des eaux entourant les archipels de Crozet et de Kerguelen en 2016 ([Koubbi et al., 2016](#)), une seconde phase d'extension de la réserve a eu lieu en 2021 avec pour objectif de

renforcer la protection autour de Saint-Paul et Amsterdam. Sous l'impulsion des TAAF, la communauté scientifique a été mobilisée pour identifier et cartographier les zones à forts enjeux écologiques au sein de la ZEE lors de deux ateliers qui se sont tenus en avril et juin 2021. Ce projet a conduit à l'extension de la réserve à l'ensemble des mers, des territoires et des ZEE en 2021. Une zone de protection renforcée a également été créée, regroupant l'ensemble des zones de haute valeur écologique identifiées par la communauté scientifique. L'issue de cette extension a été annoncée en février 2022 lors du One Ocean Summit (Brest), ajoutant ainsi environ 1 million de km² à la réserve, en faisant d'elle aujourd'hui la deuxième plus grande aire marine protégée du monde.

Les travaux présentés dans cette section ont été menés dans le cadre du groupe de travail de ces ateliers et ont contribué au dossier d'extension de la Réserve naturelle nationale des Terres Australes et Antarctiques Françaises (Pagniez et al., 2021). Nous avons identifié des zones présentant des structures verticales et des densités acoustiques cohérentes en accord avec d'autres résultats, notamment la classification abiotique de la région en trois principales régions (Sergi, 2021). Nous avons communiqué nos résultats au moyen d'un rapport rendu en 2021. Toutefois, la quantité de données limitée en longitude et le court délai entre le début de la thèse et l'échéance de ce projet ont limité la prédiction de ces groupes acoustiques à l'échelle de la ZEE, améliorée depuis et qui pourrait constituer une prochaine étape dans le plan de gestion de la réserve.

Ces travaux, initiés en réponse à des besoins de conservation, ont simultanément contribué à la recherche fondamentale en écologie marine en étudiant la question : quelle est la réponse des écosystèmes mésopélagiques, en termes de structuration, à une zone de transition océanique ?

En effet, la ZEE de SPA se situe dans l'océan Indien Sud, à l'interface entre deux zones océaniques aux caractéristiques hydrologiques et biogéochimiques très contrastées, et marquées par la présence du Front SubAntarctique (SAF) au sud de la zone d'étude, et du Front Subtropical (STF) au nord. Si l'analyse pour la conservation s'est initialement focalisée sur les observations au sein de la ZEE, nous avons progressivement élargi notre étude pour englober des données s'étendant du nord du plateau de Kerguelen jusqu'au gyre oligotrophe de l'océan Indien. Cette expansion nous a permis de couvrir des domaines océaniques présentant des contrastes importants, ainsi que de collecter suffisamment de données spatiales et temporelles pour assurer la représentativité de chaque zone. En particulier, cela nous a permis

d'intégrer des données couvrant le SAF, dont le rôle sur la distribution d'espèces mésopélagiques est reconnu (Koubbi et al., 2011a) .

Les études sur la faune marine, dont celles menées par acoustique active, sont jusqu'à présent très limitées dans la zone d'étude. Certains travaux ont pu néanmoins montrer que la structuration du micronecton détecté au 38 kHz était liée à des processus océanographiques à large échelle, soulignant l'intensité de la production biologique entre le STF et le SAF (Béhagle et al., 2016). Les travaux proposant des analyses acoustiques à plusieurs fréquences traversant le SAF sont encore plus rares et n'ont pas intégré les variations simultanées enregistrées à ces fréquences (Boersch-Supan et al., 2017). Or, nous avons vu dans le chapitre précédent que la réponse des organismes marins à une fréquence acoustique était non linéaire. L'analyse multifréquence serait donc une approche pertinente pour mieux prendre en compte la riche diversité des organismes qui composent les couches de rétrodiffusion et leur dynamique respective. Par conséquent, nous avons cherché à étudier la réponse de l'écosystème mésopélagique à une zone de front en intégrant un plus grand nombre de fréquences acoustiques afin de mieux représenter la communauté pélagique de cette région. Nous avons cherché à intégrer la variabilité verticale de cinq fréquences en simultanée (18, 38, 70, 120, 200 kHz), via l'utilisation de méthodes d'analyse de données fonctionnelles, présentées dans le chapitre précédent.

Notons que l'utilisation de données fonctionnelles sur un ensemble de données multivariées exige que les variables étudiées aient la même portée, or nous avons vu que la portée des ondes acoustiques diffère en fonction des fréquences. De fait, l'analyse simultanée de signaux acoustiques couvrant différentes gammes de profondeur nécessite des outils adaptés pour pleinement exploiter l'information verticale. Une étude récente a proposé de traiter les variations simultanées des profils acoustiques en divisant les fréquences en variables couvrant la même étendue verticale en couches de profondeur consécutives (Ariza et al., 2022a). Notre méthode, qui s'est développée avant la connaissance de cet article, repose sur une approche complémentaire, qui propose de ne pas séparer les profils en sous-variables, mais de considérer une observation acoustique comme un ensemble constitué des différentes courbes échantillonnées en simultanée. Pour ce faire, nous avons étendu l'approche fonctionnelle multivariée appliquée en océanographie (Pauthenet et al., 2017) à ce cas particulier. Un autre aspect abordé, et déjà exposé en problématique dans le chapitre 2, est la séparation de la variabilité spatiale de la variabilité temporelle, puisqu'il peut être difficile d'identifier des schémas spatiaux dans des données fortement influencées

par des variations diurnes. Notre volonté ici était de considérer l'ensemble des profils sans distinction jour/nuit et d'extraire des modes de variabilités sans *a priori* sur les données.

Des travaux ont pu montrer que la variabilité verticale est régulièrement identifiée comme le principal facteur structurant les assemblages d'organismes sur de vastes étendues (> 3000 km), couvrant plusieurs masses d'eau (Sutton et al., 2008). De manière similaire, nos résultats indiquent que le premier mode de variabilité structurant la distribution des organismes pélagiques, même à travers une zone spatialement très contrastée, est principalement lié à la variabilité temporelle induite par les migrations nycthémérales. En revanche, les modes verticaux suivants mettent en évidence des schémas de distribution principalement spatiaux. Des zones subantarctiques aux zones subtropicales, nous avons observé les tendances suivantes : (i) Une augmentation des densités dans la couche de surface (0-100 mètres); (ii) une diminution des densités dans la couche intermédiaire pendant la journée (100-300 mètres); (iii) l'apparition d'une couche de diffusion profonde intense à 38 kHz.

L'étude des données hydrologiques *in situ* a permis d'identifier des caractéristiques des fronts dans la zone (SAF, et plusieurs branches du STF), isolant des régions aux caractéristiques environnementales contrastées. Nous avons exploré les liens entre les modes de variabilité (VM) et les conditions environnementales *in situ* en regroupant nos observations en trois régions distinctes définies par leurs caractéristiques environnementales et acoustiques. Ces trois régions ont montré des niveaux de biomasse acoustique (NASC) différents en fonction des fréquences, mettant ainsi en évidence l'intérêt et la complémentarité des métriques de densités intégrées *vs* celles décrivant la structuration. De plus, nous avons analysé les changements dans l'assemblage des espèces à partir de campagnes complémentaires pour mieux comprendre la distribution acoustique observée. Les résultats de cette étude suggèrent une réponse des communautés pélagiques aux conditions environnementales changeantes le long du gradient subantarctique vers subtropical, avec des variations marquées en termes de répartition spatiale des organismes en fonction de la profondeur et de la fréquence acoustique.

Ces travaux ont été soumis en Février 2022 à Journal of Marine Systems et actuellement en révision. Une section Materiel Supplémentaire complète cette analyse (Section 6).

- **Decomposing acoustic signal reveals the pelagic response to a frontal system. *In revision.* Izard, L., Fonvieille, N., Merland, C., Koubbi, P., Nerini, D., Habasque, J., Lebourges-Dhaussy, A., Lo Monaco, C., Roudaut, G., d'Ovidio, F., Charrassin, J-B., Cotté, C.**

3.2 Article

Decomposing acoustic signal reveals the pelagic response to a frontal system between oceanic domains

Izard, L., Fonvieille, N., Merland, C., Koubbi, P., Nerini, D., Habasque, J., Lebourges-Dhaussy, A., Lo Monaco, C., Roudaut, G., d'Ovidio, F., Charrassin, J-B., Cotté, C.

Abstract

The pelagic zone is home to a large diversity of organisms such as macrozooplankton and micronekton (MM), connecting the surface productive waters to the mesopelagic layers (200-1000 m) through diel vertical migrations (DVM). Active acoustics complement net sampling observations by detecting sound-scattering layers (SL) of organisms, allowing to monitor the MM dynamics with a high spatio-temporal resolution. As the acoustic response of organisms is frequency-dependent, multifrequency analyses are a pertinent approach to better integrate the rich diversity of organisms composing SLs and their respective dynamics. However, analysing simultaneously emitted acoustic signals with distinct depth ranges and separating spatial from temporal variability is challenging and needs adapted tools to be fully exploited. This study examines the pelagic realm in a transition zone between the Southern Ocean and the subtropical Indian Ocean, crossing the Saint-Paul and Amsterdam islands' natural reserve. We extended a multivariate functional Principal Component Analysis (mfPCA) to analyse the joint vertical variation of five frequencies from two oceanographic cruises (2016 and 2022), allowing the decomposition of the acoustic dataset into orthogonal vertical modes (VM) of variability. We found the first VM to be linked to the temporal variability due to DVM, while the following majorly depict patterns in spatial distribution. Overall, from the subantarctic to the subtropical zones, we observed (i) enrichment of densities in the surface layer (0-100 m), (ii) a decrease in densities in the intermediate layer during the daytime (100-300 m) and (iii) the apparition of an intensive deep scattering layer on the 38 kHz. We explored VMs' connection with *in-situ* environmental conditions by clustering our observations into three distinct environmental-acoustic regions. These regions were compared with vertically integrated nautical area scattering coefficient distribution, a proxy for marine organisms' biomass. Additionally, we analysed species assemblage changes from complementary cruises to further elucidate the observed acoustic distribution. We show that the mfPCA method is promising to better integrate the pelagic horizontal, vertical and temporal dimensions which is a step toward further investigating the control of the environment on the distribution and structuring of pelagic communities.

keywords: Multifrequency hydroacoustics, Multivariate functional data analysis, Saint-Paul and Amsterdam french Islands, Southern Indian Ocean

3.3 Introduction

The pelagic oceanic habitat harbours a rich assortment of life forms, including crustaceans, fish, and gelatinous plankton. Organisms ranging from ~ 2 to 20 cm and possessing the capability to swim against currents are referred to as micronekton (Kloser et al., 2009), while zooplankton mostly drift. A large proportion of macrozooplankton and micronekton (MM) performs diel vertical migrations (DVM; e.g. Brierley, 2014) which connects the epipelagic layer (0-200 m) with the mesopelagic zone (200-1000 m), leading to complex trophic interactions and ecosystemic services such as the active biological carbon pump (Giering et al., 2014). MM occupy a central place in the trophic web by consuming low trophic levels and being prey to top predators (Koz, 1995). The large volume of mesopelagic fish (1-20 billion tons; Irigoien et al., 2014) supports the populations of top predators of patrimonial or economic value such as diving mammals (Daneri and Carlini, 2002) or tunas (Bertrand et al., 2002). Despite these crucial roles in ecological systems, information on the horizontal and vertical distribution of the mesopelagic fauna is globally scarce due to the difficulty of sampling and monitoring these organisms. Basic information is lacking on their vital rates, their stock and the links between oceanographic conditions and mesopelagic biomass and biodiversity (St. John et al., 2016). Even though considered essentially pristine, the scientific community is urged to study the mesopelagic zone before human direct or indirect impacts bias our observations (Martin et al., 2020). Indeed, the global pelagic fauna is facing a loss of biomass at a global scale due to climate change (Ariza et al., 2022b) and increasing off-shore and deep industrial activities. Its large fish populations are also leading to a growing interest in commercial exploitation (e.g. Valinassab et al., 2007; Grimaldo et al., 2020).

Net sampling methods are extensively employed to investigate these ecosystems. They have shown that the distribution and abundance of MM are connected to productive conditions (Cotté et al., 2022), the presence of a thermocline (Youngbluth, 1975), larger-scale water mass distribution (major fronts; e.g. Hulley, 1981; Koubbi, 1993; Koubbi et al., 2011a; Duhamel et al., 2014), and mesoscale oceanographic features (e.g. Pakhomov et al., 1994). However, the perpetual motion of the ocean, combined with intricate small-scale processes, results in a heterogeneous dispersion of MM, particularly within the upper ocean layers (Bertrand et al., 2014). This patch dynamic, with far-reaching impacts on predators, makes it challenging to fully grasp the underlying mechanisms governing marine ecosystems (Benoit-Bird

and McManus, 2012).

To address this challenge, active acoustic serves as a complementary non-intrusive observation method that enables continuous monitoring of the pelagic fauna's distribution in both horizontal and vertical dimensions at high resolution (Trenkel et al., 2011; Benoit-Bird and Lawson, 2016). Continuous data collection allows for the detection of sound scattering layers (SL) of organisms, that can extend for tens to thousands of km (Proud et al., 2017). The high-frequency resolution enables the monitoring of both fine-scale (Baudena et al., 2021; Della Penna et al., 2022), and broader (Béhagle et al., 2016) changes in relation to oceanographic features. The vertical distribution of SL, and how it varies in time and space, are known to be affected by parameters such as oxygen minimum layers (Czudaj et al., 2021) and light (Aksnes et al., 2017). Their intensity and depth are correlated at a global scale to surface variables such as temperature, surface productivity and wind stress (Proud et al., 2017). It follows that the vertical distribution of SL has been found to be correlated to hydrological gradients and major fronts (Béhagle et al., 2016; Annasawmy et al., 2018; Kang et al., 2021; Ariza et al., 2022a; Chawarski et al., 2022), as well as to the seasonal cycle (Receveur et al., 2020b). However, the response of MM to acoustic stimulation is non-linear and some organisms are potentially less/not detected at certain frequencies (Lavery et al., 2007; Benoit-Bird and Lawson, 2016). Thus, the type of scatterers (the insonified organisms) greatly impacts the acoustic signal and the detection of SLs. Moreover, frequencies below or equal to 38 kHz are frequently employed, often using single-frequency analysis, to depict and characterise pelagic biota down to 1000 metres. Consequently, part of pelagic organisms remain unaccounted for due to their resonance at lower/higher frequencies. Considering simultaneous multifrequency acquisitions allows an effective description of pelagic community changes at distinct stations (Cotté et al., 2022) and along transects (Peña et al., 2014; Ariza et al., 2022a; García-Seoane et al., 2023; Assunção et al., 2023). In this context, our objective is to encompass the extensive variety of organisms comprising SLs within the epi- and mesopelagic zone, and their respective dynamics, using five frequencies (18, 38, 70, 120 and 200 kHz), even though their respective maximum depth ranges differ.

When dealing with abundant and complex data, particularly considering variables with distinct ranges, it is essential to develop statistical tools that objectively extract key components of variability and fully leverage the information in multifrequency acoustic observations. For instance, the computation of integrated nautical area

scattering coefficient (NASC, $\text{m}^2 \text{nmi}^{-2}$; Macleannan, 2002), a proxy of organisms' relative biomass (e.g. Irigoien et al., 2014; Dornan et al., 2022), gives insight into the horizontal dispersion of biomass but information on the depth at which these changes occur are lacking from this metric. Investigating the vertical variability in acoustic profiles can be performed with functional Principal Component Analysis (fPCA), part of Functional Data Analysis (FDA) methods (Ramsay and Silverman, 2005). To our knowledge only recent research has employed functional methods for analysing pelagic acoustic seascape variability through either single (Ariza et al., 2022b) or multiple (Ariza et al., 2022a) frequency analysis. In the same vein as these studies, our approach complements the latter by introducing an extended version of the Multivariate fPCA (mfPCA) outlined by Pauthenet et al. (2017). The methodology proposed here enhances statistical relevance to acoustic multiple frequencies by eliminating the need for vertical data segmentation prior to analysis when considering variables that share distinct ranges.

Implementing this unexplored method, this study investigates the structuring patterns of backscatter distribution over a broad area located at the mid-southern latitude in the Indian Ocean and known to be a transition area between the oligotrophic subtropical gyre and the more productive frontal zone that characterises the northern part of the Southern Ocean (Geisen et al., 2022). The study is conducted as part of the expansion of the French national reserve around Saint-Paul and Amsterdam islands (SPA), with a focus on identifying coherent ecological regions. Earlier investigations have distinguished distinct SL patterns at 38 kHz in the South-Western Indian Ocean (Béhagle et al., 2016; Annasawmy et al., 2018). Independent examination of 18 and 38 kHz datasets have similarly shown variations in SL patterns over time and space in the study region, depending on specific metrics and frequencies considered (Boersch-Supan et al., 2017).

The temporal facet of MM dynamics, driven by DVM, can obscure the identification of spatial trends, with repercussions up to large-scale biogeography (Sutton et al., 2017). Within the literature, certain studies focus on a specific period (e.g. Irigoien et al., 2014) or employ temporal segregation of their data, often using solar elevation as a discriminating factor (e.g. Béhagle et al., 2016, Ariza et al., 2022a). Another approach is to treat night and day as two complementary variables when the dataset permits the combination of day and night profiles into a single statistical observation (Ariza et al., 2022b). Finally, distinguishing between nighttime and daytime periods can be achieved using clustering methods (Boersch-Supan et al., 2017) or

data reduction techniques (Receveur et al., 2020b). In this study, we employ the latter approach, hypothesising that by identifying temporal variability, it can be filtered to enhance our comprehension of spatial dynamics within the study area.

This study aims to (i) propose an extended application of mfPCA for analysing the backscatter across five frequencies with varying depth ranges, avoiding vertical segmentation; (ii) extract principal modes of variability that account for simultaneous vertical changes in all five profiles; and (iii) identify spatially coherent regions that link surface environmental conditions to the acoustic patterns by filtering out temporal variability. In accordance with previous studies, we expect an increase of the global acoustic densities in frontal areas and productive regions and contrasted structures of SL patterns in this transition zone. As complementary analyses, we compute the integrated NASC and analyse samples from additional cruises to enhance our understanding of observed acoustic biomass and communities. This research encourages discussions about adopting multifrequency and functional approaches to unravel vertical, temporal and spatial patterns in acoustic studies.

3.4 Methods

3.4.1 Study area

The study area ranges between 33-47°S and 72-80°E and englobes the French Economic Exclusive Zone (EEZ) of Saint-Paul and Amsterdam islands (SPA). This region covers contrasted oceanographic conditions and regimes from the North of the Polar Front and subantarctic zones of the Southern Ocean to the subtropical zone of the South Indian Ocean (Figure 3.1).

3.4.2 Data acquisition

All data acquisition took place aboard the RV Marion Dufresne II and was carried out during austral summer.

Active acoustic data acquisition and processing

Acoustic data was continuously recorded during THEMISTO cruises in 2016 (<https://doi.org/10.17600/16016100>) and 2022 (<https://doi.org/10.17600/18001847>), selected among a time series of campaigns in the same area, starting in 2013, due to their high quality for the proposed analyses. Data was collected between February

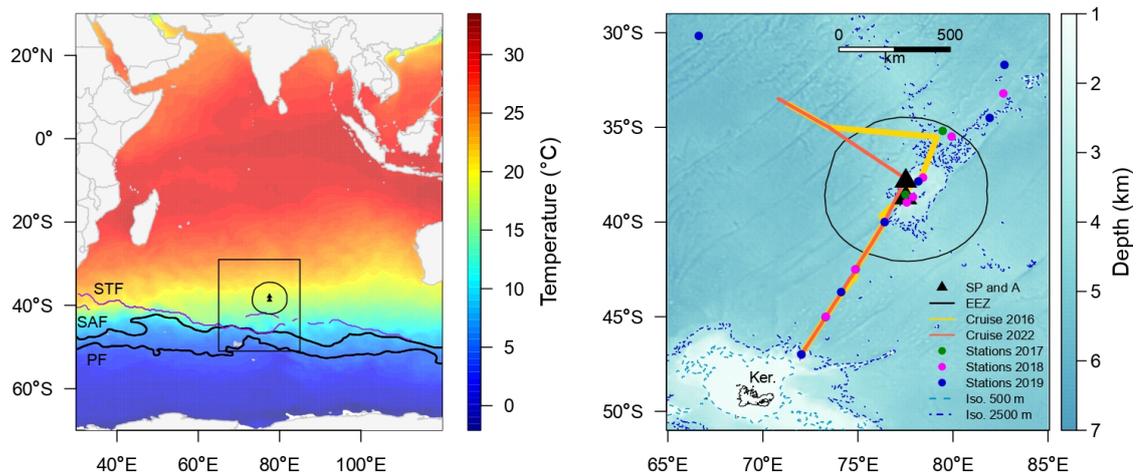


FIGURE 3.1 – Location of the study area in the Southern Indian Ocean. The left panel shows the mean daily sea surface temperature from the 1st January 2016 to the 29th February 2016 (satellite product provided by the Copernicus Marine Environment Monitoring Service, <https://doi.org/10.48670/moi-00165>). The Polar Front (PF) and SubAntarctic Front (SAF) are shown with black lines (Park et al., 2019). The dynamical Subtropical Front (STF) is shown with the purple lines (Graham and De Boer, 2013). The black rectangle defines the area of study. The right panel displays the bathymetry of the focus area. The 500 m and 2500 m isobath highlight the rise in bathymetry around the Kerguelen archipelago (Ker.) and Saint-Paul and Amsterdam islands (SP and A). The circular black line delimits the French Economic Exclusive Zone (EEZ). The yellow and orange lines correspond respectively to the transect of the THEMISTO cruises in 2016 and 2022. The dots correspond to the biological sampling stations coloured according to the year. Some stations are superimposed on others.

19-24, 2016, and February 23-28, 2022, using an EK80 echosounder (Norway, SIMRAD), operating at 18, 38, 70, 120, and 200 kHz. The echosounder was calibrated annually before data acquisition (Demer et al., 2015). Acoustic parameters for each frequency are in Table 3.1. Note that the depth range differs between the frequencies. For both cruises, the average ping interval was 3 seconds and average ship speed was 6.2 m s^{-1} . Stationary data (speed $< 1.5 \text{ m s}^{-1}$) and profiles collected at isobaths shallower than 1000 m were excluded. Data processing was performed using Matecho (Perrot et al., 2018) allowing data validation and manual removal of aliased seabeds by an expert, followed by the application of algorithms to filter attenuated pings, parasites, deep spikes, and correct background noise (Ryan et al., 2015; De Robertis and Higginbottom, 2007). Sound celerity was corrected using *in situ* temperature and salinity profiles from Conductivity-Temperature-Depth (CTD) casts deployed at depths $> 1000 \text{ m}$.

Using the terminology from MacLennan (2002), we calculated the volume backscatter strength (S_v) in $\text{dB re } 1 \text{ m}^{-1}$, representing marine organism density. Profiles of S_v were down-sampled to Elementary Sampling Units (ESU), with each echointegration cell being 2 m in height and 1 nautical mile in width (1 nautical mile = 1852

m), with a lower threshold of -100 dB. This spatial resolution balances finescale feature variation and coherent spatio-temporal structure in the dataset. We calculated the nautical area scattering coefficient (NASC, $\text{m}^2 \text{nmi}^{-2}$) from the smoothed S_v profiles (see paragraph (i) in Section 3.4.3) to ensure consistency between the acoustic profiles and the integrated NASC. The ESU periods were determined using solar elevation: daytime corresponds to solar elevation $> 18^\circ$ above the horizon and nighttime to solar elevation $< 18^\circ$ below the horizon. Twilight periods correspond to solar elevation ranging from -18° to 18° .

TABLE 3.1 – Surface offset, maximum acquired depth range and transmitted power of the 5 frequencies used by the EK80 echosounder during the two cruises. The echointegration ranges from the surface saturation zone down to the maximum acquisition range of frequencies. If two values are indicated, they correspond respectively to the 2016/2022 cruises.

	Frequency (kHz)				
	18	38	70	120	200
Surface offset (m)	25	25	25	25	25
Maximum depth range (m)	1000	820	500	230	110
Pulse power (10^3 W)	1/2	1	0.75	0.25	0.09/0.12

In situ environmental data

Subsurface (hull depth, 6 m) temperature ($^\circ\text{C}$), salinity (psu), fluorescence-derived chlorophyll (mg m^{-3}) and oxygen ($\mu\text{mol kg}^{-1}$) were continuously measured with an thermosalinograph, fluorometer and oxygen sensor. The data are provided by the OISO program (Océan Indien Service d’Observations; <https://doi.org/10.18142/228>). The four variables are used to investigate the link between the multi-frequency acoustic patterns and the oceanographic context. Bathymetry data used for analysis were obtained from the General Bathymetric Chart of the Oceans 2022 database (GEBCO; 15 arc-second grid resolution). Taking benefit from simultaneous hydrological *in situ* measurements, we associated multiple surface temperature and salinity discontinuities to the surface characteristics (Anilkumar et al., 2007) of Sub-Antarctic Front (SAF) and two branches of the Subtropical Front (STF), separating distinct oceanic zones (e.g. Geisen et al., 2022).

Biological sampling and processing

Biological samples acquisition took place during the REPCCOAI (Réponse de l’écosystème pélagique aux changements climatiques dans l’océan Austral et Indien Sud - Response of the pelagic ecosystem to climate change in the Southern Ocean and

South Indian) cruises in 2017, 2018 and 2019 (<https://doi.org/10.18142/249>). MM samples were collected using a pelagic Isaacs-Kidd Midwater Trawl (IKMT) net, which allows the retaining of large planktonic and micronektonic organisms. The net had a total length of 17 metres and a decreasing mesh size going from 3.5 cm at the entrance to 0.5 cm before the cod-end. The spinning speed was approximately 0.8 m s^{-1} and the vessel speed varied between 1 and 1.5 m s^{-1} . The number of IKMT samples by year in the area was $n = 4$ in 2017, $n = 9$ in 2018, and $n = 7$ in 2019. The net was obliquely towed at each station from 1000 m depth to the surface to obtain an integrated inventory of the macrozooplankton and micronekton community. This protocol was adopted for all nets in 2018 and 2019. In 2017, logistical and bad weather conditions meant that the same protocol could not be applied to all nets. Out of a total of 20 nets, 3 were towed from a depth of 600 m during nighttime. The net was stabilised for three minutes at fishing depth before being raised to the surface at a turning speed of 0.6 m s^{-1} . A flowmeter was used to determine the filtered volume.

Once the IKMT samples were collected, they were fixed in 5 % formalin buffered with seawater supplemented with sodium tetraborate for pH adjustment. Once species identifications were completed, the samples were reconditioned with Battaglia sauce for long-term preservation (Mastail and Battaglia, 1978). When the number of individuals in a sample was too large, the sample was split using a Motoda box (Motoda, 1959). Organisms were observed with a stereomicroscope and determined using identification keys (Baker et al., 1990; Boltovskoy, 1999; Kirkwood, 1982; O’Sullivan, 1983). Identification was performed down to species level and on rare occasions to the genus or the order when specimens were not in a good condition. Once counts were completed, the abundances (ind m^{-3}) were estimated using filtered volumes.

3.4.3 Statistics

All statistical methods were applied using R software version 4.2.0 (Team, 2022). The workflow displayed in Figure 3.2 summarises the statistical analyses and is used as a backbone to describe the methodology in the following sections. All acoustic data periods were analysed simultaneously (daytime, sunset, sunrise, nighttime), but 2016 and 2022 dataset were analysed separately.

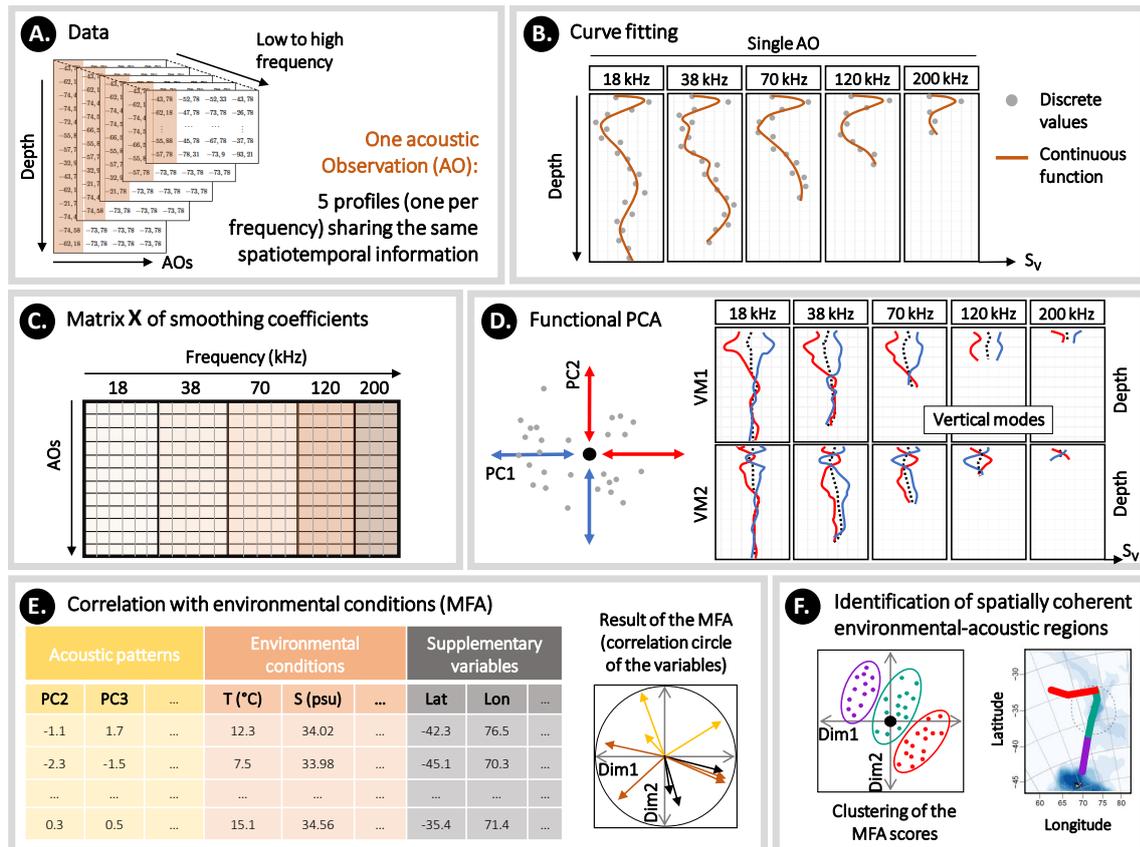


FIGURE 3.2 – Workflow illustrating the methodology. (A.) An acoustic observation (AO) is defined by five echointegrated profiles, one per frequency (18, 38, 70, 120 and 200 kHz). Each of the five profiles differ in depth range. (B.) Each profile is smoothed in a B-spline basis system that is adapted to the frequency depth range. The grey dots are the discrete vertical values and the orange lines correspond to their associated functional curves. All profiles are expressed in backscatter strength S_v (dB re 1 m^{-1}). (C.) Each AO is summarised by a vector merging the set of coefficients that describe the continuous curves in B. The functional AOs are stored by row in a single matrix X , allowing us to consider the distinct frequencies covariance. (D.) A Multivariate Functional PCA (mfPCA) is applied on X . Each AO is decomposed into a combination of principal modes of variability, directly associated with the shape of the profiles. PC1 and PC2 correspond to the first and second principal components of the mfPCA while VM1 and VM2 are the associated first and second vertical modes of variability. (E.) A final dataset is created by merging the environmental conditions with the main modes of acoustic patterns defined by the scores of a selection of principal components. A Multivariate Factorial Analysis (MFA) is applied to the final dataset. The correlations between the different variables can be displayed and analysed. (F.) The MFA scores (lines of the matrix in E.) are clustered with a model-based clustering method. The groups can be projected into the geographical space and define environmental-acoustic regions. Dim1 and Dim2 refer to the dimensions of the MFA.

Functional Data Analysis applied to multivariate acoustic data

The raw simultaneously acquired S_v profiles at the five frequencies (18, 38, 70, 120, and 200 kHz) were echointegrated onto a common grid. The resulting profiles are associated with the same Elementary Sampling Unit (ESU) information, which includes identical GPS coordinates and time acquisition. To analyse the multiple frequencies joint variation, we term the five acoustic profiles as one acoustic obser-

vation (AO, [Figure 3.2A](#)). This consideration leads to $N = 720$ AOs in 2016 and $N = 962$ AOs in 2022.

(i) Discrete to functional acoustic data

An acoustic profile arrives as P pairwise values $(z_1, Sv_1), \dots, (z_P, Sv_P)$, where z is depth (m) and Sv acoustic backscatter (dB re 1 m^{-1}). As depth is a continuum, it is assumed that values are sampled points of a single entity, here a continuous non-periodic function, which shape characterises the vertical structure of MM distribution in the water column ([Figure 3.2B](#)). An acoustic value is possibly blurred by measurement errors (e.g. parasites, attenuation) and treatment choices (e.g. echo-integration level). Hence, the backscatter Sv_p observed at depth z_p can be estimated with a continuous function f such that

$$Sv_p = f(z_p) + \varepsilon_p,$$

where the remainder ε_p is hoped to be as small as possible. It is assumed that the function f is expressed as a linear combination of K known basis functions $\phi_k(z)$:

$$f(z) = \sum_{k=1}^K \alpha_k \phi_k(z),$$

where the ϕ_k are continuous B-splines, piecewise polynomials of degree 3, joined end to end with continuity constraints at arguments values called knots ([Ramsay and Silverman, 2005](#)). Coefficients α_k are estimated by least squares regression when minimising the penalised sum of squared errors:

$$PENSSSE = \sum_{p=1}^P (Sv_p - f(z_p))^2 + \lambda \int_{\tau} [f^{(2)}(z)]^2 dz.$$

λ is a penalization parameter and $f^{(2)}$ is the second derivative of f whose square is integrated between surface to depth over the domain τ . The B-spline regression was applied with the R package `fda` (version 6.0.3).

The number of basis functions controls the smoothness of the profiles. In the literature, it has been chosen either to match data resolution ([Ariza et al., 2022a](#)) or minimise quadratic error ([Godard et al., 2020](#)). Accounting for the varying depth ranges of each frequency ([Table 3.1](#)), we determine distinct values of K to achieve a knot spacing of 20 m, resulting in separate basis systems ($K^{18} = 50$; $K^{38} = 42$;

$K^{70} = 26$; $K^{120} = 13$; $K^{200} = 7$). We set the penalty parameter $\lambda = 0.05$ to balance solution smoothness and data fit. This smoothing penalty enables increasing K without overfitting the curves.

Following this step, profile shapes are represented by coefficients. Each AO is summarised by a vector $\boldsymbol{\alpha}$ merging the coefficients associated with the five frequencies:

$$\boldsymbol{\alpha} = (\alpha_1^{18}, \dots, \alpha_{K^{18}}^{18}; \alpha_1^{38}, \dots, \alpha_{K^{38}}^{38}; \alpha_1^{70}, \dots, \alpha_{K^{70}}^{70}; \alpha_1^{120}, \dots, \alpha_{K^{120}}^{120}; \alpha_1^{200}, \dots, \alpha_{K^{200}}^{200})'.$$

The successive AOs are then row combined into a single matrix \mathbf{X} of dimension $N \times K^T$, where N is the number of AOs and K^T the total number of coefficients associated with the five frequencies such that $K^T = K^{18} + K^{38} + K^{70} + K^{120} + K^{200}$ (Figure 3.2C).

(ii) Principal modes of multivariate acoustic variability

The following section presents the mfPCA procedure by following the steps documented in Pauthenet et al. (2017). Firstly, we compute the mean vector $\bar{\boldsymbol{\alpha}}$ of acoustic observations with

$$\bar{\boldsymbol{\alpha}} = (\bar{\alpha}_1^{18}, \dots, \bar{\alpha}_{K^{18}}^{18}; \bar{\alpha}_1^{38}, \dots, \bar{\alpha}_{K^{38}}^{38}; \bar{\alpha}_1^{70}, \dots, \bar{\alpha}_{K^{70}}^{70}; \bar{\alpha}_1^{120}, \dots, \bar{\alpha}_{K^{120}}^{120}; \bar{\alpha}_1^{200}, \dots, \bar{\alpha}_{K^{200}}^{200})', \quad (3.1)$$

where $\bar{\alpha}_1^{18}$ is the mean of the N coefficients α_1^{18} . Subtracting this mean vector to each row of \mathbf{X} forms the centred matrix \mathbf{C} . The main modes of variability are obtained by solving the following eigenvalue problem:

$$\mathbf{V}\mathbf{W}\mathbf{M}\mathbf{b}_l = \lambda_l \mathbf{b}_l,$$

where \mathbf{b}_l is the l^{th} eigenvector associated with the eigenvalue λ_l . The crossed covariance matrix $\mathbf{V} = \frac{1}{N} \mathbf{C}'\mathbf{C}$ of size $K^T \times K^T$ is a block matrix with entries

$$\mathbf{V} = \begin{pmatrix} \mathbf{V}_{18/18} & \mathbf{V}_{18/38} & \mathbf{V}_{18/70} & \mathbf{V}_{18/120} & \mathbf{V}_{18/200} \\ \mathbf{V}_{38/18} & \mathbf{V}_{38/38} & \mathbf{V}_{38/70} & \mathbf{V}_{38/120} & \mathbf{V}_{38/200} \\ \mathbf{V}_{70/18} & \mathbf{V}_{70/38} & \mathbf{V}_{70/70} & \mathbf{V}_{70/120} & \mathbf{V}_{70/200} \\ \mathbf{V}_{120/18} & \mathbf{V}_{120/38} & \mathbf{V}_{120/70} & \mathbf{V}_{120/120} & \mathbf{V}_{120/200} \\ \mathbf{V}_{200/18} & \mathbf{V}_{200/38} & \mathbf{V}_{200/70} & \mathbf{V}_{200/120} & \mathbf{V}_{200/200} \end{pmatrix},$$

where $\mathbf{V}_{18/38}$ is the covariance matrix of size $K^{18} \times K^{38}$ between coefficients of the 18 and 38 kHz frequencies. Since the B-spline basis does not form an orthonormal basis,

the \mathbf{W} matrix of size $K^T \times K^T$ is defined to guarantee the metric equivalence between the functional problem (working on functions) and its discrete version (working on coefficients of the decomposition). The matrix is constructed by block as follows:

$$\mathbf{W} = \begin{pmatrix} \mathbf{W}_{18} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \mathbf{W}_{38} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \mathbf{W}_{70} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \mathbf{W}_{120} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \mathbf{W}_{200} \end{pmatrix}.$$

Each non zero entry is constituted with a matrix of scalar products of the basis functions. Note that unlike in [Pauthenet et al. \(2017\)](#), different basis systems have been used for the five profile expansion (the five frequencies), leading to $\mathbf{W}_{18} \neq \mathbf{W}_{38} \neq \mathbf{W}_{70} \neq \mathbf{W}_{120} \neq \mathbf{W}_{200}$. Finally, the matrix \mathbf{M} ensure the normalisation step during the mfPCA, giving the same weight to each frequency.

The AO can now be projected in a space of reduced dimension when computing the principal component (PC) vectors \mathbf{y}_l associated to each eigenvalue λ_l with

$$\mathbf{y}_l = \mathbf{C}\mathbf{M}^{-1/2}\mathbf{W}^{-1/2}\mathbf{b}_l.$$

The PCs capture the variance of the system. They correspond to the uncorrelated linear combinations of the original variables. In this mfPCA, a total of K^T eigenvectors are obtained and sorted in ascending order based on their associated eigenvalue. Each eigenvector generates five eigenfunctions $(\xi^{18}, \xi^{38}, \xi^{70}, \xi^{120}, \xi^{200})$, referred to as vertical modes (VM, [Pauthenet et al., 2017](#)). The first vertical mode (VM1) corresponds to the eigenvector with the largest eigenvalue.

We compute the mean functional profile for each frequency as

$$\bar{x}^j(z) = \sum_{k=1}^{K^j} \bar{\alpha}_k^j \phi_k(z), j \in \{18, 38, 70, 120, 200\}.$$

Here, the mean profile $\bar{x}^{18}(z)$ corresponds to the mean backscattering profile at 18 kHz (and so on for the other frequencies). The effect of the different VMs can be displayed by adding or subtracting the corresponding eigenfunction to the mean profile $\bar{x}^j(z)$ ([Figure 3.2D](#)):

$$\bar{x}^j(z) \pm \sqrt{\lambda_l} \xi_l^j(z), j \in \{18, 38, 70, 120, 200\}.$$

For example, the deformation of the mean profile $\bar{x}^{18}(z)$ associated with VM1 can be displayed computing $\bar{x}^{18}(z) \pm \sqrt{\lambda_1} \xi_1^{18}(z)$.

PC scores obtained for each AO were interpreted by examining the effect of the associated eigenfunctions on the mean profiles. The dynamic of PC scores was investigated by comparing them with spatial and temporal factors. The R library `circular` (version 0.4.95) was used to display and explore temporal patterns.

Coupling environmental variables and acoustic patterns

A Multiple Factor Analysis (MFA) was conducted using the R library `FactoMineR` (version 2.4) to explore the potential relationship between the identified acoustic patterns and oceanographic conditions. Each AO was time-associated with *in situ* temperature, salinity, oxygen and fluorescence sampled at 6 m below the surface. MFA is a statistical method that allows us to describe observations structured in groups of variables (Pagès, 2002). The analysis involved two groups: (i) the acoustic group, consisting of a selection of mfPCA principal components (see Section 3.4.3), and (ii) the environmental group, consisting of the surface environmental variables. A third group composed of latitude, longitude and bathymetry was included as supplementary variables to examine their relation with the MFA dimensions without affecting the results.

The whole set of variables constitute a final dataset displayed in Figure 3.2E. Standardisation was performed to ensure comparability among variables measured in different units within the environmental and supplementary groups. Since MFA is based on the core of the more classic PCA, the eigenvalues, variable contributions, and scores are investigated to identify the variables that contribute most to variations in the dataset.

Identifying environmental-acoustic regions

The scores of the MFA were clustered using a model-based method (R library `mclust` version 5.4.10, Scrucca et al., 2016) to define groups sharing similar acoustic vertical structures and environmental conditions, called hereafter environmental-acoustic regions (Figure 3.2F). Model-based clustering is based on a probability model defined by a finite mixture of multivariate Gaussian distributions. The Bayesian Information Criterion (BIC, Schwarz, 1978) and the Integrated Completed Likelihood (ICL, Biernacki et al., 2000) were computed for defining the optimal number of groups in the dataset. Pairwise Wilcoxon tests and functional ANalysis Of VAriance (fA-

NOVA, R library `fdANOVA` version 0.1.2, [Górecki and Smaga, 2019](#)) were used to confirm the significance of the clusters ($\alpha = 0.05$).

Biological data

The abundance and diversity of organisms were explored by geographically assigning each net station with its corresponding environmental-acoustic regions. Statistical analyses were performed on five major taxonomic groups: euphausiids, siphonophores and salps for the zooplankton, and Gonostomatidae and Myctophidae for the fish. The abundance of the different taxa between the regions were compared using pairwise Wilcoxon tests ($\alpha = 0.05$).

Species-level abundance data have been used for euphausiids, siphonophores, salps and Myctophidae, while no identification of Gonostomatidae was performed. To study the assemblages' structure, (i) the abundances were transformed with a $\log x+1$ transformation, (ii) a Bray Curtis dissimilarity matrix was computed and (iii) a Non-Metric Multidimensional Scaling (NMDS) was performed in order to represent the pairwise dissimilarities between stations in multidimensional space. An Analysis Of Similarities (ANOSIM) was also performed to test the significance of the differences in species composition based on abundances, among the groups classified by environmental-acoustic regions. As a non-parametric test, ANOSIM uses ranked dissimilarities instead of actual distances ([Clarke, 1993](#)).

3.5 Results

Two separate Multivariate Functional Principal Component Analyses (mfPCA) were conducted on acoustic data for 2016 and 2022. Subsequently, two Multiple Factor Analyses (MFA) were performed, one for each year, to explore the relationship between acoustic principal components and the environment. The MFA scores were clustered to identify environmental-acoustic coherent regions. Consequently, we proceeded with analysing the shape of acoustic profiles within each environmental-acoustic region. This was followed by a comparison of integrated NASC within each region. Additionally, biological samples from the years 2017, 2018, and 2019 were examined in relation to their spatial proximity to the environmental-acoustic regions defined in both 2016 and 2022.

3.5.1 Multifrequency acoustic analysis

The mfPCA allows the examination of the pairwise correlation (normalised version of the crossed covariance matrix \mathbf{V}) between the five frequencies. Results for acoustic data in 2016 are displayed [Figure 3.3](#). For each panel, we can read the correlation between two frequencies at different pairs of depth (z, s). The diagonal panels correspond to the correlation for a given frequency (for instance $\mathbf{V}_{18/18}$). They are symmetrical with a correlation of 1 on their diagonal. Regarding the diagonal panels of the three lowest frequencies (18, 38 and 70 kHz), a highly correlated layer (> 0.4) is observed between 100 m and 350 m, particularly visible in the centre part of the 70/70 kHz panel. For the 18/18 kHz and 38/38 kHz panels, a second correlated layer (> 0.4) is highlighted from 400 m to the maximum depth range, while no correlation (close to 0) is observed between the upper layer (25-400 m) and the deeper layer (400 m to the maximum depth range). For the highest frequencies (diagonal panels 120/120 and 200/200 kHz), the correlation is always above 0.2, indicating that backscatter between the sub-surface and 220 m are well correlated.

Regarding the cross-correlation panels (e.g. 18/70 kHz), the correlations are maximal for similar depths, unless between the 18 and 38 kHz. For instance, the 18 kHz frequency at 100 m is highly correlated (> 0.8) with the 120 kHz frequency at the same depth. For pairs of distant depths (e.g. 18 kHz at 600 m and 120 kHz at 150 m), the correlation between two frequencies is globally close to zero, meaning that backscatters measured near the surface at high frequency give little to no information on the low-frequency backscatters measured deeper. Negative correlation (< -0.4) only appears with the 38 kHz. Backscatters measured in a thin layer around 400 m at 38 kHz are negatively correlated with backscatters measured between 100 and 400 m with the other frequencies.

Particular attention should be given to the cross-correlation between the 18 and 38 kHz. The pairwise correlation (z, s) when $z = s$ is weakly or not correlated (around 0) when depth z is between 300 and 400 m or below 600 m. For a given depth, the backscatter information provided by these two frequencies seems complementary, which emphasises the need for multivariate acoustic analysis.

Results on the frequency correlations are similar for acoustic data recorded in 2022 (not shown).

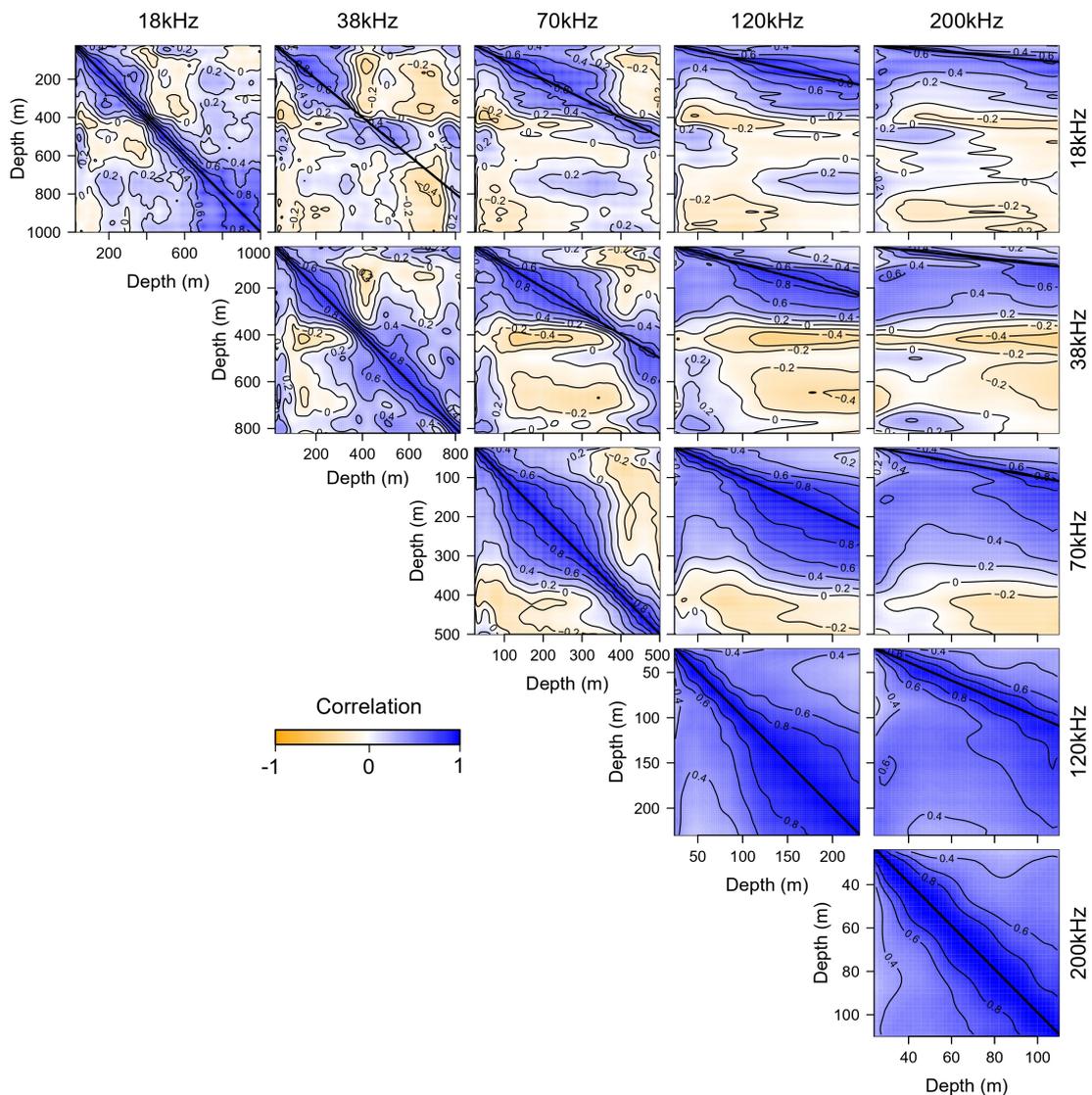


FIGURE 3.3 – Contour plot of the normalized block-structured matrix \mathbf{V} obtained for the 2016 acoustic data. \mathbf{V} is computed on the coefficients of the B-spline expansion (projection of the acoustic observations in their functional space, Section 3.4.3). Each panel displays the correlation between pairwise frequencies (18, 38, 70, 120 and 200 kHz) at any depth. For example, the correlation between the 18 kHz at 700 m and the 200 kHz at 100 m is close to 0. Note that only the diagonal panels are symmetrical and square; the others are unsymmetrical and rectangle (as the range of the different frequencies changes). The square representation was chosen to facilitate the reading. The black line indicates the 1:1 depth.

3.5.2 Main modes of backscatter variability

The mfPCA identifies the main modes of variability associated with the changes in backscatter vertical distribution. Figure 3.4, Figure 3.5 and Figure 3.6 display the mfPCA results for 2016. Results for 2022 are shown in Supplementary Material (Figure S1, Figure S2 and Figure S3). The first seven modes of variability were retained for subsequent analysis, accounting for 82.4 and 83.4 % of the variability in 2016 and 2022 (respectively) as done in Ariza et al. (2022a). In 2016, these modes

represent 48.09, 12.54, 9.16, 3.93, 3.22, 2.92, and 2.58 % of the original variability (left panel Figure 3.4).

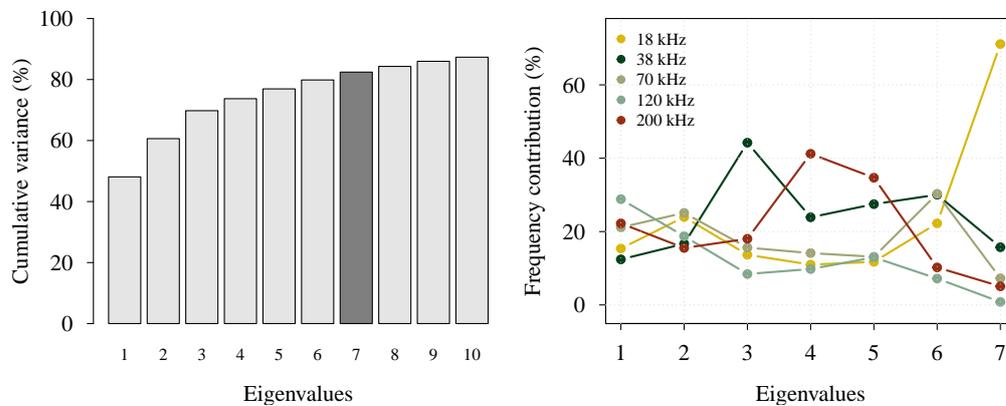


FIGURE 3.4 – Results of the mfPCA performed on acoustic data in 2016. (Left) Cumulative percentage of variance explained by the 10 principal eigenvalues (the first seven add to 82.44 % of total inertia). (Right) Percentage of contributions of each frequency to the eigenvalues.

The contributions (%) of each frequency for a given mode are unequal and not constant across the frequencies (right panel Figure 3.4). The first eigenvalue contributions are distributed from low to high on the 38, 18, 70, 200 and 120 kHz. The first mode in 2022 is also primarily influenced by the 120 kHz frequency. The variation in contribution among frequencies decreases for the second eigenvalue, accompanied by a shift in their order of contribution (Figure 3.4). The contribution of the 38 kHz is particularly important for the third to the sixth eigenvalues (above 20 %). This contribution indicates modes of variability particularly driven by the vertical changes in MM distribution from organisms responsive to this frequency, also implying a large vertical range. The 200 kHz is also a large contributor to the fourth and fifth eigenvalues, while the 18 and 70 kHz are part of the 3 main contributors for the sixth eigenvalue. The seventh mode is finally mainly driven by the 18 kHz reaching 70 % of the variance explained.

For interpreting vertical modes (VM) of variability, we associate them with the mfPCA principal components (PC). The first three PCs' scores (left panels Figure 3.5) demonstrate the degree of deformation linked to their corresponding VM (right panels Figure 3.5). PC1's spatial pattern alternates between positive and negative values along the transect (Figure 3.5a). The associated VM1 reveals consistent deformation across the five frequencies, indicating periodic backscatter intensity changes from the surface down to 400 m (Figure 3.5d). PC2 scores transition from negative in the south to positive in the north (blue to red dots in Figure 3.5b). The corresponding VM2 opposes AOs with high or low backscatter in the upper 100

metres and an inversion between 100 and 400 m. Deformation is consistent across the five frequencies with varying intensity (e.g. more pronounced deformation from surface to 100 m for 38 kHz than 200 kHz; Figure 3.5e). PC3 scores are positive south of 42°S and north of 36°S (Figure 3.5c). This third mode is mainly influenced by the 38 kHz, opposing profiles with low or high backscatter between 200 and 800 m at this frequency (Figure 3.5f). Additionally, blue profiles (negative PC3) exhibit increased backscatter between the surface and 100 m across all frequencies.

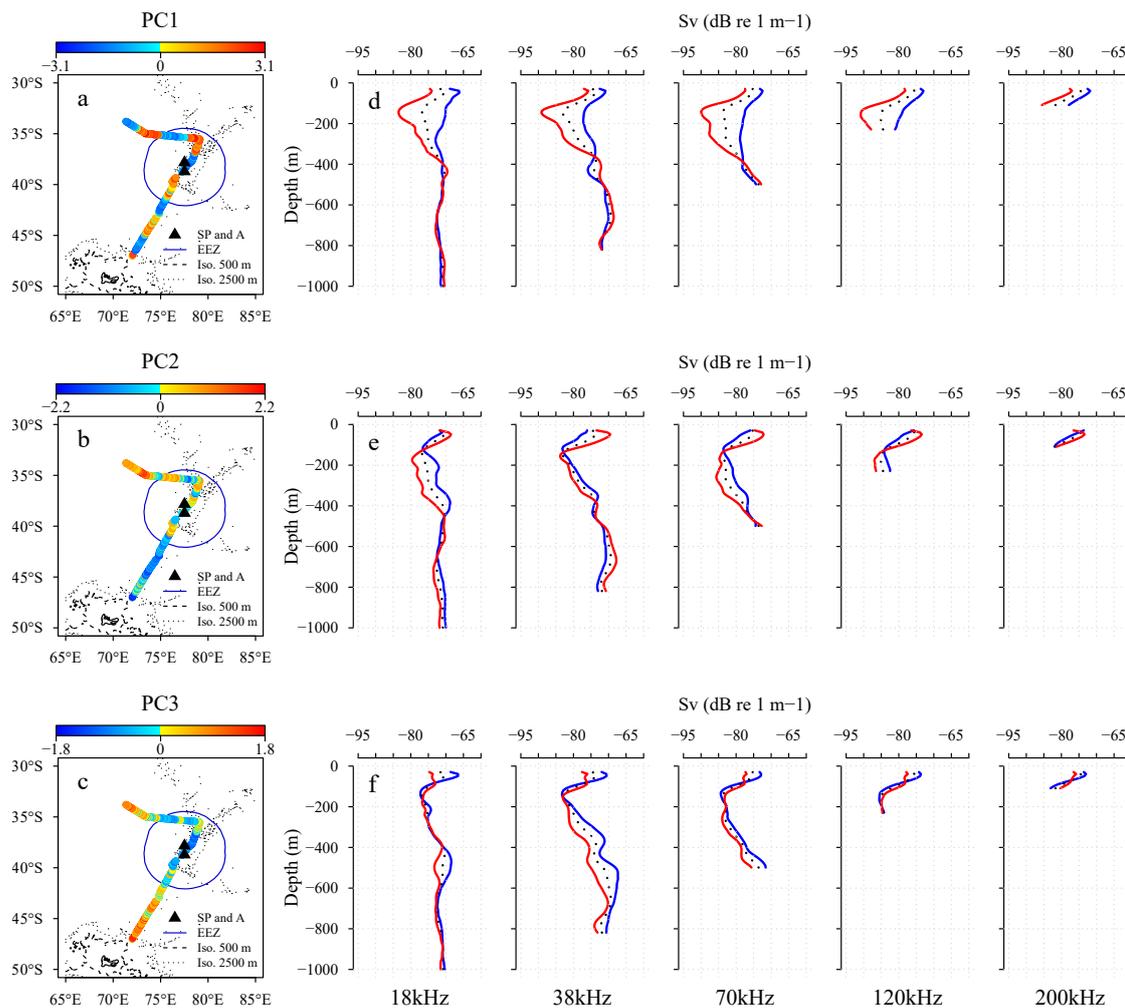


FIGURE 3.5 – Results of the mfPCA performed on acoustic data in 2016. The three lines of panels correspond to the three first modes of variability. The left panels (a, b, c) display the spatial distribution of PC1, PC2 and PC3 along the ship trajectory while the right panels (d, e, f) show the deformation of the five mean profiles (black dotted line) associated with the corresponding vertical mode (VM). For a given line of panels, colors in the map match with the coloured profiles on the right side. For example, red dots along the trajectory in a correspond to acoustic observations with backscatter distribution close to the red profiles in d (i.e. low densities between the surface and 400 m for all frequencies). The color bar above each spatial panel is adjusted to the range of the corresponding PC. Bathymetry line at 500 and 2500 m surround the Kerguelen archipelago and Saint-Paul (SP) and Amsterdam (A) Islands. The blue circle define the Economic Exclusive Zone (EEZ).

To elucidate further the profile deformation patterns, scores of PC1, PC2, and PC3

were plotted against latitude and local time of the day (GMT+5; [Figure 3.6](#), top and bottom panels, respectively).

The scores of PC1 present a latitudinal cyclic pattern that match the previous observation shown [Figure 3.5a](#). The dots show a coherent alternance of periods along latitude due to the alternation of nighttime and daytime periods along the transect ([Figure 3.6a](#)). The same scores are displayed in a clockwise manner, with isolines circling the clock's zero level (black circle), depicting iso-shapes of AO deformation for the associated vertical mode. PC1 scores are positive during the daytime (yellow dots between 06:00 and 18:00) and negative at nighttime (dark blue dots between 21:00 and 03:00). Twilight periods (cyan dots between 03:00 and 06:00 and between 18:00 and 21:00) represent transitions between distinct stable temporal vertical structures. While PC1 primarily relates to the circadian cycle, the increasing amplitude between daytime and nighttime scores along latitude indicates that daytime period is more structured northwards, with lower densities recorded between the surface and 400 m (red curves in [Figure 3.5d](#)).

In contrast to PC1, PC2 and PC3 scores exhibit more distinct latitudinal trends ([Figure 3.6](#)). PC2 decreases from 46° to 44°S, then increases to 34°S. Notably, scores during the daytime show greater variability ($PC2 \in [-1.8; 2.2]$) than during the nighttime ($PC2 \in [-1.2; 1.2]$). For PC3, scores decrease until 37°S, then rise until the end of the transect, with an additional negative peak at 35°S. Additionally, PC2 and PC3 show a weak association with diel variability ([Figure 3.6](#)), as their scores cannot reliably distinguish between negative or positive values at a given time.

3.5.3 Acoustic and oceanographic context

Using Multiple Factor Analysis (MFA), we explored the relationship between two sets of variables. Our objective was to identify regions displaying shared environmental and acoustic patterns, while mitigating the influence of the circadian cycle. Consequently, the acoustic group of the MFA is composed of PC2 to PC7 scores, excluding PC1 (recognized as the main temporal mode) and consecutive modes that contributed less than 2% of the vertical variability. On the other hand, the environmental group is composed of surface temperature (°C), salinity (psu), oxygen ($\mu\text{mol kg}^{-1}$), and fluorescence (mg m^{-3}).

To prevent confusion with the mfPCA applied to acoustic data, the principal modes of MFA are termed *dimensions*. In 2016 and 2022, six and five primary dimensions

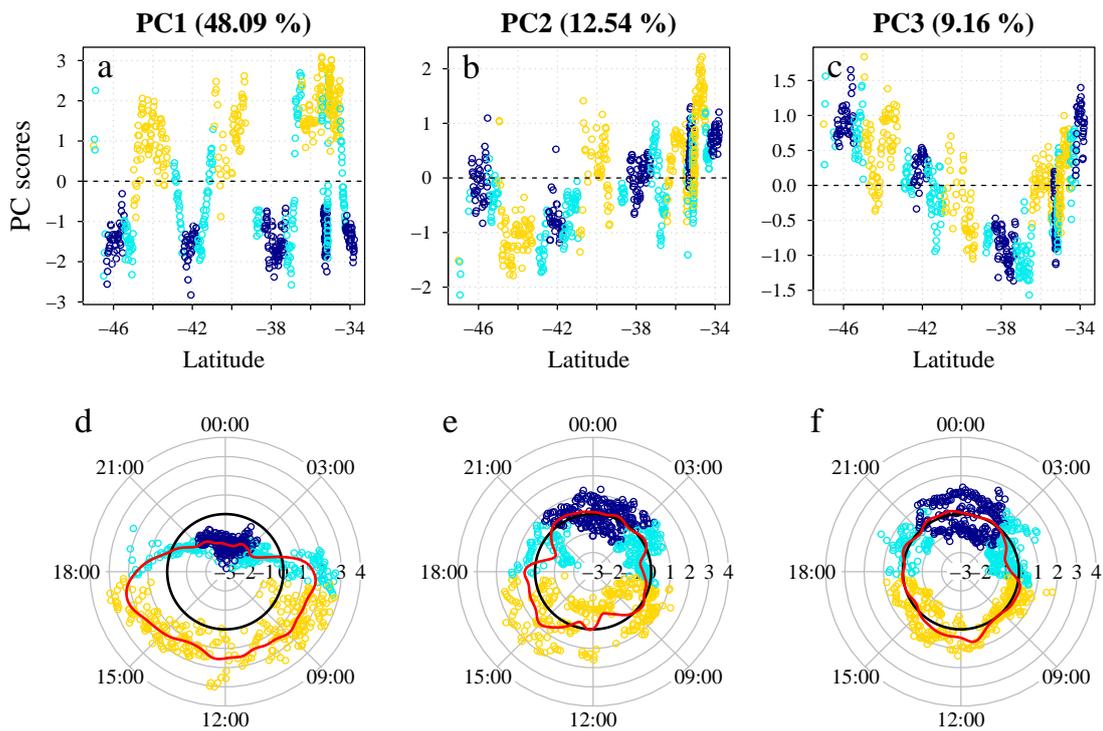


FIGURE 3.6 – Results of the mfPCA performed on acoustic data in 2016. Projection of PC1 (**a**, **d**), PC2 (**b**, **e**) and PC3 (**c**, **f**) along latitudinal (top) and diel (bottom) variations. Yellow, cyan and dark blue dots correspond to day, twilight and night period (respectively) defined with the solar elevation. For both latitudinal and diel panels, the y-axis corresponds to the scores of the PC. For diel variability, the time is in UTC+5 (local time) and PC score scales are read horizontally ([-3;4]) from the center to the edge of the circles. The solid red line is the Local-Linear estimator for circular-linear data. The dashed black line (top panels) and the solid black line (bottom panels) highlight the 0-isoline. PC1 presents a clear link with local time, while PC2 and 3 present more of a latitudinal pattern.

were retained, respectively, to capture 94.69 and 91.32% of the total variability. The proportion of variance explained by the dimensions is 43, 20.6, 11, 7.4, 6.8, and 5.9 % for the 2016 cruise and 41.8 20.6, 12.1, 10.2 and 6.6 % for the 2022 cruise. In both cruises, the first dimension is evenly split between the environmental and acoustic groups, comprising 51.6 and 48.5 % of variance explained in 2016, and 52.8 and 47.2 % in 2022. Subsequent dimensions are primarily influenced by the acoustic group. Table 3.2 displays variable contributions (within each group) for each dimension. Among the first six MFA dimensions, all seven acoustic PCs contribute over 10 % to at least once. Temperature, salinity, and oxygen contribute to the first MFA dimension, while fluorescence contributes to the fourth dimension alongside PC5 and PC7 (Table 3.2).

The correlation circles in the left panels of Figure 3.7 offer a supplementary perspective on the connections between acoustic patterns and surface environmental conditions. Arrows closer to each other indicate positive correlation, while opposing

TABLE 3.2 – Results of the Multiple Factor Analysis (MFA) performed on the 2016 dataset. The lines correspond to the dimensions of the MFA with the contribution of each variable in percentage of variance explained (%). For example, PC2 is the major contributor of Dim1, reaching almost 42 %. PC2 to PC7 correspond to the principal components of the acoustic mfPCA (acoustic group). O, T, S and F correspond to oxygen, temperature, salinity and fluorescence (environmental group). Contributions above 10 % are highlighted in grey.

	Acoustic group						Environmental group			
	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6	PC7	O	T	S	F
Dim1	41.96	5.45	0.74	0.22	0.07	0.02	15.69	15.19	13.93	6.74
Dim2	24.26	67.2	0.87	0.33	0.04	0.05	1.14	1.69	2.54	1.89
Dim3	7.22	17.05	43.66	9.51	0.86	0.93	3.23	4.86	7.33	5.36
Dim4	7.59	0.52	8.3	19.66	1.42	30.15	0.71	0.16	0.14	31.35
Dim5	4.50	1.41	21.39	44.66	8.5	11.08	1.88	1.22	0.01	5.35
Dim6	0.03	0.01	0.68	7.97	82.42	7.96	0	0.06	0.01	0.85

directions signify negative correlation. The distance from the origin reflects variable representation quality for a specific axis. In both years, latitude, temperature, and salinity are highly correlated and show a negative correlation with oxygen. These four variables correlate with the first dimension of the MFA and PC2 (acoustic variable). This outcome suggests that the rise in backscatter within the upper 100 metres of the water column, linked to positive PC2 (Figure 3.5e, red curves), is positively linked to warmer, saltier but less oxygenated waters. In both years, PC3 is positively correlated with the second dimension.

Differences in correlations between the two years stem from two main reasons. First, the acoustic modes of the two mfPCA runs (for each year) may not correspond to the same profile deformations (see Figure 3.5 and Figure S2). For example, the deformation linked to PC2 in 2016 aligns with the deformation tied to PC3 in 2022. Second, deformations can be reversed (e.g. the red VM2 curve in 2016 corresponds to the blue VM3 curve in 2022). Connecting correlation circles with acoustic VMs reveals that fluorescence is correlated with lower backscatter density between the surface and 100 m, and higher density between 100 and 400 m (blue curve in Figure 3.5 middle panels). Lastly, PC3 in 2016 exhibits a negative correlation with longitude and bathymetry (Figure 3.7), consistent with spatial variations observed in Figure 3.5c.

The first factorial plan of the MFA (Figure 3.7b and e) projects closely similar observations. MFA scores were clustered using a model-based clustering approach to identify regions with matching environmental conditions and acoustic patterns. The optimal number of groups, denoted as G , was determined by examining the Integrated Completed Likelihood (ICL) and Bayesian Information Criterion (BIC).

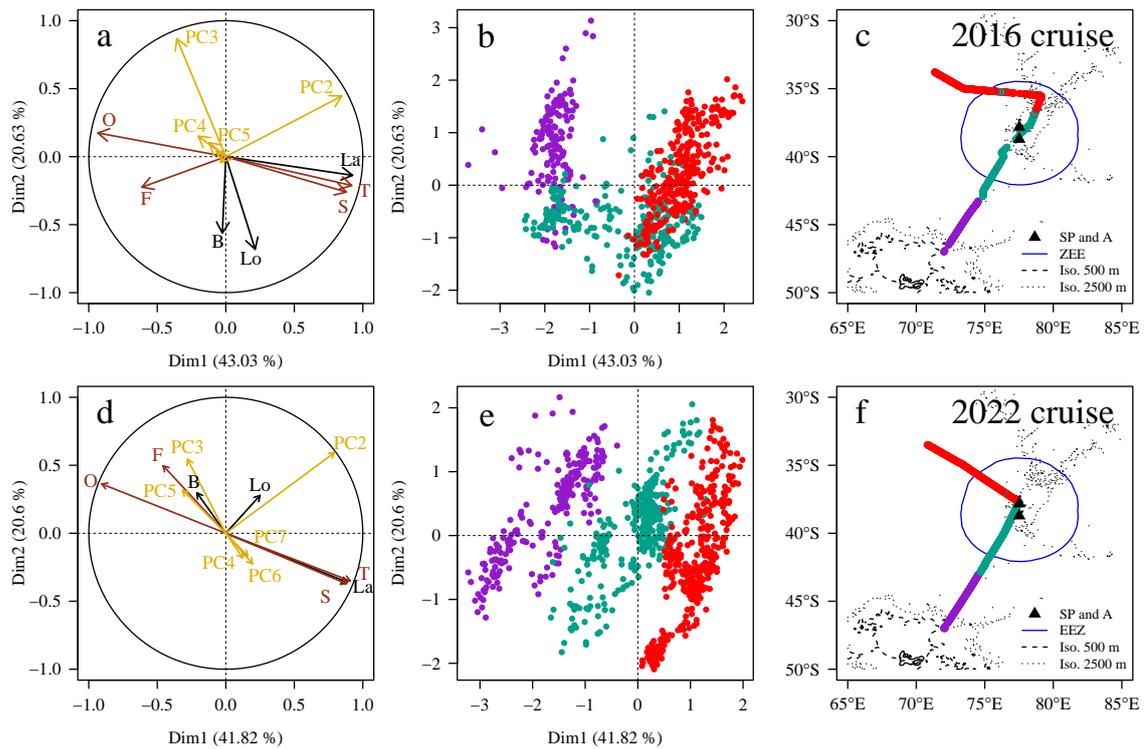


FIGURE 3.7 – Results of the Multiple Factor Analysis (MFA) and model-based clustering (MBC) of the MFA scores. Top panels: 2016 cruise. Bottom panels: 2022 cruise. (a, d) Correlation circle between the variables and the first two dimensions of the MFA. The variables are separated in three groups : the environmental group (brown arrows), the acoustic group (yellow arrows) and the supplementary group (black arrows). The environmental group comprises 4 variables : temperature (T), salinity (S), oxygen (O) and fluorescence (F). The acoustic group comprises the second to the seventh principal components (PC2-7) of the acoustic mfPCA. In a, PC6 and 7 arrows are not indicated for more readability (arrows are close to (0,0)). The supplementary group gathers the latitude (La), longitude (Lo) and bathymetry (B). (b, e) First factorial map of the MFA with colors corresponding to the results of the MBC in three group. (c, f) Projection of the three clusters in the geographical space coloured with respect to the group. Bathymetry line at 500 and 2500 m surround the Kerguelen archipelago and Saint-Paul (SP) and Amsterdam (A) Islands. The blue circle define the Economic Exclusive Zone (EEZ).

With both criteria, the approximated integrated likelihood gain when increasing the number of groups dropped after $G = 3$ in both years. To ensure a relevant and ecologically interpretable model (without excessively dividing the data), we then decided to fix G to 3. The partition of MFA scores in 3 groups was found to be highly stable (insensitive to initialisation) with a probability of belonging to a group always above 0.5, supporting the choice of G .

This clustering outcome exhibits geographical consistency across the two years, with the purple group located in the southern study area, the red group in the north, and the green group serving as a transitional zone (Figure 3.7c and f). These spatially coherent clusters are henceforth referred to as environmental-acoustic regions.

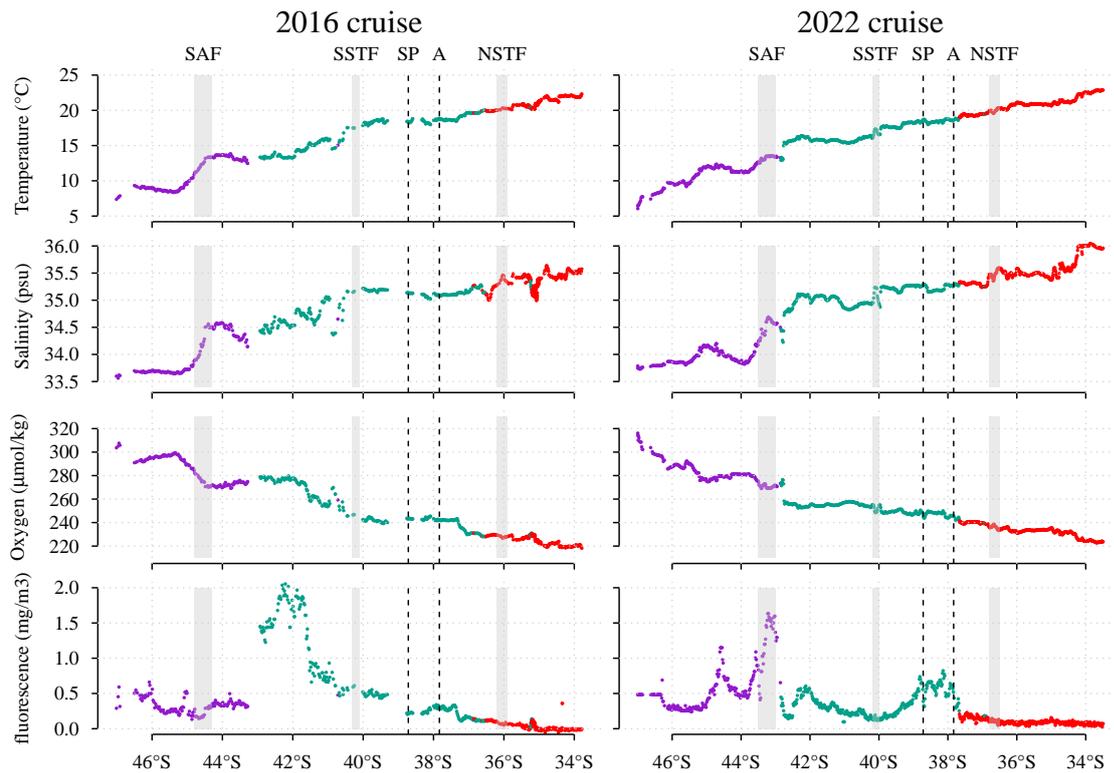


FIGURE 3.8 – Environmental variables measured along the ship cruises as function of latitude. The colors correspond to the three regions defined with the model-based clustering. From top to bottom: sea surface temperature ($^{\circ}\text{C}$), sea surface salinity (psu), surface oxygen ($\mu\text{mol kg}^{-1}$) and fluorescence (mg m^{-3}) for the cruises 2016 (left column) and 2022 (right column). From South to North, the grey shades approximately delimit the SubAntarctic Front (SAF), the Southern Subtropical Front (SSTF) and the Northern Subtropical Front (NSTF). The fronts were determined based on hydrographic parameters compiled in the Southwest Indian Ocean (Anilkumar et al., 2007). The two black dashed vertical lines correspond to the latitude of Saint-Paul (SP) and Amsterdam (A) islands.

3.5.4 Environmental-acoustic regions

All four environmental parameters (temperature, salinity, oxygen and fluorescence) were highly variable along the transects and allowed the approximate location of fronts in the study area (Figure 3.8). In Anilkumar et al. (2007), the northern branch of SubAntarctic Front (SAF1) falls within $9\text{--}11\text{ }^{\circ}\text{C}$ and $33.85\text{--}34$ psu at surface, while the Southern Subtropical Front (SSTF) ranges from $11\text{--}17\text{ }^{\circ}\text{C}$ and $34.05\text{--}35.35$ psu, with its northern branch (NSTF) at $21\text{--}22\text{ }^{\circ}\text{C}$ and a constant salinity of 35.5 psu. Here, we associated the SAF with a surface salinity shift located at $\sim 44.55^{\circ}\text{S}$ in 2016 and $\sim 43.25^{\circ}\text{S}$ in 2022. Salinity values increased from $\sim 33.7\text{--}33.9$ psu (south of the front) to ~ 34.5 psu (north of the front) in both years with increased temperature associated. The SSTF was consistently located around $\sim 40.2^{\circ}\text{S}$ in both cruises. SSTF exhibited mean temperatures of $17.7\text{ }^{\circ}\text{C}$ and $16.4\text{ }^{\circ}\text{C}$ in 2016 and 2022, coupled with mean salinities of 35.185 and 34.945 psu. The Northern Subtropical Front

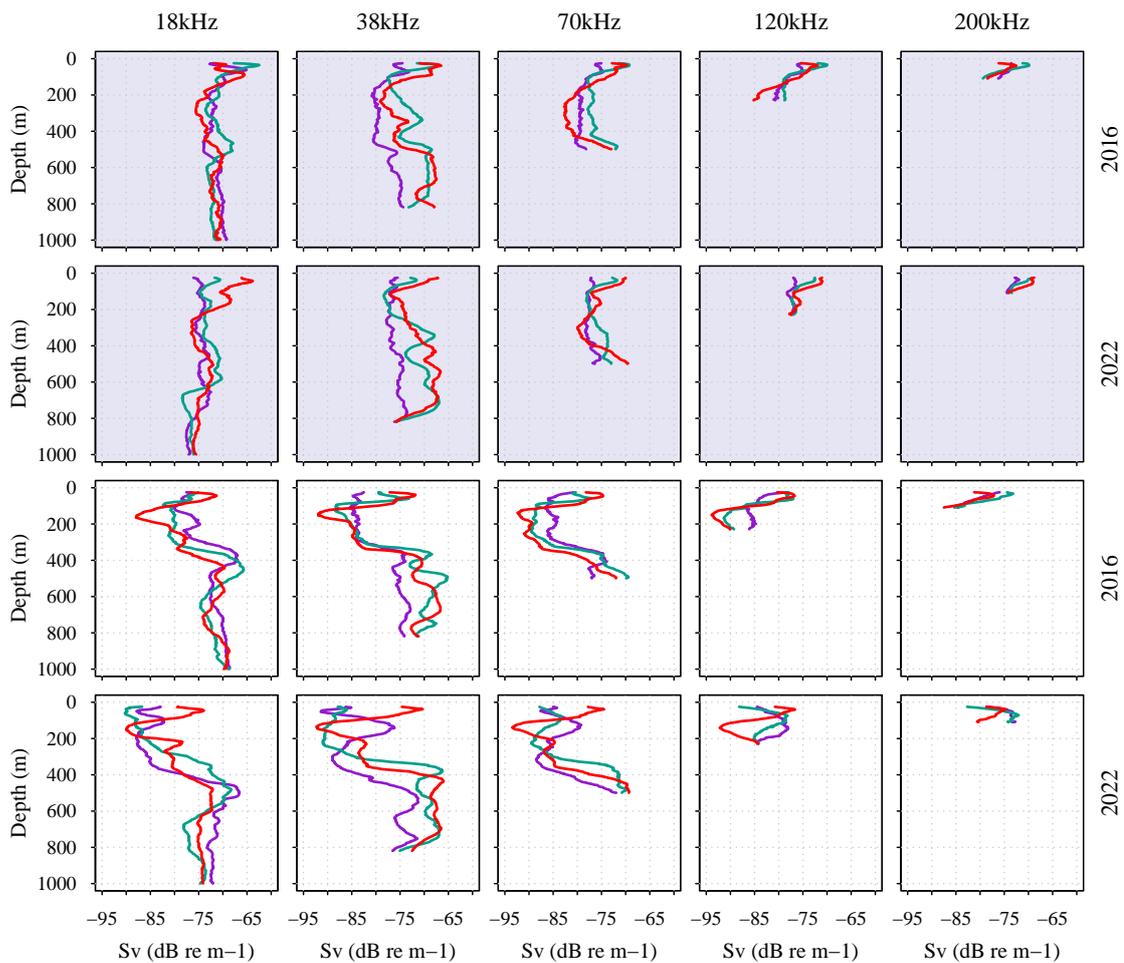


FIGURE 3.9 – Median acoustic profiles computed in the linear domain for each region obtained with the model-based clustering. The median profile is calculated for each frequency (18, 38, 70, 120 and 200 kHz from left to right panels) depending on the night (blue shade) and day periods (white shade) and considering independently each year. The first (resp. second) and third (resp. fourth) lines of panels correspond to results for 2016 (resp. 2022). Purple profiles correspond to the southernmost region (PFZ), red profiles to the northernmost region (STZ) and green profiles to the region in between (SAF) (Figure 3.7 right panels).

(NSTF) was positioned at 36.05°S in 2016 and 36.65°S in 2022 corresponding to a temperature $> 20.15^{\circ}\text{C}$ and 20.05°C and distinguishing areas with salinity > 35.3 psu in 2016 and 35.51 psu in 2022.

Following Geisen et al. (2022), we refer to the southern group (purple) as the Polar Front Zone (PFZ). The green cluster located to the north of the SAF and to the south of the NSTF has been termed the SubAntarctic Zone (SAZ), while the red cluster situated to the north of the NSTF is identified as the Subtropical Zone (STZ). All four environmental variables (temperature, salinity, oxygen and fluorescence) were significantly different between the different regions (Wilcoxon pairwise tests, p -value < 0.001). The PFZ (purple) shows colder, fresher and more oxygenated surface waters. At the opposite, the STZ (red) corresponds to subtropical environmental

conditions characterised by hotter, saltier, less oxygenated surface waters with a weak fluorescence signal. The SAZ (green) corresponds to a transition zone between two oceanographic systems. The fluorescence is significantly higher in the PFZ and SAZ than in the STZ, with a large peak around 42°S in 2016 belonging to the green region, and two peaks around 44.5 and 43°S in 2022 belonging to the purple region. The peak observed in 2022 matches the SAF location but not in 2016. A third fluorescence peak is observed in 2022 around Saint-Paul and Amsterdam islands.

We calculated the median acoustic profiles for both daytime and nighttime based on the environmental-acoustic region for both cruises (Figure 3.9). Pairwise fANOVA tests were used to confirm significant profile differences between regions according to the frequency and period. All pairwise tests showed significance (p-value < 0.001). Distinct differences between the median profiles are evident in the day-night comparison. Nighttime profiles present backscatter more uniformly distributed along the water column, without densities below -85 dB, whereas daytime profiles display lower average densities in the upper 400 m (matching PC1, Figure 3.5).

For nighttime profiles (blue background Figure 3.9), the PFZ (purple) presents less vertical variations of densities in the water column than the two other groups. The SAZ (green) is distinguished by a deep scattering layer (DSL) (400-600 m) on the 18 kHz and three scattering layers (SL) on the 38 kHz, one at the surface (above 100 m), also seen on the higher frequencies, one at ~350 m and a DSL between 500-800 m. The STZ (red) is characterised by an intense surface scattering layer (SSL) observed for all frequencies, low intensities in the intermediate layer (IL) and dense multi-layered DSL observed on the 38 kHz.

For daytime profiles (white background Figure 3.9), the DSL observed on the 18 kHz around 400 m (2016) or 500 m (2022) is weaker in the STZ (red) while the large DSL observed on the 38 kHz (400-800 m) is weaker in the PFZ (purple). An intense SSL (0-100 m) on the 18, 38, 70 and 120 kHz characterises the STZ (red) in 2022 in comparison with the other regions. In 2016, this intense SSL is also observed in the SAZ (green) on the 38 and 70 kHz and in the SAZ and the PFZ on the 18 kHz. Finally, the PFZ (purple) is defined by higher densities in the IL (100-300 m) in 2016, observed as a peak around 100 m in 2022, while the STZ is particularly low at that layer.

Overall, we observe from the PFZ to the STZ (i) an increase of densities in the SSL (0-100 m), (ii) a decrease in densities in the IL during the daytime (100-300 m) and

(iii) the apparition of an dense DSL on the 38 kHz. Even though variability can be observed, this main pattern is recurrent between years.

The median S_v profiles with interquartile ranges for each environmental-acoustic region are displayed [Figure S4](#). Smoothed echograms for 2016 and 2022 are displayed in [Figure S5](#) with associated environmental-acoustic regions.

3.5.5 Integrated NASC and taxa in the regions

We calculated the integrated NASC across all frequencies, from 25 m depth down to their maximum range. We focus on lower frequencies that penetrate greater into the mesopelagic zone, as the frequencies with a sampling depth ≤ 500 m (70, 120, and 200 kHz) were the first three contributors to the observed circadian cycle effect ([Figure 3.4](#)).

At nighttime in 2022, both 18 and 38 kHz show a significant increase in NASC values (Wilcoxon pariwise tests, p-value < 0.001) from the PFZ (purple) to the STZ (red) ([Figure 3.10](#)). In 2016, the NASC for the 18 kHz is significantly higher in the SAZ (green) but no difference is found between the PFZ and the STZ. At 38 kHz in 2016, the NASC is significantly lower in the PFZ but no difference is found between the two other regions. During the daytime, the NASC values at 38 kHz are approximately three times higher in the SAZ and STZ in comparison to the PFZ. The 18 kHz depicts an opposite pattern with the highest values observed in the southern region, gradually decreasing towards the north.

Concerning the biological composition in the area, net samples were spatially associated with the three environmental-acoustic regions. The abundance of Gonostomatidae and salps exhibit a distinct pattern, showcasing lower Gonostomatidae abundance and higher salps abundance within the Polar Front Zone (purple) in comparison to the northern regions ([Figure 3.11](#)). However none of the differences observed are significant (Gonostomatidae: ANOVA, $F^{2,13} = 3.487$, p-value = 0.0613; Kruskal-Wallis, Chi-squared = 3.93, df = 2, p-value = 0.14). For euphausiids, siphonophores, and myctophids, no significant differences are observed.

We identified 51 species of myctophids, 32 species of euphausiids, 35 species of siphonophores and 11 species of salps from the net samples. The NMDS indicates a correct value of stress (0.11 for euphausiids and myctophids, 0.12 for siphonophores and 0.15 for salps) which means a good representation of the data ([Figure 3.11](#)). The NMDS projection shows a spatial distinction for the four groups (myctophids,

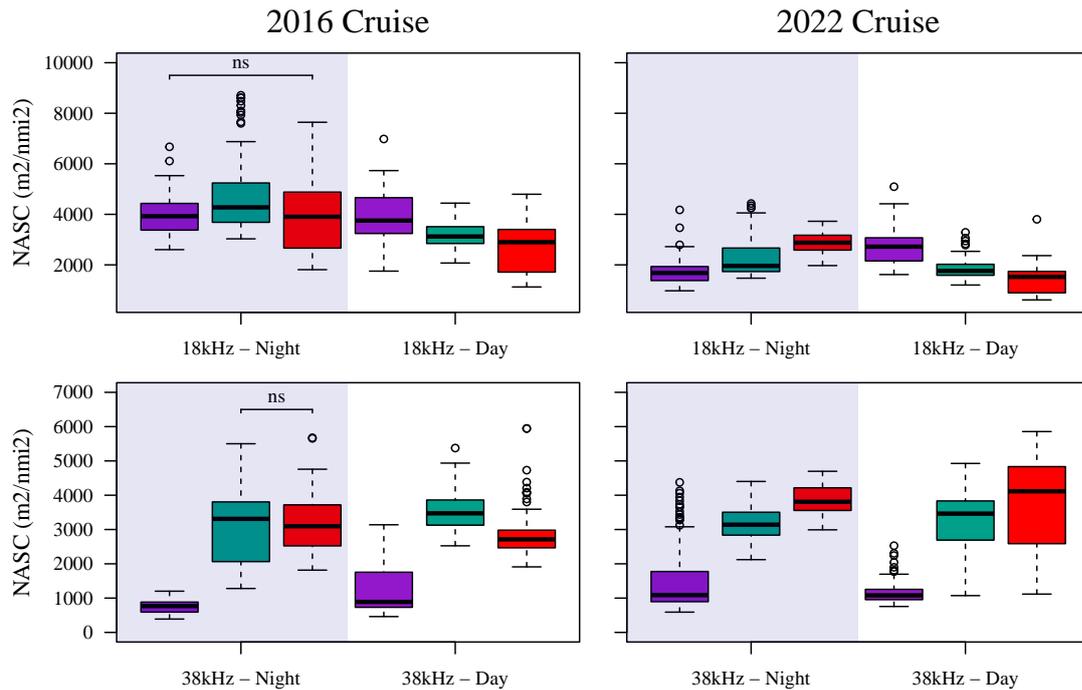


FIGURE 3.10 – Boxplot of integrated NASC ($\text{m}^2 \text{nmi}^{-2}$) computed for each environmental-acoustic region defined with model-based clustering. The NASC is calculated for the 18 (top panels) and 38 kHz (bottom panels) over profiles sampled at night (blue shade) or at day (white shade). The y-axis is adjusted for each frequency. The left panels correspond to the 2016 cruise while the right panels correspond to the 2022 cruise. For a given year, frequency and period (night or day), all pairwise integrated NASC are significantly different (Wilcoxon test, p -value < 0.01) unless when indicated ns above two boxplots. The number of observations n per boxplot $\in [43,206]$.

salps, euphausiids and siphonophores) based on the environmental-acoustic regions. The ANOSIM carried out from stations separated by the environmental-acoustic regions shows significant differences between groups for myctophids, euphausiids and siphonophores (p -value = 0.001). However, only a significant difference between the Polar Front Zone (PFZ) and the SubAntarctic Zone (SAZ) is observed for salps.

The PFZ (purple) is dominated by Southern Ocean species, such as *Euphausia valentini* and *Euphausia triacantha* for euphausiids, *Rosacea plicata* for siphonophores and *Salpa thompsoni* for salps. The dominant myctophid species were *Krefftichthys anderssoni*, *Protomyctophum bolini*, *Protomyctophum tenisoni*. Within the PFZ, a latitudinal shift was observed with clear endemic southern ocean species in the south, and more cosmopolitan in the northern stations. The SubAntarctic Zone is marked by the dominance of cosmopolitan species present throughout the transect, and the absence of Antarctica species that were identified in the PFZ: *Euphausia spinifera* and *Nematoscelis megalops* for euphausiids, *Chelophyes appendiculata*, *Eudoxoides mitra* for siphonophores. The diversity of myctophids is higher in this region compared to the PFZ with the presence of *Lampanyctus australis* and *Hygophum hanseni*.

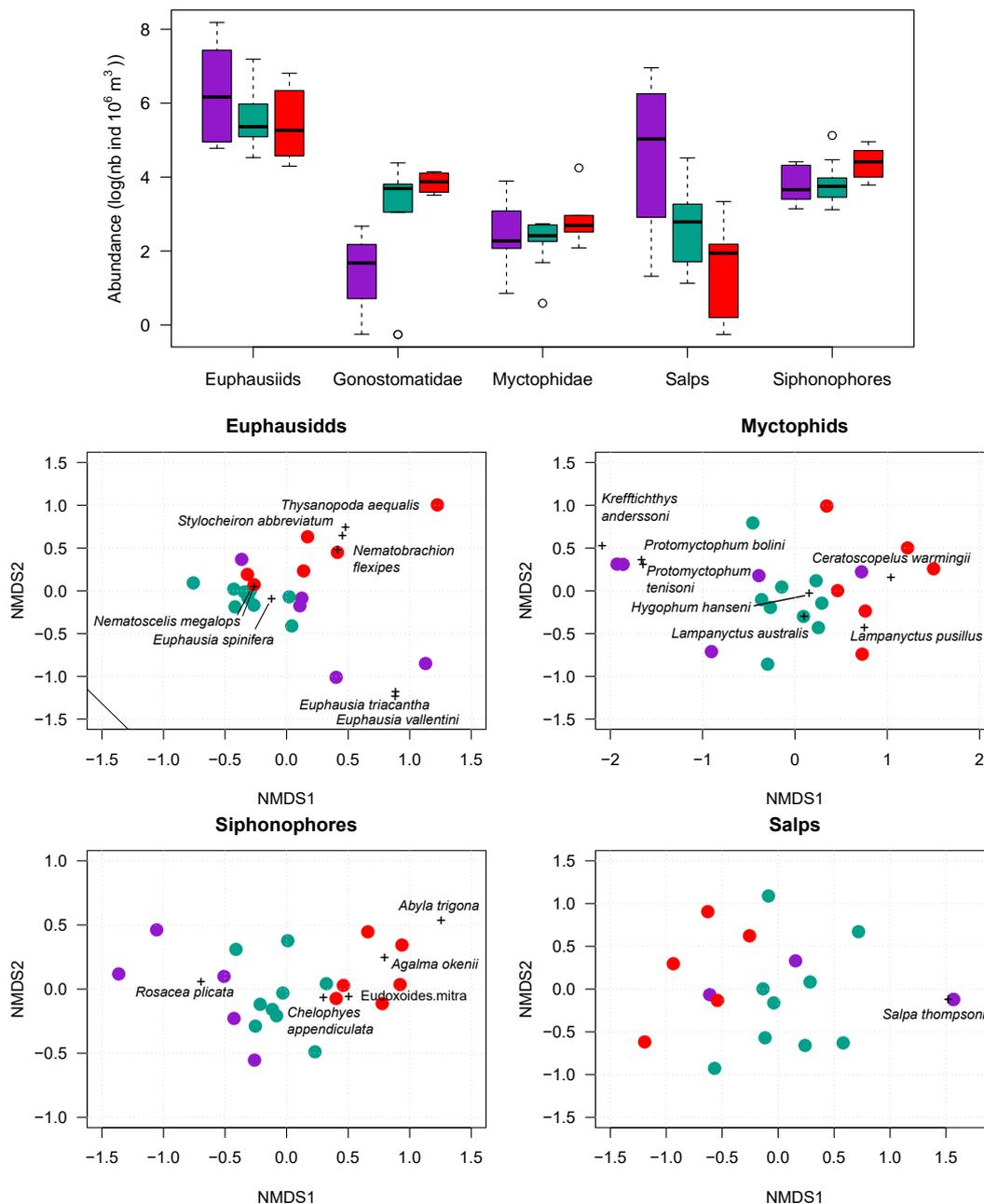


FIGURE 3.11 – Biological communities and association with the environmental-acoustic regions (colors). Top panel : boxplots of organisms abundance ($\log(\text{nb ind } 10^6 \text{ m}^{-3})$) grouped in five taxa. For each taxon, no significant differences were found between regions (ANOVA or Kruskal-Wallis tests, $p\text{-value} > 0.05$). Bottom panels : ordination plot using Non-Metric Multidimensional Scaling (NMDS) of IKMT euphausiids, Myctophidae, siphonophores and salps captured in the area. Gonostomatidae could not be analysed using NMDS as no species-level identification could be performed. Each dot represent a IKMT station (n total = 20). Positive correlated objects are close together on the same side of the plot. Black crosses display the dominant species per region.

No dominance of salp species was identified. Finally, several subtropical species such as the euphausiids *Thysanopoda aequalis*, *Stylocheiron abbreviatum* or *Nematobrachion flexipes* characterise the Subtropical Zone. The siphonophore species *Agalma okenii* and *Abyla trigona* are also dominant. *Ceratoscopelus warmingii* and *Lam-*

panyctus pusillus are the dominant myctophid species. Similarly to the SAZ, no dominance of salp species was identified.

3.6 Discussion

We report here on the application of Functional Data Analysis methods to five acoustic frequencies, with inconsistent depth ranges, acquired from a downward-facing echosounder. Our investigation delves into the inherent temporal variability of acoustic data, aiming to filter it to explore the spatial sound-scattering regimes evolution within a known transition zone. The analysis of the vertical distribution of sound-scattering layers can be achieved by vertically segregating the data prior to analysis (e.g. [Béhagle et al., 2014](#)). However, the mesopelagic vertical boundaries exhibit both spatial and temporal variability ([Reygondeau et al., 2018](#)), influenced by the specific oceanic province under consideration ([Fuchs et al., 2023](#)). This complexity in vertically delimiting oceanographic basins suggests that, instead of enforcing vertical separation prior to analysis, a more promising strategy is to adopt a comprehensive whole-water column approach ([Sutton, 2013](#)).

We believe the functional data analysis method employed here, which identifies the depth maximising vertical variability ([Nerini et al., 2010](#)), allows us to contribute to this approach. Furthermore, the originality of this work is the application of the fPCA to joint acoustic frequencies sharing distinct depths, complementing a recent similar approach ([Ariza et al., 2022a](#)). Such tools can be seen as valuable as it is becoming clearer that multifrequency hydroacoustic analyses are needed to better understand the proportions of distinct groups composing sound scattering layers (e.g. siphonophores, crustaceans and fish), which can in turn help reduce the uncertainty in mesopelagic organisms biomass estimates from acoustic data ([Proud et al., 2019](#)). Indeed, part of hydroacoustics research on pelagic vertical structures has focused on the 38 kHz because it reaches deep depths and it corresponds to the frequency of air-filled organisms resonance (e.g. [Béhagle et al., 2016](#); [Klevjer et al., 2016](#); [Receveur et al., 2020b](#)). It follows that research has largely focused on the 38 kHz to model micronekton spatial dynamics (e.g. [Lehodey et al., 2015](#); [Ariza et al., 2022b](#)) and estimate the global fish biomass from NASC integrated values ([Irigoiien et al., 2014](#); [Dornan et al., 2022](#)). Yet, a single-frequency approach might encounter constraints in capturing the wide spectrum of community composition variations ([Dornan et al., 2019](#)).

Decomposing and quantifying spatiotemporal variability

As emphasised in [Boersch-Supan et al. \(2017\)](#), "there is an imperative [...] in using analysis frameworks that adequately address the inherent space-time variability". We show here that the primary mode of variability is tied to temporal dynamics even across a pronounced hydrological transition zone where substantial spatial variability was anticipated. This diel dominance aligns with the well-recognized diel vertical migration (DVM) pattern, a major mode of variability in acoustic data (e.g. [Receveur et al., 2020a](#)), and corroborates the substantial impact of daylight on backscatter values in the southern Indian Ocean ([Boersch-Supan et al., 2017](#)). This outcome is consistent with the long-known response of marine organisms to light levels (e.g. [Cotté and Simard, 2005](#); [Brierley, 2014](#)) and the observation of organisms adjusting their depth to remain within preferred irradiance ranges ([Frank and Widder, 2002](#)). Our results indicate a slight increase in the scores of the temporal mode during the day for both the 2016 and 2022 cruises, implying spatial implications within this diel pattern. This intricacy can become even more complex with longer timescales like the seasonal cycle ([Urmy et al., 2012](#)). Recent studies have introduced effective data-driven techniques to capture inherent temporal variability in acoustic datasets ([Parra et al., 2019](#); [Lee and Staneva, 2020](#)). In this study, we enhance the interpretation of our multifrequency database by considering how different frequencies respond to temporal changes in both the mesopelagic zone (18-38 kHz) and the epipelagic zone (across the 5 frequencies). Our findings indicate that the distribution of each acoustic observation can be understood as a linear combination of specific sound-scattering features (e.g. VM2, VM3), building on a main cyclic temporal mode of variability (VM1). This advancement could contribute to optimising parameters for marine ecosystem models (e.g. [Lehodey et al., 2015](#)).

The mfPCA approach also proves valuable in analysing the frequency contributions to individual vertical modes. As illustrated in [Figure 3.3](#), a high correlation exists within and between high frequencies (120-200 kHz). High frequencies substantial influence on the temporal mode aligns with their limited sampling range, primarily capturing the epipelagic dynamics, where organism migration significantly impacts abundance (e.g. [Béhagle et al., 2017](#)). The lower frequencies (18 and 38 kHz) are also influenced by temporal variability, albeit less due to the possible persistent deep scattering layers (DSL) between nighttime and daytime, associated with non-migratory organisms (particularly at the 38 kHz frequency). Additionally, [Figure 3.3](#) revealed no correlation at depth among the deep-ranging frequencies (18 and 38

kHz) probing the twilight zone. This absence of correlation results in an uneven contribution of the frequencies to each VM. For instance, the change in the deep sound-scattering layers highlighted by VM3 in 2016 is majorly driven by the 38 kHz, and could be associated with a change of community detected particularly at this frequency (e.g. a change in mesopelagic fish community, [Dornan et al., 2019](#)). On the contrary, VM2 (2016) was driven by a combination of frequencies, which suggest that the whole pelagic community structure varied with this pattern.

Numerous spatiotemporal patterns

Within the branch of Functional Data Analysis methods, functional Principal Component Analysis (fPCA) has largely been applied to oceanographic research as it allows the study of 3D structures (space and depth or time). In analysing 3D hydrological patterns and front location, the initial factorial plan captured 92, 94, 87, and 79 % of inertia, respectively in [Pauthenet et al. \(2017, 2018, 2019, 2021\)](#). In [Assunção et al. \(2020\)](#) the first axis alone of the fPCA explained 88 and 83 % of temperature and salinity variation. While studying Southern Elephant seal dive patterns ([Godard et al., 2020](#)), three principal components were needed to encompass 78 % of total variability. In our recent study, the first seven VMs were necessary to capture around 80 % of total variance in 2016 and 2022 cruises, which match recent fPCA applied to acoustic data ([Ariza et al., 2022a](#)). Comparing the first modes of variability of a mfPCA applied to either biological or abiotic data (e.g. hydrological profiles) reveals that biological patterns need more VMs than abiotic patterns to capture their complexity.

Sounds-scattering regimes and surface environmental drivers

Grouping the result of the MFA with model based clustering provided evidence of 3 distinct environmental-acoustic groups in the transition zone, with the same spatial distribution observed in both years. The approximate boundaries of these regions fall near the SubAntarctic Front (SAF) and the Northern branch of the Subtropical Front (NSTF), delimiting from South to North the Polar Frontal Zone (PFZ), the SubAntarctic Zone (SAZ) and the Subtropical Zone (STZ).

The 38 kHz dynamics from the PFZ to the STZ, matches previous large-scale studies conducted in the Southern Indian Ocean ([Béhagle et al., 2016](#); [Boersch-Supan et al., 2017](#)) and a recent shape-based global classification of acoustic profiles ([Ariza et al., 2022b](#)). Notably, from South to North, the median profiles in each cluster showed

an increase of densities at the surface, denser DSL and a decrease of densities in the intermediate scattering layer. The two-layer persistent DSL structure North of the SAF measured at the 38 kHz during both cruises matches with the previous vertical distribution of SL found in the Indian Ocean (Béhagle et al., 2014; Klevjer et al., 2016). However, a strong SL observed in daytime 2022 between ~ 100 -200 m depth could nuance the view of more evenly distributed acoustic profiles South of the SAF (Boersch-Supan et al., 2017).

Although literature on the 18 kHz frequency in the region is limited, Boersch-Supan et al. (2017) also found an increased 18 kHz backscatter between 35° and 45° S, spanning the surface and intermediate layers during the day and throughout the water column at night. Although a decrease in densities within the DSL at 38 kHz was evident in the southern group, there was no corresponding reduction in backscatter observed at 18 kHz. The difference in vertical structures between 18 and 38 kHz matches with recent observation at stations displaying contrasted biogeochemical conditions within the Southern Ocean (Cotté et al., 2022). These two distinct responses to the SAF could potentially indicate that the two different oceanographic domains are dominated acoustically by different frequencies. However, this assumption requires further investigation.

Detecting spatial patterns at higher frequencies poses a greater challenge due to the predominant sampling of the epipelagic layers, leading to the most notable contrast emerging between daytime and nighttime observations. However, during daytime in both years, between depths of 100 and 200 metres, a denser sound-scattering layer was detected on the 120 kHz in the PFZ in comparison to the STZ. This phenomenon might be attributed to the greater presence of dense crustacean communities in the Southern Ocean as indicated by previous studies (Demer and Conti, 2005), which were found to be particularly abundant in the 0–500 m water layer in waters surrounding Kerguelen (Cotté et al., 2022).

Sound-scattering layers and fluorescence

In comparison to the SAF, we observed that the Southern Subtropical Front (SSTF) and NSTF exhibited a weaker hydrological gradient which did not lead to an abrupt transition in the deep scattering layers between the two northern zones. However, the lowest fluorescence measured in the STZ delimits the entry into the oligotrophic regime of the Southern Indian Ocean. This frontal system is known to impact phytoplanktonic communities (Schlüter et al., 2011; Geisen et al., 2022).

Studies have found positive relationships between mesopelagic fish biomass and primary production (PP) (Irigoien et al., 2014) and between zooplankton biomass in the epi-, meso-, and bathypelagic layers and average net primary production (NPP) (Hernández-León et al., 2020). Here the appearance of the DSL to the north of the SAF could potentially correspond to an increased presence of deep micronekton biomass across the Subtropical Convergence Zone (defined as the region between 42° and 32°S) in the Southern Indian Ocean, as suggested by previous studies (Pakhomov et al., 1994; Boersch-Supan et al., 2017). However, we found that the DSL was not constrained to the SAZ but extended northward within the oligotrophic STZ. Additionally, denser surface scattering layers were found in the same zone, where the lowest surface fluorescence was measured. A similar pattern was observed at 18 and 38 kHz in the Northeast Atlantic Ocean, with surface scattering layers being denser when surface fluorescence was the lowest, while no impact of the transition was observed on the DSL (García-Seoane et al., 2023).

Future research should focus on exploring the relationship between mid-trophic levels and low trophic levels, particularly investigating the connection between scattering layers and the intricate phytoplankton communities across this transition zone (Geisen et al., 2022).

Integrated acoustic biomass

The change in profile features can also reflect a change in integrated acoustic biomass. For higher frequencies, which sample the epipelagic layer only, the integrated NASC can be greatly impacted by the circadian cycle as the migrating organisms from the mesopelagic zone strongly increase the epipelagic densities. When the acoustic information fully integrates the mesopelagic scattering layers (~200-1000 m), and for similar environmental conditions, the effect of the circadian cycle on the integrated NASC can be limited as the backscatter values can be rather reorganised in the water column; although organisms migrating from the depth > 1000 m was reported (Sutton, 2013).

Spatially, for the 38 kHz total NASC, values increased from subantarctic to subtropical conditions where the highest densities were previously observed, especially in surface waters, at a larger scale (Béhagle et al., 2016). Furthermore, the decline of acoustic backscatter DSL recorded at 38 kHz towards the southern ocean is in adequation with previous observations (e.g. Escobar-Flores et al., 2020; Dornan et al., 2022), and was recently observed across high latitude fronts (with a drop of mean

S_v at 38 kHz; Chawarski et al., 2022), showing evidence of a response of the mesopelagic community to a temperature drop. Here, a significant inverse pattern in integrated biomass was seen between 18 and 38 kHz during the daytime, comforting that the drop of acoustic may be due to a change of community and not a drop of biomass (Dornan et al., 2019).

Abundance and diversity of marine organisms in environmental-acoustic regions

Myctophids establish their dominance as the primary fish family in the mesopelagic and bathypelagic regions of the Southern Ocean, leading in species diversity, abundance, and biomass. While we observed no variations in myctophid abundance, their groupings effectively distinguish species within the Polar Front Zone from those in the SubAntarctic and Subtropical Zones. This observation aligns with the distinct shift in fish communities documented in the subantarctic zone (Koubbi et al., 2011a) and the SAF' role as a significant biogeographic boundary for mesopelagic fish larvae in the Indian sector of the Southern Ocean (Koubbi, 1993). Given the significant impact of organism composition and physiology on backscatter resonance, we investigated if the observed shift in fish assemblages could provide an explanation for the abrupt change in NASC values and alterations in vertical structure, particularly the DSL drop at 38 kHz frequency towards the Southern Ocean. Indeed, swim bladders being one of the most resonant organs of a fish, the absence of a gas-bearing swimbladder can lead to a near-no detection of certain species at low frequencies (Foote, 1980). This proposition gains further support from the fact that the most abundant mesopelagic fish species in the Southern Ocean lack gas-filled swimbladders or possess swimbladders filled with lipids (Dornan et al., 2019). Notably, certain species found in the subtropical region, such as *Lobianchia dofleini*, do possess gas-filled swimbladders (Kleckner and Gibbs, 1972), whereas species like *Gymnoscopelus fraseri*, identified in the SAZ are known to lack swimbladders (Dornan et al., 2019). However, this hypothesis lacks support due to our investigation in the PFZ which documented the presence of myctophid species with varying gas swimbladder status. For example, species such as *Protomyctophum bolini*, *Electrona carlsbergi*, and *Krefflichthys anderssoni* possess gas swimbladders, whereas *Electrona antarctica* and *Gymnoscopelus braueri* do not or exhibit an ontogenetic loss of gas swimbladder (Dornan et al., 2019). The relation between acoustic backscatter levels and organisms' distribution may not be so evident as the presence, type

or size of swimbladders change among and within taxonomic groups, and potentially within genus and species, depending on body length or developmental stage (Marshall, 1960; Dornan et al., 2019). Nonetheless, from a biological perspective, the region identified as the PFZ might not be representative of the strict Southern Ocean fauna, as species such as *Electrona antarctica* are commonly located within the vicinity of the Polar Front or to its south. The PFZ region is likely associated with the northern margin of the Southern Ocean. The Gonostomatidae is the other main fish family reported in this study. While Gonostomatidae can be found in epipelagic layers in the subtropical at night, they were reported to be the most dominant species dwelling in the deep scattering layer (Marohn et al., 2021) and to remain at these depths both during day and night time (McClain et al., 2001; Olivar et al., 2017). Furthermore, they were found to be the main contributors to the 38 kHz DSL (between 400-600 m, Peña et al., 2014). Despite the lack of a significant change in abundance, the scarce catches in the Southern Ocean align with a small number of Gonostomatidae species extending as far south as the Southern Ocean (Broyer and Koubbi, 2014). Upon further investigation, the persistent DSL we observed between night and day periods in the Southern Indian Ocean could be imputed to these species.

Additionally, the southward dissolution of the 38 kHz does not imply a loss of biomass as acoustic-based estimation of mesopelagic fish biomass greatly depends on the fish morphology (Proud et al., 2019) and acoustic signals are rather sensitive to the scatterer's distribution than biomass distribution (Davison et al., 2015). As stated by: "the size structure of mesopelagic fish is skewed with abundance driven by the smallest and biomass driven by the largest fishes" (Marohn et al., 2021). In our study, the biomass is probably higher in the PFZ given the sizes of the individuals of each family (myctophids are bigger than Cyclothone species which are the dominant Gonostomatidae in the area; Koubbi and Djian, pers. comm.).

The changes observed in the surface layer from the PFZ to the STZ could be explained by differences in assemblage for all taxa (except for salps). We encountered a large number of *Agalma okenii* in the STZ, a physonect siphonophore known to have relatively high acoustical target strengths (TS) at 24 and 120 kHz, caused by a gas inclusion in their pneumatophore (Warren, 2001). *Agalma okenii* vertical distribution extends from the surface down to 200 m depth (Boltovskoy, 1999) which would match the intense scattering layer observed at this depth (~100 m). The high resonance of this layer at 38 kHz would match previous observations (Klevjer et al.,

2016).

Limitations

Globally, while the species assemblages have direct repercussions on acoustic backscatter, the primary factor of uncertainty in our study is the sound-scattering layers composition. The presence of highly resonant organisms, such as *Salpa thompsoni*, found in the Polar Frontal Zone (PFZ) and generally found in large aggregations, can be mistaken for krill or other zooplankton (Wiebe et al., 2010). Furthermore, the response of other fluid-like organisms such as euphausiids presents less difference in resonance between species. For instance, *E. vallentini* is found here to be a representative species of the PFZ and was found at ~ 60 m in Kerguelen water (Cotté et al., 2022; Béhagle et al., 2017) but we did not identify a matching surface scattering layer in this zone. Moreover, the association between distinct years of net sampling and acoustic data introduce bias into the interpretation. Further simultaneous acoustic/sampling associations are required to clarify the response of MM to this transition zone.

The statistical method introduced in this study has a notable constraint: it demands a substantial number of principal components to effectively capture the intricate spatiotemporal interconnections and overall variability. To address this, the incorporation of additional spatiotemporal data could potentially reduce the number of required modes. Conducting additional acoustic surveys, especially zonal transects, could also help limit the overinterpretation of potential fine-scale structures (< 10 km, e.g. fronts or filament) on the observed patterns as it was shown to have effect of increased fish concentration (Baudena et al., 2021), as well as mesoscale activity (Godø et al., 2012; Della Penna et al., 2022). Moreover, there is a need for further investigation into the combined impact of the transition from polar to subtropical waters and the presence of Saint-Paul and Amsterdam islands. The latter have been observed to produce internal waves, which could enhance the transfer of nutrients from deep waters to the surface (De Lavergne et al., 2020; Sergi, 2021). These processes have the potential to significantly influence the marine environment and habitats for marine organisms and predators (Bertrand et al., 2014). Finally, a more comprehensive understanding of depth-related dynamics could be attained by integrating environmental profiles into the analysis. The mfPCA approach has effectively untangled factors that contribute to vertical data variance. Further advancements employing machine learning techniques, particularly deep learning, could potentially

uncover even more intricate dependencies (Bianco et al., 2019). This advancement holds the potential to provide deeper insights into the intricate spatio-temporal intricacies within acoustic datasets.

3.7 Conclusion

The vertical structure of pelagic fauna in the transition zone between the Southern and the subtropical Indian Ocean is highly variable. This variation is primarily driven by circadian rhythms, altering how organisms are distributed throughout the water column. We successfully identified and filtered out this major temporal variation, revealing that the following specific acoustic features were linked to surface environmental oceanographic conditions. Different frequencies contribute to various variability patterns, suggesting that using multiple frequencies can enhance our understanding of pelagic community composition (Trenkel and Berger, 2013; Béhagle et al., 2017). Spatial differences in pelagic communities also align with distinct environmental-acoustic regions, although confirming these patterns requires more simultaneous collection of acoustic data and net samples. We find that the acoustic response of the pelagic community to a transition zone depends on the intensity of fronts (SAF/STF) and the acoustic frequency considered. Indeed, the impact of environmental factors on macrozooplankton and micronekton distribution is not homogeneous as some species can be greater or lesser extent adaptive to water properties. For instance, thermotolerance can lead to some fronts being permeable for some species but not to others (e.g. Sutton, 2013; Koubbi et al., 2011a) leading to possibly abrupt community discontinuities but also more broad transitions (UNESCO, 2009). The transition between oceanographic domains should be regarded as transitional zones of the whole pelagic community (Vecchione et al., 2015). Further investigation of MM dynamics should employ the combination of 18 and 38 kHz as it was found here to highlight complementary pelagic vertical patterns.

Finally, the work presented here was initiated under the scope of the extension of the protection status of Saint-Paul and Amsterdam islands to their Economic Exclusive Zone pelagic waters (Pagniez et al., 2021). Acoustic data has proven to be a valuable source of information in such remote regions for integrating knowledge on the distribution of the mid-trophic levels and contributing to the conservation and advisory objectives of policymakers. Moreover, understanding the dynamics of mid-trophic levels from quasi-pristine areas can provide baseline information that

can serve as a reference to detect the emerging impact of climate change on pelagic fauna.

Declaration of competing interest

None.

Acknowledgments

This work was conducted in the framework of L. Izard PhD, cofunded by Sorbonne University and the TAAF (Terres Australes et Antarctiques Françaises). The authors thank the captains and the crews of the R/V Marion Dufresne II. We extend our thanks to D.J. Brah and K. Goul for deep support during night shifts. The THEMISTO and REPCCOAI cruises were supported by the French oceanographic fleet, the CNES OSTST Tosca KERTREND-SAT, the CNRS Antarctic Workshop Zone, the European H2020 program (MESOPP grant agreement No 692173) and the TAAF National Nature Reserve programs. The OISO program is supported by the French institutes INSU (Institut National des Sciences de l'Univers), IPSL (Institut Pierre Simon Laplace), IPEV (Institut Polaire Paul Emile Victor) and Sorbonne University (OSU Ecce Terra).

Chapitre 4

Révision de la distribution de micronecton par acoustique dans l'océan Indien Sud et l'océan Austral

4.1 Contexte

Nous avons constaté dans le chapitre précédent que la structuration du micronecton observée était cohérente avec les résultats d'études menées à l'échelle régionale au 38 kHz (Béhagle et al., 2016; Boersch-Supan et al., 2017), et également par rapport au schéma prédit à l'échelle mondiale (Ariza et al., 2022b). Cependant, il est apparu que la réponse acoustique à une zone de transition variait en fonction de la fréquence (Izard et al., *in revision*). Par exemple, nous avons remarqué que la structuration verticale au 38 kHz réagissait fortement au passage du Front SubAntarctique (SAF), suggérant un changement dans les communautés mésopélagiques répondant à cette fréquence, tandis que la fréquence 18 kHz montrait une contribution plus importante aux schémas de migration nycthémerale. Cela illustre les incertitudes qui subsistent quant aux schémas existant à plus grande échelle spatiale. Nous proposons donc d'approfondir l'étude de ces divers schémas de distribution acoustique à différentes fréquences et d'évaluer leur impact à l'échelle régionale, ainsi que sur la distribution de la biomasse pélagique acoustique. Les résultats du Chapitre 3 sont-ils uniquement le résultat d'effets localisés, ou se retrouvent-ils également à plus large échelle ?

De nouveau, les travaux présentés ici ont eu deux applications. Tout d'abord, ils abordent un problème de résonance acoustique qui a des répercussions sur la détec-

tion des organismes pélagiques par acoustique active, ce qui, par conséquent, influe sur notre compréhension de l'écosystème pélagique. Deuxièmement, ces recherches ont des applications pour la conservation marine, notamment en produisant des cartes de distribution verticale de la communauté pélagique identifiée par acoustique, dans le cadre de l'écorégionalisation de la zone pélagique de l'océan Indien subantarctique et subtropical (Makhado, 2019). La cartographie acoustique peut être précieuse pour la conservation, car elle permet de résumer la distribution horizontale et verticale de la communauté pélagique, et peut contribuer à identifier des "points chauds" de biomasse d'intérêts pour les prédateurs supérieurs à forte valeur patrimoniale. Il convient de noter que la biogéographie a été l'une des premières applications de l'acoustique active, comme en témoigne l'inférence de la distribution du zooplancton à partir de données acoustiques et de filets (Barham, 1966). Plus récemment, des expéditions océanographiques couvrant de vastes étendues océaniques, telles que l'expédition Malaspina (40°N-40°S, 2010), ont permis d'étudier la distribution des organismes par acoustique active à grande échelle, tout en documentant les schémas de variabilité à travers les bassins océaniques, ainsi que les liens avec la température de l'océan et la production primaire (Escobar-Flores et al., 2013; Kloser et al., 2009; Klevjer et al., 2016; Irigoien et al., 2014; Proud et al., 2017). Plus récemment, Ariza et al. (2022b) ont introduit le concept d'échobiomes, définissant des régions où les communautés d'organismes résonants présentent une distribution verticale similaire. Soulignons cependant que jusqu'à présent, ces estimations de biomasse par acoustique, ainsi que la cartographie acoustique à l'échelle mondiale, se sont limitées à l'utilisation de la fréquence de 38 kHz.

Afin de mieux représenter les patrons spatiaux, et en prenant en compte les résultats de travaux antérieurs (Izard et al., *in revision*), nous avons choisi d'utiliser deux fréquences pour explorer la distribution de la zone mésopélagique à l'échelle régionale et de vérifier si cette approche confirmait les cartographies établies à 38 kHz. Notre étude s'appuie sur les données mesurées au cours de trois campagnes océanographiques consécutives menées dans le cadre du programme THEMISTO (années 2021, 2022 et 2023). L'objectif était d'analyser la distribution des paysages acoustiques dans l'océan Indien Sud en réalisant une régionalisation acoustique utilisant les fréquences de 18 et 38 kHz, qui permettent d'explorer la colonne d'eau sur une profondeur de 1000 mètres. Notre ensemble de données n'a pas permis d'explorer la variabilité temporelle à travers différentes variables, comme proposé par Ariza et al. (2022b), en raison de l'absence de données disponibles à chaque période pour

chaque coordonnée étudiée. De nouveau, la variabilité temporelle est ici inhérente aux données, et nous avons cette fois-ci examiné les données en séparant le jeu de données en jour et nuit.

L'originalité de cette étude réside dans l'utilisation d'une approche bi-fréquence, qui, à notre connaissance, n'avait jamais été appliquée en biogéographie acoustique. De plus, notre méthodologie propose une manière innovante d'élargir nos données à l'échelle régionale. Nous avons commencé par décomposer nos observations acoustiques en modes de variabilité principaux, puis nous avons projeté ces schémas de distribution verticale à l'échelle régionale en appliquant la méthode Random Forest. Plutôt que de modéliser des groupes acoustiques, comme cela avait été fait précédemment (Ariza et al., 2022b), nous avons choisi de modéliser les composantes principales résultant de la décomposition d'une ACP fonctionnelle.

Nos résultats ont confirmé le schéma de distribution observé à 38 kHz à l'échelle régionale dans le secteur indien de l'océan Austral (Béhagle et al., 2016). Cependant, ils ont également mis en évidence des distinctions majeures dans la structuration verticale et la biomasse intégrée à 18 kHz entre les régions. En particulier, nous avons identifié une biomasse acoustique s'étendant au sud du SAF, dans des zones couvrant une Aire Écologique Significative pour les prédateurs (AES; Hindell et al. 2020). Ces résultats nous font suspecter un problème de résonance qui correspond à un changement observé de la résonance acoustique dans les régions polaires (Chapman et al., 1974) et qui pourrait expliquer la perte de biomasse acoustique mesurée dans l'océan Austral à 38 kHz. Nous discutons de ces résultats en les mettant en relation avec la distribution des espèces telle qu'elle est rapportée dans la littérature, en particulier la distribution des Gonostomatidae et des Myctophidae dans la région (Iwami et al., 1990; Koubbi et al., 2011b).

Cette étude a révélé que le 38 kHz, fréquemment utilisé pour estimer la biomasse du micronecton, pourrait ne pas toujours être adapté pour représenter la distribution de la communauté mésopélagique. La prise en compte de ces résultats pourrait conduire à une ré-évaluation des estimations de la biomasse mésopélagique à l'échelle mondiale, en particulier celle des organismes "gas-like" (Proud et al., 2019). Il est important de noter que la comparaison avec la littérature acoustique est limitée, car il y a peu d'études multifréquences réalisées au sud de 42°S dans le secteur indien de l'océan Austral (Boersch-Supan et al., 2017), voire dans l'ensemble de l'océan Austral.

Les résultats de ces travaux sont en cours de préparation en vue d'une soumission à la Royal Society, Proceedings Series B, prévue pour novembre 2023. Une section Matériel Supplémentaire complète également cette analyse (Section 6)

- **Large differences in the distribution of pelagic biomass as a result of sonar frequency choice.** *In prep.* Izard, L., Ariza, A., Fonvieille, N., Djian, V., Goberville, E., Kristiansen, A., Charrassin, J-B., Cotté, C.

Nous présentons ensuite des résultats complémentaires qui ont émergé de ces travaux et qui ont apporté des éléments de réflexion pour la recherche et la conservation. Cela inclut la prédiction des paysages acoustiques de la région en tenant compte des scénarios climatiques, ainsi que la prédiction des données acoustiques en prenant en considération la variabilité environnementale verticale. Ces résultats supplémentaires ont contribué au développement des méthodes et des résultats intégrés dans un article destiné à la Convention sur la conservation de la faune et de la flore marines de l'Antarctique (CCAMLR, Izard et al., 2023 ; voir Annexe).

4.2 Article

Large differences in the distribution of pelagic biomass as a result of sonar frequency

Izard, L., Ariza, A., Fonvieille, N., Djian, V., Goberville, E., Kristiansen, A., Charassin, J-B., Cotté, C.

Abstract

A significant portion of mid-trophic level organisms, including micronekton and macrozooplankton, inhabit the (meso-)pelagic zone (0-1000 m). These organisms play a crucial role in the marine ecosystem and biogeochemical cycles. Despite their importance in marine systems, there is still uncertainty regarding their global biomass, diversity, and spatiotemporal distribution. Recent efforts to understand their global distribution and biomass have primarily relied on ship-borne sonar observations of pelagic fauna. However, most studies on acoustic-based estimation have focused on the 38 kHz, leaving the large-scale and regional distribution of complementary backscatters relatively unknown. While acoustic atlases effectively represent the distribution and density of pelagic fauna in mid-latitudes compared to net catches, discrepancies emerge when contrasting net catches across polar fronts with acoustic data. Here, we investigate the horizontal and vertical distribution of pelagic fauna and their response to a transition between the subtropical Southern Indian Ocean and the subantarctic Southern Ocean, respectively, an oligotrophic and a high-nutrient-low-chlorophyll region. We propose considering the joint vertical variation of 18 and 38 kHz frequencies, between 25 and 1000 m depth, collected during three consecutive oceanographic cruises (austral summer 2021, 2022, and 2023). We combine functional data analysis and classification methods to identify the main modes of vertical variability along this gradient and cluster our observations. Second, we extend our observations to a regional scale using the RandomForest method. Through this analysis, we examine how these two frequencies reflect the distribution of pelagic fauna down to 1000 m depth and discuss their suitability to assess the pelagic biomass in the Southern Ocean. While the 38 kHz exhibited spatial patterns consistent with previous literature, the 18 kHz presented distinct patterns. Our findings highlight inconsistencies in biomass estimation using distinct acoustic frequencies.

keywords : biogeography, echobiomes, mesopelagic, micronekton, sound-scattering layers

4.2.1 Introduction

The open-ocean is the largest habitat on Earth (Costello et al., 2010) and holds most of the animal biomass on the planet (Bar-On et al., 2018). The mesopelagic zone, extending between 200 and 1000 m depth, is home to a wide array of pelagic fauna, such as squids, small fish, crustaceans, and diverse gelatinous life forms (Murray and Hjort, 1912). Known as mid-trophic level fauna, these organisms are a keystone in marine trophic webs, as they transfer primary production to higher trophic levels, supporting iconic populations of top predators with patrimonial importance (Iglesias et al., 2023) and large fish stocks of commercial value (Pauly and Christensen, 1995). Further, by consuming primary production in shallow waters and undertaking diel vertical migration (Brierley, 2014), they contribute to the active export of carbon to the deep ocean (Saba et al., 2021).

Quantifying the magnitude of such processes at regional scale is already a major challenge, due to the difficulties to work in deep sea and the inefficiency of trawls in representing the actual proportions of species below the ocean surface (Kaartvedt et al., 2012). Across latitudes and ocean provinces, the problem escalates. Recent attempts in assessing the distribution and biomass around the globe have inevitably relied on ship-borne sonar observations of pelagic fauna (Irigoien et al., 2014; Proud et al., 2019; Ariza et al., 2022b) as systematic net sampling results impracticable at such large scales. Acoustic sonars are indeed valuable and cost-efficient instruments to study pelagic ecosystems (Benoit-Bird and Lawson, 2016) but the translation of water-column backscatter into biologically meaningful properties is hardly transferable across ocean systems. An illustration of these difficulties is the repeated drop of acoustic signal observed at high latitudes in both hemisphere at 38 kHz (Escobar-Flores et al., 2018a; Dornan et al., 2019; Chawarski et al., 2022), likely due to changes in micronekton community composition and swimbladder properties rather than lower fish biomass (Dornan et al., 2019). This observation illustrates a longstanding challenge in biomass assessments reliant on acoustics, which is the resonance of organisms with acoustic frequencies. In 1974, Chapman et al. already attributed the markedly backscattering decrease observed in polar latitudes to frequency resonance. Investigating this drop in resonance in the Southern Ocean was limited by databases lacking observations at frequencies other than 38 kHz, which is frequently used due to its far-reaching potential and may serve as a good proxy for micronekton abundance (Kloser et al., 2009). Hence, large scale biogeography and biomass estimation (Irigoien et al., 2014; Proud et al., 2019; Ariza et al., 2022b;

Dornan et al., 2019; Chawarski et al., 2022) have focused on this frequency, which prevented quantifying the consequences of the frequency choice when assessing biomass of pelagic communities across polar fronts. These acoustic atlases seem to reproduce fairly well the distribution and density of pelagic fauna across ocean provinces in mid-latitudes when compared to net catches (Gjørseter and Kawaguchi, 1980; Andersen et al., 1977). However, relative differences in net catches across the polar fronts do not correspond when compared to acoustics (Dornan et al., 2019), with acoustic backscatter in productive polar systems being lower than oligotrophic ocean-gyres (Ariza et al., 2022b). Moreover, the relatively low acoustic biomass estimates obtained from studies employing the 38 kHz frequency towards the Southern Ocean appear to be inconsistent with the foraging ground of large populations of marine predators feeding on mesopelagic preys (Reisinger et al., 2022; Bestley et al., 2020).

Here, we investigate how the use of multifrequencies, and particularly the 18 kHz, a less common sonar frequency, reflects the distribution of pelagic fauna across contrasted oceanic domains and we evaluate whether these inconsistencies between biomass and acoustics persist. We compare the frequencies in the Southern Indian Ocean, a region characterised by contrasted hydrological and biogeochemical parameters (Figure 4.1), marked by the presence of strong fronts restricting the distribution of fish families (Duhamel et al., 2014). As in the Atlantic (Dornan et al., 2019), and Pacific (Escobar-Flores et al., 2018a) sectors, decreases in 38 kHz has been reported in the Indian sector (Béhagle et al. 2016; Boersch-Supan et al. 2017; Izard et al., *in revision*) which is one of the most productive regions in the world through the presence of islands and associated plateau and a regional active dynamics of the Antarctic Circumpolar Current (Lutjeharms and Baker Jr, 1980). Previous research has evidenced distinct vertical structuration at 18 and 38 kHz frequencies, both probing the mesopelagic zone, within the water column crossing the SubAntarctic Front (SAF; Boersch-Supan et al. 2017; Izard et al., *in revision*). However, no study has examined the discrepancy in acoustic densities between them, to determine if a shift in acoustic dominance occurs and how it could express along depth and time. Furthermore, we investigate this in an area covering Areas of Ecological Significance (AES) for marine top predators (Hindell et al., 2020). We use acoustic data from three recent consecutive research cruises and employ functional data analysis in conjunction with clustering and prediction techniques to identify patterns in the joint vertical distribution of acoustic signals across this contrasted study area.

Through this analysis, we examine how these two frequencies reflect the distribution of pelagic fauna down to 1000 m depth and discuss their suitability to assess the pelagic biomass in the Southern Ocean.

4.2.2 Material and methods

Acoustic data acquisition and processing

The present study uses calibrated water-column sonar data registered on board the RV Marion Dufresne II during austral summers of 2021, 2022, and 2023 as part of the THEMISTO observation program ([10.18142/288](#)) which conducts multidisciplinary oceanographic exploration in subtropical, temperate, front, and polar waters of the Southern Indian Ocean ([Figure 4.1](#)). Long range 18 and 38 kHz frequencies were selected to explore the distribution of pelagic fauna down to 1000 m depth. Our analyses are based on stationary data as transit data quality was compromised due to navigation and inclement weather conditions. Data were processed following standard procedures in MATECHO software ([Perrot et al., 2018](#)) including background noise correction, automatic removal of corrupted signal, and manual cleaning of persistent corrupted signal. Acoustic profiles were echointegrated in 10 m vertical resolution and 150 seconds (50 pings) horizontal resolution, from 25 to 1000 m depth. We excluded profiles associated with twilight periods (those occurring when the solar angle was between -10 and 10 degrees relative to the horizon) from the analysis to avoid diel vertical migration. The resulting profiles were grouped by frequency, day and night periods, station, and year, and were subsequently averaged into single profiles. The unit of analysis in the present study, hereinafter referred to as "observations", contains average profiles at both 18 and 38 kHz. In this paper, we present the analysis results from the daytime dataset, which consists of 98 observations and spans from 21° to 56°S latitude and 32° to 83°E longitude ([Figure 4.1](#)). Complementary analyses on the nighttime dataset, comprising 82 observations, are provided in Supplementary Material.

Statistical analysis

The variability in the vertical distribution of pelagic fauna was investigated using Functional Data Analysis (FDA). Profiles at 18 and 38 kHz in the form of discretized data vectors were converted into spline function systems ([Ramsay and Silverman, 2005](#)). To determine the optimal number of spline functions representing acoustic profiles, we used Krzanowski distance method as in ([Godard et al., 2020](#)). We chose

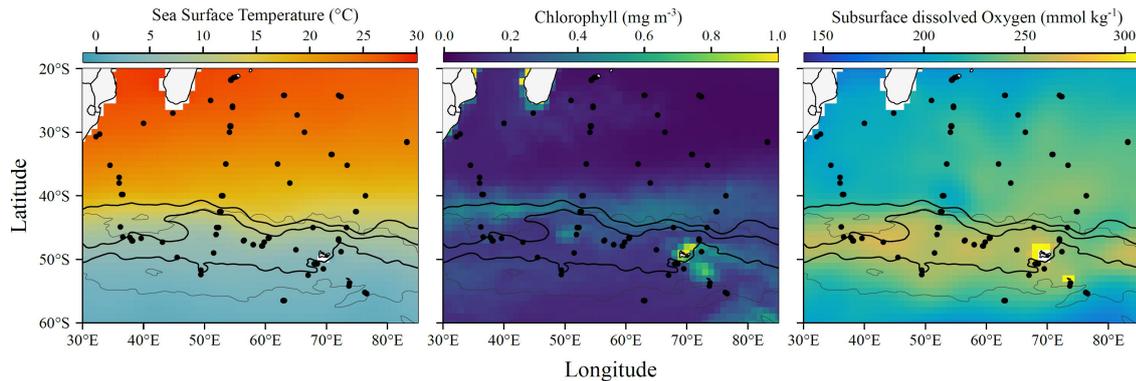


FIGURE 4.1 – Southern Indian Ocean study area, showing climatologies of sea surface temperature ($^{\circ}\text{C}$), sea surface chlorophyll (mg m^{-3}) and subsurface dissolved oxygen (mmol kg^{-1}). Black dots are daytime acoustic observations measured during oceanographic stations. The black lines represent, from north to south, the Northern Boundary, the SubAntarctic Front and the Polar Front (Park et al., 2019). The grey envelope in the south part of the area represents the 75th percentile for Areas of Ecological Significance identified using top predator trajectories (Hindell et al., 2020).

25 splines, as higher resolution function systems did not significantly increase the fitting performance of acoustic profiles (further details in Supplementary Material), and because this resulted in a vertical resolution of ~ 40 m, enough to represent sound layers in the Indian Ocean. We applied a functional Principal Component Analysis (fPCA) on the resulting function coefficients to extract the main modes of variance of acoustic profiles in the dataset, considering 18 and 38 kHz simultaneously. To determine the most important modes of variance to be retained in subsequent analyses we applied the broken stick method (R package `PCDimension`, version 1.1.13). Accordingly, we selected the first four principal components, which explained 32, 15, 13, and 8 % of the total profile variance in the dataset. Sampling locations were then clustered using these 4 principal components, which summarised the main modes of profile variance at 18 and 38 kHz, and using agglomerative hierarchical clustering with the Ward linkage method (R Package `stats`, version 4.2.0). We computed the median and interquartile range of acoustic profiles by cluster and frequency to visualise the main vertical distribution patterns of sound-scattering fauna at each ocean system.

To understand how these patterns are shaped by oceanographic conditions, we expanded our observations 20-60°S and 30-85°E at a resolution of 1 degree. For that purpose, we projected the distribution of principal component values using sea surface temperature ($^{\circ}\text{C}$), satellite-derived chlorophyll concentration (mg m^{-3}) and subsurface dissolved oxygen (mmol kg^{-1}), environmental predictors known to efficiently explain the distribution of pelagic fauna at large scales (Bianchi et al., 2013; Proud et al., 2019; Ariza et al., 2022b). Predictions of principal component values

were conducted using Random Forest regression (RF ; Liaw and Wiener, 2002). This process yields a set of maps, each representing here a unique predicted mode of variability. Using the combination of principal components maps and vertical modes, we reconstructed observations (18 and 38 kHz profiles) for each grid point and computed the integrated acoustic energy from 25 to 1000 m depth. Predictive performance tests and further details about modelling are found in Supplementary Material.

Target strength modelling

We used simple scattering models to simulate the acoustic response of individual organisms, to help us interpreting changes in frequency response observed at sea. For this purpose, we assumed two scenarios. First, that most of the backscatter is caused by gas-bearing swimbladdered fish, which might resonate at 18 or 38 kHz. Second, a scenario where most of the backscatter is caused by fish without swimbladder, and therefore not able to resonate at any frequency. For the resonance scenario, we used the model developed by [Andreeva \(1974\)](#), later adapted for prolate gas spheroids by [Weston \(1967\)](#), and parametrized for mesopelagic fish tissue and swimbladder properties, as in [Ariza et al. \(2016\)](#). For the not-resonant scenario, we used the Distorted Wave Born Approximation (DWBA) model using default configuration settings in the R package `ZooScatR` ([Gastauer et al., 2019](#)). Both modelling exercises were done for fish lengths from 10 to 100 mm and assuming a vertical distribution of 500 m depth.

4.2.3 Results and discussion

Acoustic seascape regionalisation

The classification of acoustic profiles resulted in four spatially coherent clusters distributed across four distinct ocean regions referred to as *echobiomes*, following [Ariza et al. \(2022b\)](#). From north to south, these echobiomes were distributed at subtropical (red), temperate (orange), front (blue) and polar (green) waters. The shape of average acoustic profiles at each echobiome reflects the vertical distribution and density of sound-scattering fauna, with prominent peaks pointing at the distribution of main sound layers in the water column. In terms of vertical distribution, 38 and 18 kHz profiles present fairly close sound layers from surface to 1000 m depth ; differences are however more pronounced between regions. Subtropical ([Figure 4.2c,g](#)) and temperate ([Figure 4.2d,h](#)) echobiomes present two prominent sound layers distributed at 0-200 m and 400-700 m separated by zones markedly devoid of

signal. This acoustic seascape is coherent with previous observations at mid latitudes around the globe (Klevjer et al., 2016). In subtropical waters, both layers distributed slightly deeper than in temperate systems, likely due to the increased light penetration that drives pelagic fauna further down (Aksnes et al., 2017). Conversely, the integrated energy of temperate acoustic profiles doubles that of subtropical profiles, which is fairly consistent with biomass differences based on net sampling between comparable ocean systems (Gjøsæter and Kawaguchi, 1980). Front (Figure 4.2e,i) and polar echobiomes (Figure 4.2f,j) were characterised by a less stratified mesopelagic acoustic seascape, with backscatter extending in several less-prominent layers from 400 to 1000 m depth. In the front system, the epipelagic layer is well developed as in subtropical and temperate echobiomes, but south of the front, in polar waters, this layer is much weaker and inconsistent. Overall, water-column backscatter decreases south of the front echobiome, which in this case, is inconsistent with relative biomass differences based on net-sampling (Gjøsæter and Kawaguchi, 1980). Yet, our observations at 38 kHz are in good agreement with previous acoustic surveys in polar transitional waters of the Indian Ocean (Béhagle et al., 2016; Boersch-Supan et al., 2017; Izard et al., *in revision*) but also with global acoustic biogeographies (Ariza et al., 2022b; Proud et al., 2018).

Contrasted acoustic dominance

Despite the overall distribution of sound layers being fairly close at 38 and 18 kHz, the subtraction of both profiles reveals important differences in terms of frequency response. The vertical structure of these differences also changes from north to south across echobiomes. The major differences between frequencies occur in the subtropical and temperate echobiomes, where the 38 kHz show higher biomass at the surface and deep scattering layers (Figure 4.2k,l). Crossing into the front and polar echobiomes, the differences are dominant at 18 kHz, although they are less pronounced (Figure 4.2m,n). These distinct vertical patterns have consequences on the estimation of total biomass at large scale. At 38 kHz, there is a notable concentration of high biomass in northern regions, peaking in the subtropical zone and a decrease as we transition to the front region, consistent with previous literature Béhagle et al. (2016). Conversely, the 18 kHz present intermediate levels of biomass spanning from 35 to 55°S, and lower values north and south of this area. As integrated water-column backscatter is considered a proxy for biomass, our results reveal significant inconsistencies in both magnitude and spatial distribution (Figure 4.3,left,middle). Consequently, while the 38 kHz frequency dominates the integrated acoustic signal

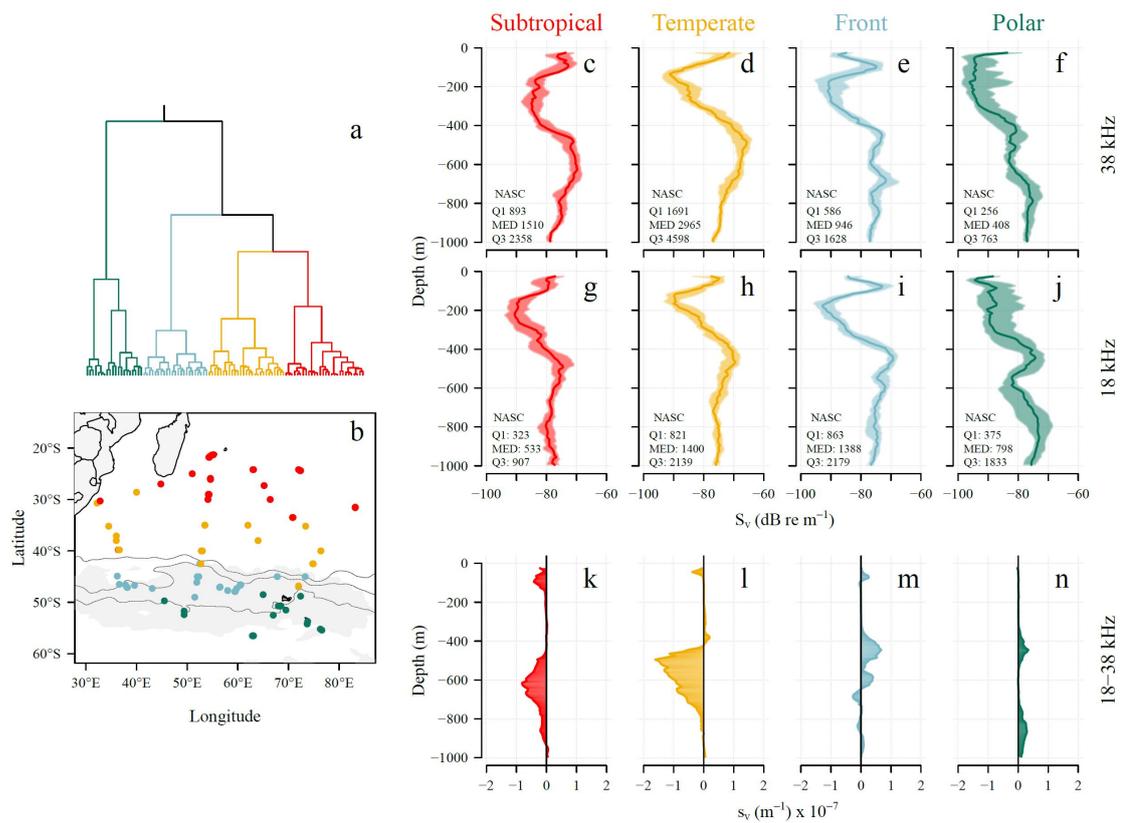


FIGURE 4.2 – Principal components derived from daytime acoustic observations were employed to define acoustic seascapes using agglomerative hierarchical clustering (a). The resulting clusters exhibit spatial coherence (b), corresponding to subtropical (red), temperate (yellow), front (blue) and polar (green) regions. Unique joint shape variations are observed at both 38 kHz (c,d,e,f) and 18 kHz (g,h,i,j) frequencies within each acoustic seascape regime. In these subfigures, the median (solid line) and interquartile ranges (shaded) are represented, along with the vertical biomass integration of the three curves (values at the bottom of the profiles). The vertical linear difference between the 18 and 38 kHz profiles (k,l,m,n) highlights the depths where one frequency dominates the other in terms of acoustic biomass within each region. Positive values correspond to the 18 kHz dominance, while negative values correspond to 38 kHz dominance.

in the northern echobiomes, a shift in dominance becomes apparent upon transition into front and polar regions (see [Figure 4.3, right](#)). This shift in acoustic dominance aligns with earlier observations of pronounced changes in resonance characteristics near faunal boundaries ([Chapman et al., 1974](#)).

Undoubtedly, community composition and the morphology of species are significant factors influencing backscatter signals ([Benoit-Bird and Lawson, 2016](#)). In particular, the disparities observed across different frequencies can be attributed to the occurrence of acoustic resonance. This phenomenon, characterised by resonance leading to emitted sound closely matching the incident frequency, can result in positively biased biomass estimations. This phenomenon can be seen in [Figure 4.4a](#), illustrating the backscattering strength of mesopelagic fish -likely the primary contributor to backscatter- for both frequencies as a function of fish length. Resonant

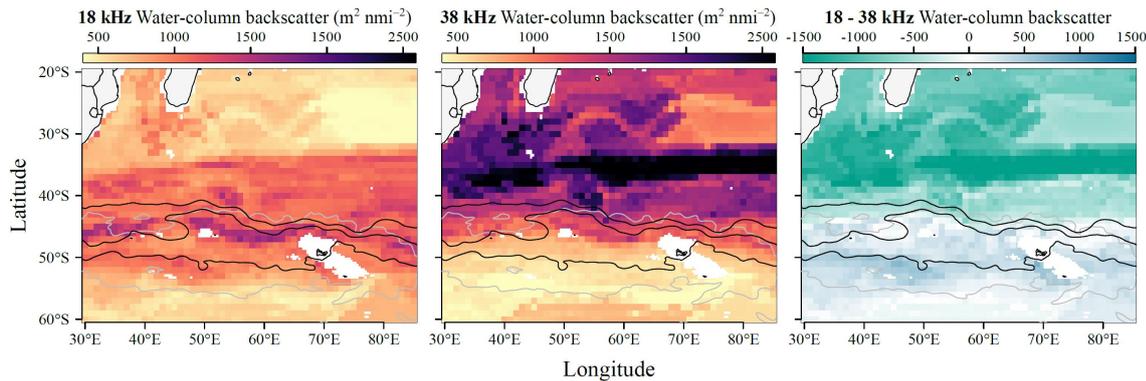


FIGURE 4.3 – Daytime integrated biomass (25-1000 m) 18 (left) and 38 kHz (middle). Difference of integrated biomass 18 - 38 kHz (right). The area south of the SAF is dominated by the 18 kHz (blue) while the north of the area is dominated by the 38 kHz (green).

scattering at 38 kHz is frequently observed in species with gas-filled organs, like fish and siphonophores, with small gas inclusions ($\sim 4\text{cm}$, Proud et al., 2019), although the acoustic response is subject to multiple factors, including how species modify organ density during diel vertical migration patterns (Godø et al., 2009). The higher resonance in the ocean observed at mid-latitudes relatively to low scattering levels observed at polar latitudes were attributed to shifts in mesopelagic communities (Chapman et al., 1974; Dornan et al., 2019; Chawarski et al., 2022).

There is ample evidence about a strong biogeographical transition across the Southern Ocean Polar Front (Duhamel et al., 2014; Sutton et al., 2017). In view of the evident coincidence with the transition zone observed here, the question arises on how these faunistic changes could reproduce this specific vertical and latitudinal frequency response pattern at 18 and 38 kHz. Lanternfishes (Myctophidae), bristlemouths (Gonostomatidae), hatchetfishes (Sternoptychidae), and lightfishes (Photichthyidae) are the most prevalent swimbladdered fish species in mesopelagic waters (Marshall, 1960), and they are able to resonate when insonified with 18 and 38 kHz echosounders (Godø et al., 2009; Ariza et al., 2016). Hatchetfishes and lightfishes, which possess life lasting functional swimbladders (Marshall, 1960), decrease drastically their diversity and abundance south of the Polar Front Duhamel et al. (2014); Iwami et al. (1990). This per se might explain the drop of backscatter at both frequencies in polar waters. The case of lanternfishes and bristlemouths is perhaps more enlightening in view of our results. These families are known to regress their swimbladder and distribute in deeper waters as they age (Badcock and Merrett, 1976; Brooks and Saenger, 1991). Interestingly, distribution charts based on net sampling show that transforming larvae and juveniles of these fish families hardly trespass the Polar Front, with polar waters dominated by adults (Koubbi, 1993; Saunders

et al., 2017). Translated into water-column backscatter, this would result into weaker and deeper sound layers, precisely what we have observed in the present study (Figure 4.2f-j). Indeed, the decrease of gas-filled swimbladders was finely illustrated for the case of lanternfishes in Dornan et al. (2019), where the authors associate this phenomenon with the consistent decrease of water-column backscatter in the Southern Ocean. Here we extent this hypothesis to bristlemouths (Gonostomatidae). First, because most of the 38 kHz signal that disappears towards south comes from non-migrant sound layers distributed in the upper mesopelagic zone (Supplementary Material). This sound layer is mostly attributed to *Cyclothone braueri* (Peña et al., 2014; Ariza et al., 2016), likely among the most abundant mesopelagic fishes worldwide, but which seems unable to penetrate polar waters of both hemispheres (Iwami et al., 1990; Sarmiento-Lezcano et al., 2023). Indeed, only *Cyclothone microdon*, a deeper and fat-invested species not able to resonate is the only bristlemouth able to trespass the Southern Ocean Polar Front (Iwami et al., 1990). In contrast, 18 kHz observations in this study were more associated to vertically migrant organisms (Supplementary Material). We believe therefore that the decrease of backscatter at 18 kHz might reflect better the disappearance of gas-filled lanternfishes reported by Dornan et al. (2019) in polar waters, while 38 kHz observation correspond most likely to *Cyclothone* species.

Although higher densities are expected at the surface at night due to migrant fauna, it was not the case in the polar region, where we observed remarkably low densities between 0-200 m at the surface during both daytime and nighttime. This suggests that few organisms perform an appreciable diurnal migration in the region, which was previously reported (Chapman et al., 1974; Proud et al., 2018).

Impact of sonar frequency in the assessment of Southern Ocean biomass

Our study offers fresh perspectives on the spatial distributions of mesopelagic populations that hold ecological significance within the Southern Ocean ecosystem. The observed variability in acoustic biomass distribution between 18 kHz and 38 kHz frequencies (Figure 4.4b), notably the substantial difference in magnitudes (38 kHz exhibiting approximately three times higher integrated signals than 18 kHz in subtropical and temperate echobiomes), could serve as a potential indicator for estimating mesopelagic biomass.

The estimation of mesopelagic fish biomass faces considerable debate, with global estimates varying from 1 Gt (using nets; Gjørseter and Kawaguchi, 1980) to around 20

Gt (based on acoustics; [Irigoiien et al., 2014](#); [Proud et al., 2019](#)). Discrepancies between net and acoustic assessments have brought about questions regarding acoustic-based estimates ([Standal and Grimaldo, 2021](#)), backed by ecosystem-based models predicting lower biomass around 2.4 Gt ([Anderson et al., 2019](#)). The uncertainties in interpreting acoustic signals stem from the rich pelagic fauna aggregation, encompassing diverse species within dense sound scattering layers, making it challenging to attribute acoustic signals to highly scattering organisms like fishes or siphonophores ([Proud et al., 2019](#)). Therefore, our findings on the biomass distribution concerning the frequency used shed light on the uncertainties and inconsistencies within the acoustic approach.

Our results could potentially contribute to understanding the effects of climate change on pelagic fauna structuring and distribution, particularly in front and polar regions where biomass estimates remain uncertain and potentially underestimated according to our results ([Ariza et al., 2022b](#)). Additionally, our results on migration patterns could be incorporated to model different mid-trophic level groups using migration patterns, linking them with predator distribution ([Lehodey et al., 2010](#)).

Interestingly, our findings indicate that the subantarctic region, which contains an area of ecological significance for predators (AES, [Hindell et al., 2020](#)), is dominated by a positive 18-38 hHz difference. This area is known to host among the world largest populations of marine mammals and birds, many of them being fish-eating predators, some of them specialising in Myctophids such as the king penguin ([Raclot et al., 1998](#)) and the Southern Elephant Seal (SES, [Cherel et al. 2008](#)). It has been observed that SES dives at greater depth during the daytime compared to the nighttime, especially south of the SAF ([Guinet et al., 2014](#); [Vacquié-Garcia et al., 2015](#)), suggesting a pattern of nycthemeral migration among their mesopelagic prey. These patterns aligns well with previous findings on Myctophid migration behaviour and their significant contributions at 18 kHz, while Gonostomatidae, which primarily contribute to the 38 kHz, do not seem to engage in intense diel vertical migration ([Cook et al., 2013](#); [Peña et al., 2014](#); [Ariza et al., 2016](#)).

While we show distinct patterns at both frequencies, we emphasise that both frequencies are subject to great uncertainty as long as the resonance issue is not addressed. Indeed, the difference of acoustic backscatter between small but resonant mesopelagic fish and large and non resonant fish was found to be a larger of magnitude higher, favouring the smaller fish ([Gjøsæter and Kawaguchi, 1980](#); [Davison et al., 2015](#); [Dornan et al., 2022](#)). The low frequencies have the advantage of sam-

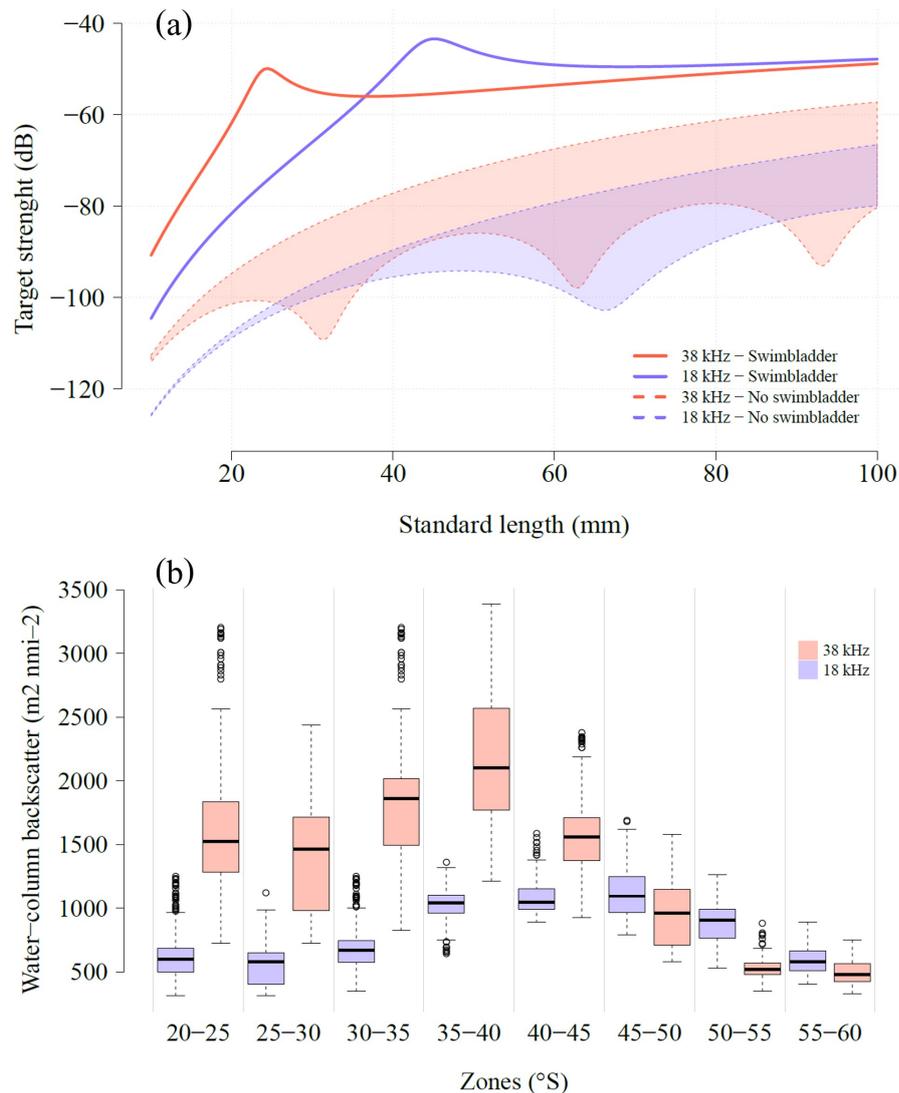


FIGURE 4.4 – (a) Target strength model for fish lengths from 10 to 100 mm and assuming a vertical distribution of 500 m depth. (b) Zonal distribution of integrated acoustic biomass at 18 and 38 kHz along 5° sections.

pling the mesopelagic zone but the resonance problem reflects the distribution of the strongest scatterers and not necessarily biomass (Davison et al., 2015).

Following Chapman et al. (1974) ideas of "dividing the world's oceans into reverberation provinces", we insist that biomass estimates from acoustic data would benefit from accounting for resonance at the scale of ocean provinces. To reach these reverberation provinces, we support here the need for an ocean atlas of swimbladder with research focusing on morphology and resonance of these organisms such as Myctophids (Dornan et al., 2019) or Gonostomatidae (Sarmiento-Lezcano et al., 2023), which could improve biomass estimates by providing conversion ratios at the scale of ocean provinces.

We acknowledge that this process may span an extended timeframe, possibly encompassing decades. During this period, addressing the resonance issue can be accomplished by deploying deep-sea instruments equipped with high-frequency devices, such as ARGO-acoustics, given that higher frequencies are less susceptible to the effects of resonance. Furthermore, while active acoustic data from surface platforms is a potent tool for monitoring mesopelagic communities, there is a significant gap in observations from the bathypelagic zone, while recent studies are reporting bathypelagic fish biomass figures considerably higher than previously reported (Sutton 2013; and references there-in). Gaining a comprehensive understanding of mesopelagic spatiotemporal patterns, relies on the imperative exploration of the deeper bathypelagic zone, as migrant organisms from depth > 1000 m contribute to the mesopelagic backscatter (Cook et al., 2013).

4.2.4 Conclusion

Growing concerns have arisen regarding the future of marine ecosystems (Chown and Brooks, 2019). The increasing interest in the commercial exploitation of mid-trophic levels, such as mesopelagic fish (Grimaldo et al., 2020) and their uncertain response to climate change (Ariza et al., 2022a) has prompted calls within the scientific community to study this ecosystem before detrimental disturbances (Martin et al., 2020). Given that the Southern Indian Ocean is expected to be significantly impacted by climate change (Sallée, 2018) and other climate-related events (such as heatwaves; Azarian et al., 2023), our study could serve as a regional reference for monitoring spatial shifts in acoustic dominance in this area. This work underlines the urgent need of multifrequency databases to help us dissociate abundance and diversity changes across ocean provinces of the world.

4.3 De l'acoustique à la biogéographie

Comme mentionné en introduction de ce chapitre, ces travaux de recherche ont également contribué à la conservation marine. En effet, la gestion des écosystèmes marins nécessite une compréhension des dynamiques de ces systèmes et de l'organisation des communautés qui les composent (Botsford et al., 2003), ce qui se traduit par le besoin de caractériser spatialement les écosystèmes marins Dayton et al. (2000); Ciannelli et al. (2004). Cependant, la forte mobilité des espèces pélagiques peut complexifier cet exercice. Néanmoins, comme décrit par (O'Leary and Roberts, 2017), on peut considérer ces organismes comme constituant une "biomasse structurante" formant un "habitat" dans l'océan pélagique. C'est pourquoi nous pensons que les observations acoustiques *in situ* peuvent fournir des informations cruciales permettant d'observer et représenter cette structuration et sa dynamique, à travers l'identification des couches de rétrodiffusion, proxies de la biomasse pélagique. Toutefois, passer d'observations *in situ*, mesurées à fine échelle dans le temps et l'espace, à des schémas à plus large échelle n'est pas trivial et nécessite l'utilisation d'outils appropriés (Ciannelli et al., 2008).

Nous avons donc proposé d'adapter et d'étendre les méthodes statistiques présentées précédemment (Izard et al. *in prep.*) pour participer à l'écorégionalisation de la zone pélagique de la région subtropicale et subantarctique de l'océan Indien (Makhado, 2023) dans un objectif de compréhension et de conservation des écosystèmes marins pélagiques. Dans ce contexte, nous avons proposé des cartes d'échobiomes de la région (Section 6) et avons également participé à l'étude des schémas acoustiques autour les îles Marion et Prince-Edward (Dakwa et al., 2023).

Ces travaux s'inscrivent dans la continuité de la biogéographie acoustique mondiale présentée par Ariza et al. (2022b), en proposant une approche statistique originale et, à notre connaissance, la première cartographie des paysages acoustiques multi-fréquence (Izard et al., 2023). Dans nos travaux précédents, la comparaison de deux basses fréquences (18 et 38 kHz) a permis d'identifier des différences de résonance à l'échelle régionale dans le sud de l'océan Indien, ayant des répercussions sur la prédiction de la biomasse mésopélagique par acoustique. Si le 38 kHz montre une baisse de biomasse au Sud du Front SubAntarctique (SAF), notre étude montre une dominance du 18 kHz entre le SAF et le Front Polaire, coïncidant avec la présence d'une zone d'importance écologique pour les prédateurs supérieurs (Hindell et al., 2020). Ceci permet pour la première fois d'observer une augmentation du signal de

biomasse acoustique couvrant une zone de nourrissage pour de larges populations de prédateurs. Ce résultat souligne l'importance d'utiliser une approche multifréquence pour mieux décrire et comprendre les paysages écologiques.

Plusieurs approches de prédiction et de classification sont possibles pour étudier la distribution de la faune mésopélagique (e.g. Proud et al., 2017, 2019; Dornan et al., 2022). Parmi elles, une approche consiste à étudier la forme des profils acoustiques mesurés *in situ* dans différentes régions, qui reflète la distribution verticale des organismes pélagiques et leur densité. Dans Ariza et al. (2022a), l'ACP fonctionnelle permet de projeter les profils acoustiques observés dans un espace de plus petite dimension (plan factoriel de l'ACP) puis de les grouper selon leurs caractéristiques principales (classification effectuée sur les principales composantes de l'ACP). Le profil moyen $\bar{x}(z)$ au sein de chaque groupe peut ensuite être calculé. Les groupes ainsi identifiés sont ensuite étendus à une plus grande échelle à partir de données environnementales en utilisant des modèles de forêts aléatoires. Dans cette approche, les arbres de décision servent à prédire une variable catégorielle (un groupe), on parle donc d'arbres de classification. Chaque prédiction est associée à une probabilité d'appartenance à chacun des groupes. Le profil vertical en un point donné peut ensuite être reconstruit (prédit) en pondérant la forme moyenne des profils $\bar{x}(z)$ de chaque groupe par les probabilités d'appartenance associées. Le profil prédit à partir des données environnementales permet ainsi d'estimer une biomasse intégrée associée.

Dans notre étude, nous avons adopté une approche sensiblement différente en proposant de "prédire puis classer". En effet, nous émettons l'hypothèse que certaines caractéristiques spatiales émergentes de notre ensemble de données, telles que la présence ou l'absence d'une couche de rétrodiffusion ou son intensité, et donc la présence de certaines communautés, pourraient être associées à des conditions environnementales particulières et estimées à l'échelle régionale. En d'autres termes, nous avons examiné comment les modes de variabilité révélés par une ACP fonctionnelle peuvent être liés aux conditions environnementales (voir article 1). Ici nous utilisons également des arbres de décision mais pour prédire des variables continues : les composantes principales (PC). Il s'agit alors d'arbres de régression. Les composantes principales prédites permettent ensuite de (i) reconstruire des profils acoustiques et (ii) de regrouper ces profils en échobiomes. Les deux approches, "classer puis prédire" ou "prédire puis classer" ont été comparées durant cette thèse et permettent d'identifier des échobiomes spatialement cohérents.

Nous présentons ci-dessous les principes et résultats de cartographie des paysages acoustiques dans la zone d'étude. Nous présenterons et discuterons ensuite des résultats complémentaires relatifs à l'intégration des potentiels effets du changement climatique sur les écosystèmes marins, pertinents à la fois pour la recherche et la conservation. Enfin, nous aborderons une méthode permettant de prendre en compte la variabilité verticale de l'environnement pélagique dans la prédiction des données acoustiques.

4.3.1 Des données acoustiques aux échobiomes

Dans notre cas, plusieurs approches sont possibles pour identifier des paysages acoustiques à partir des composantes prédites avec les données environnementales. Il est possible de classer les cartes de composantes acoustiques prédites dans l'article de Izard et al. (*in prep.*), retenant $\sim 70\%$ de l'information de jour et de nuit avec 4 PCs, indépendamment des observations *in situ*. Nous choisissons ici d'attribuer chaque observation prédite (composée de 4 PCs) à une classe parmi les 4 groupes identifiés par les observations *in situ*. Pour cela, nous calculons le centre de gravité de chacun des groupes *in situ* dans le plan factoriel de l'ACP, puis chaque observation est associée au groupe le plus proche (distance euclidienne). Ainsi, les groupes prédits sont comparables aux groupes définis par les observations *in situ*. La [Figure 4.5](#) (haut) montre les résultats des groupes prédits dans le premier plan factoriel de l'ACP. Cette projection montre que, de jour comme de nuit, les groupes polaire (vert), front (bleu) et tempéré (orange) se distinguent principalement sur le premier axe, tandis que le groupe subtropical (rouge) se distingue du groupe tempéré sur le deuxième axe.

La projection géographique des groupes prédits présente une cohérence spatiale ([Figure 4.5](#), bas) qui permet d'observer la structuration spatiale des paysages acoustiques à l'échelle régionale. Cette distribution spatiale est cohérente avec la distribution des groupes *in situ*. Ces délimitations sont basées sur les variations combinées des profils de 18 et 38 kHz, elles ne reflètent donc pas directement les motifs spatiaux du NASC observés pour chaque fréquence prise individuellement ([Figure 4.3](#)). Cette représentation permet de résumer l'information sur la profondeur à laquelle se trouve la biomasse pour ces deux fréquences, et le changement de dominance entre les fréquences.

En utilisant les informations à la fois de la classification et de la reconstruction des profils, nous pouvons reconstruire les profils médians (Q1-Q3) associés à chaque pay-

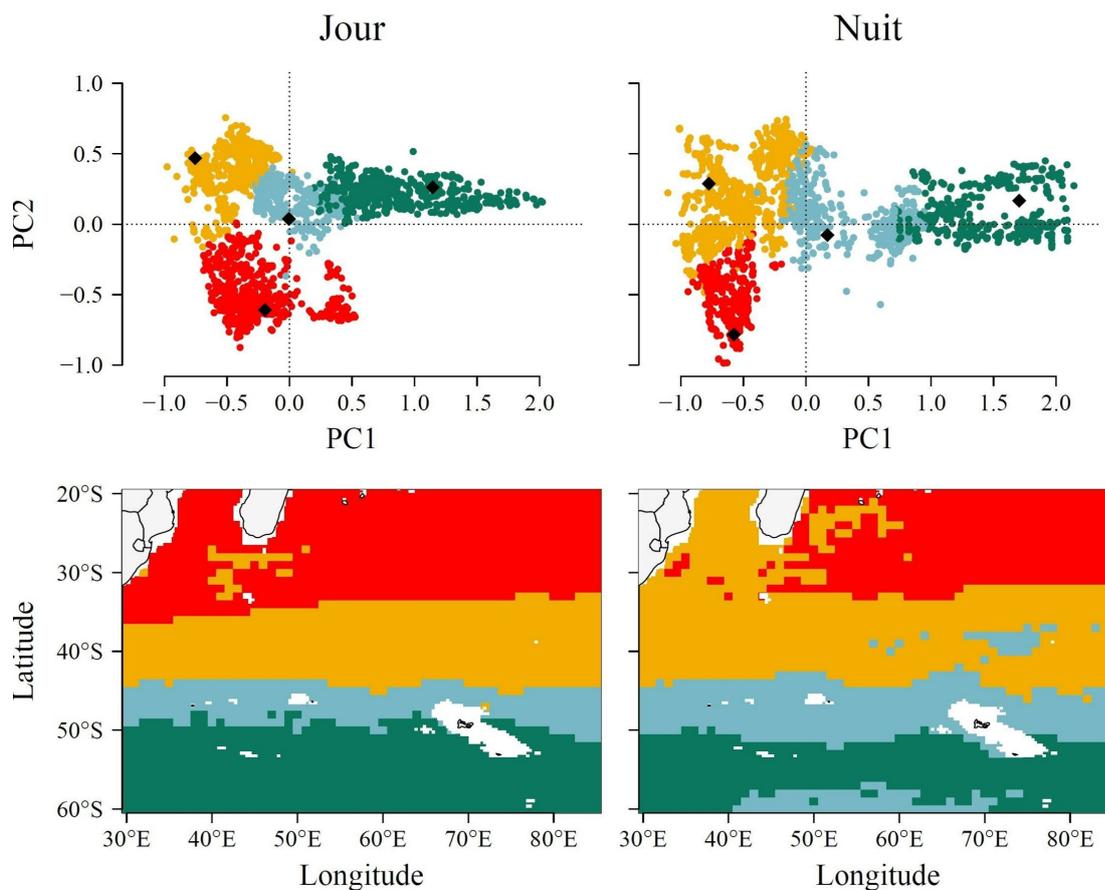


FIGURE 4.5 – Résultats de la classification de jour (gauche) et de nuit (droite) dans le plan factoriel (haut) et dans le plan géographique (bas).

sage acoustique (e.g. à chaque région, [Figure 4.6](#)). Cette étape primordiale permet de visualiser la capacité de notre modèle à prédire des structures verticales. L'intensité de certaines couches comme la couche de surface de la zone front (autour de 100 m) est parfois moins bien représentée, mais la forme des profils médians reconstitués à partir de 4 composantes principales prédites est très similaire aux profils médians calculés à partir des observations *in situ* ([Figure 4.2](#)). La variabilité du groupe polaire est également moins bien représentée par rapport aux profils médians *in situ*. Les données de nuit (non présentées) sont également cohérentes.

Dans les exercices de conservation, la cartographie des assemblages d'espèces, ou des schémas hydrologiques sont souvent atteints par la classification. C'est un outil essentiel pour comprendre et résumer l'information du monde qui nous entoure, comme le faisait remarquer [Greene](#) en 1910, "*Naming is classifying*". Nous employons ici cette approche. Cependant, le regroupement des profils est une représentation résumée, voire simplifiée, de la distribution horizontale des échobiomes. De la même manière qu'il est recommandé d'aborder une approche continue verticalement

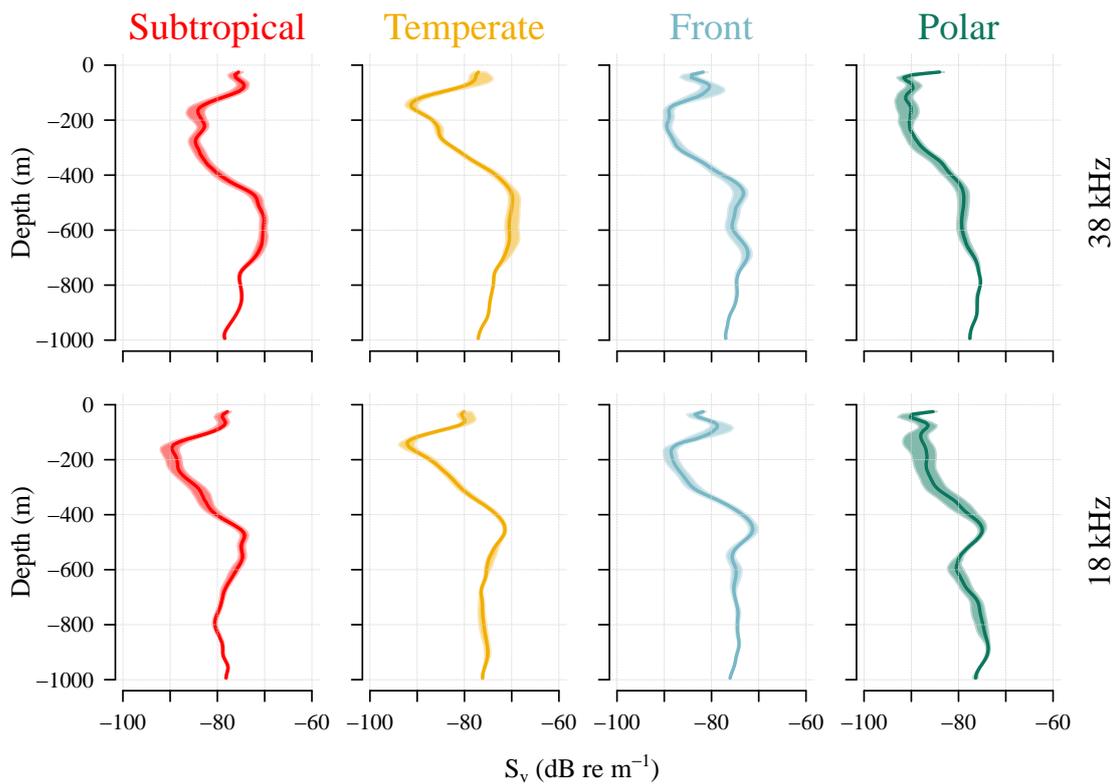


FIGURE 4.6 – Profils de jour reconstruits dans chacun des échobiomes prédits (Figure 4.5).

(Sutton, 2013), on peut se questionner sur l'établissement de frontières horizontales comme lors de la délimitation des échobiomes. L'évolution horizontale de la distribution verticale entre deux systèmes n'est pas forcément abrupte et peut s'opérer de manière différente en fonction des fréquences, et peut dépendre de la profondeur (Vecchione et al., 2015). Les problématiques autour de la compréhension des écosystèmes marins ainsi que le développement des outils dédiés à l'établissement de priorités de conservation pourraient être abordés sous l'angle de la continuité horizontale.

Une méthode qui me semble particulièrement intéressante pour visualiser et étudier les résultats de nos prédictions est de générer des échogrammes, indépendamment du processus de classification. Pour ce faire, nous avons reconstruit des observations acoustiques le long d'une longitude fixe (Figure 4.7) pour étudier la distribution verticale des couches de rétrodiffusion en fonction de la latitude. Cette représentation continue horizontalement et verticalement permet une représentation plus classique et perceptible de nos prédictions. Elle montre clairement que le modèle prédit correctement la dissipation des couches de diffusion profonde à 38 kHz à travers le SAF, ou les couches de surfaces particulièrement peu dense de jour et de nuit aux deux fréquences dans la région la plus au sud. Ces résultats soulignent la complémentarité

des deux fréquences pour comprendre les schémas de distribution des communautés mésopélagiques. Cette représentation a également l'avantage de montrer des échogrammes cohérents temporellement, sans inclure des migrations nycthémérales, qui peuvent complexifier la compréhension des schémas spatiaux. Le résultat de la classification est indiqué au-dessus des échogrammes, permettant de faire lien avec la Figure 4.6.

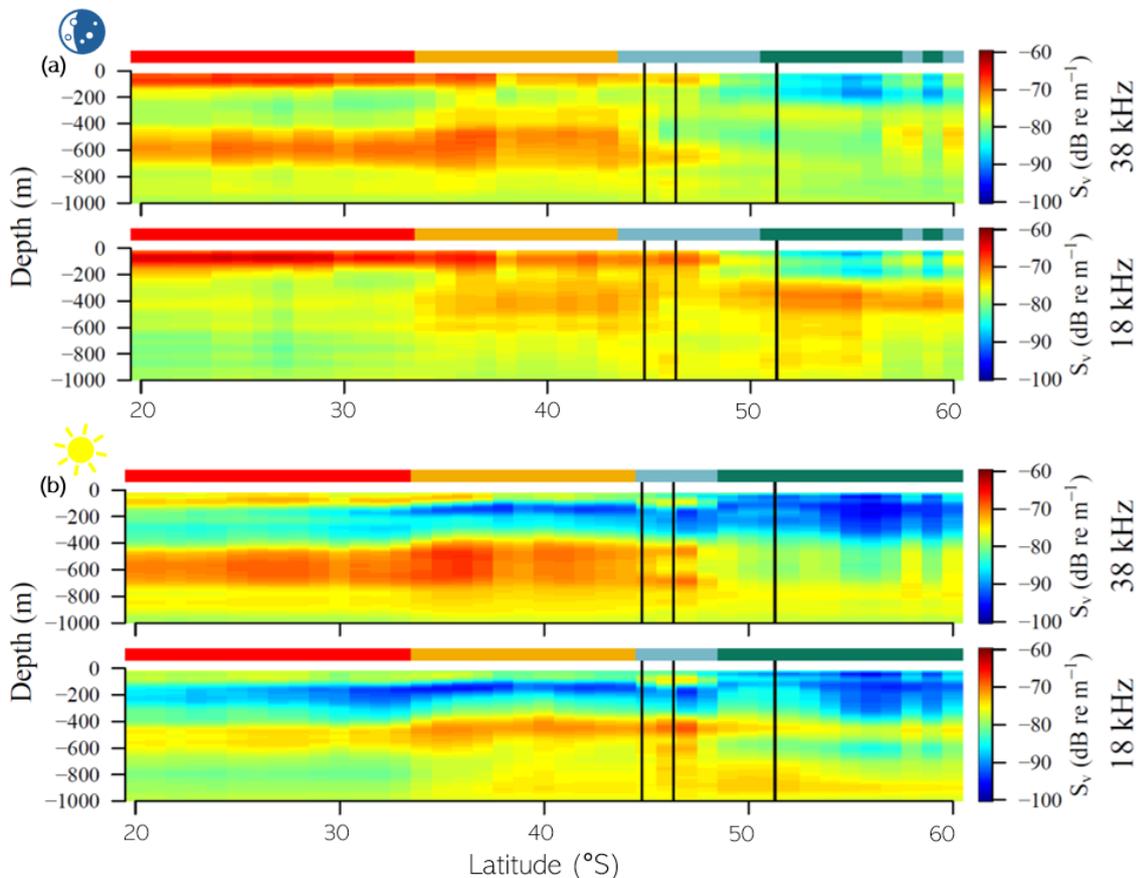


FIGURE 4.7 – Echogrammes prédits représentés en fonction de la latitude pour une longitude fixée (63°E), à la fois de jour (a) et de nuit (b) à 38 kHz (en haut dans chaque sous-figure) et 18 kHz (en bas). Les lignes noires représentent l'emplacement (de gauche à droite) de la limite Nord de l'ACC (Northern Boundary), du Front SubAntarctique et du Front Polaire (Park et al., 2019) pour la longitude fixée. L'appartenance des observations à un groupe est donnée pour information, mais les courbes sont construites indépendamment.

4.3.2 Projections climatiques

Pour estimer l'évolution des températures mondiales et ses conséquences, la communauté scientifique construit un ensemble de scénarios sous le terme de "trajectoires socio-économiques partagées" (shared socioeconomic pathways, SSP). Ces SSP reflètent et décrivent différentes orientations/choix de développement socio-économique et leur implication sur les émissions des gaz à effet de serre. Ces travaux permettent d'explorer les évolutions du climat attendues selon le type de scénario.

La responsabilité de l'Homme dans les changements climatiques en cours fait consensus depuis plus de 15 ans dans la communauté scientifique. Le nombre d'articles rejetant l'origine anthropique de ces changements constitue une très faible proportion des recherches publiées et tend à diminuer (Cook et al., 2013). Les conséquences de ce changement climatique commencent déjà à émerger des séries temporelles de suivi des océans, avec des répercussions sur les écosystèmes marins (Henson et al., 2017; Swart et al., 2018). Le réchauffement climatique provoque des modifications des habitats marins, entraînant des déplacements horizontaux, mais aussi verticaux, d'organismes ou communautés, et des changements physiologiques et comportementaux pour de nombreuses espèces (Constable et al., 2014). Dans ce contexte, l'étude de la distribution d'organismes est essentielle (Koubbi et al., 2011a) pour établir un état initial de structuration/distribution, comprendre le fonctionnement d'un écosystème et pouvoir prévoir/anticiper son évolution sous différents scénarios climatiques. Lors de ce travail de recherche et de conservation, nous avons été amenés à considérer l'impact du changement climatique sur le futur des paysages acoustiques.

De la même façon que pour la prédiction des composantes principales à partir de données environnementales actuelles, les arbres de régressions des travaux précédents ont servi à la prédiction des PCs à partir de variables environnementales moyennes projetées pour la période 2080-2100 (température de surface en °C, chlorophylle en mg m^{-3} , oxygène de subsurface en mmol kg^{-1}). Ces conditions environnementales futures ont été obtenues en ajoutant les anomalies calculées à partir de 13 modèles climatiques CMIP6 pour le scénario SSP5-8.5 aux valeurs environnementales moyennes actuelles (Figure 4.8).

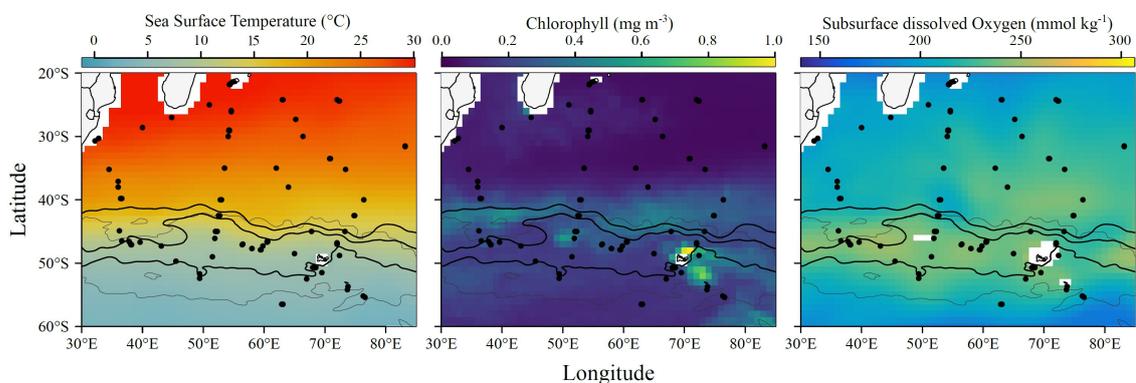


FIGURE 4.8 – Climatologies futures de la zone d'étude (modèle SSP5-8.5). Les trois cartes représentent les trois variables prédictives : température de surface de la mer (°C), chlorophylle de surface (mg m^{-3}) et oxygène dissous de subsurface (mmol kg^{-1}). Les points noirs représentent les observations acoustiques de jour. Les lignes noires représentent, du nord au sud, la limite Nord de l'ACC (NB), le Front SubAntarctique et le Front Polaire (Park et al., 2019). L'enveloppe grise dans la partie sud de la zone représente le 75ème percentile des Zones d'Importance Écologique identifiées à l'aide des trajectoires des grands prédateurs (Hindell et al., 2020).

Les groupes futurs ont été définis de la même manière que les échobiomes 'actuels'. Plutôt que de définir les échobiomes en 2100 (classification indépendante des CP prédites), nous cherchons ici à étudier l'évolution d'ici à 2100 des échobiomes identifiés aujourd'hui. Nous avons calculé pour chaque cellule l'évolution de son appartenance à un échobiome, ainsi que la biomasse intégrée future, ce qui permet de projeter la dominance spatiale acoustique future entre les deux provinces.

La projection spatiale des groupes "futurs" nous permet d'observer un shift vers le sud des échobiomes, de jour et de nuit, associé à un déplacement vers le sud de la dominance acoustique (Figure 4.9). La bande latitudinale nocturne de dominance du 38 kHz sur le 18 kHz se resserre dans la projection future, avec un étalement vers le sud de la zone de dominance du 18 kHz située au nord de la zone. Selon ces projections, les îles subantarctiques comme les archipels de Crozet et Kerguelen se retrouvent à la frontière voire complètement associés aux paysages acoustiques tempérés (orange), alors qu'ils sont aujourd'hui associés à la zone front (bleue). Précédemment principalement influencées par la biomasse intégrée à 18 kHz, la différence de biomasse mesurée au 38 kHz et au 18 kHz autour des îles se réduit, voire s'inverse, suggérant des modifications potentielles des communautés associées.

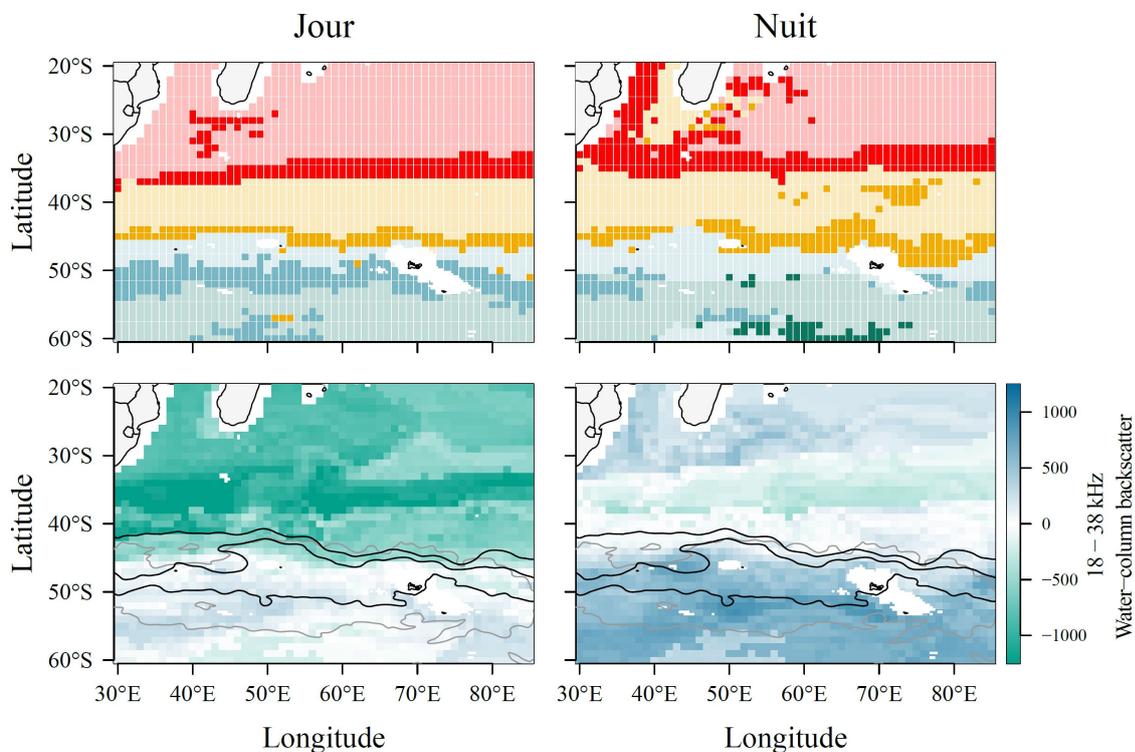


FIGURE 4.9 – Résultats de la prédiction des échobiomes dans un environnement prédit avec le modèle SSP5-8.5 de jour (gauche) et de nuit (droite). Les cartes de classification (haut) indiquent la position des échobiomes passés (transparence) et leur évolution (couleur). Les cartes de biomasse intégrée reflètent le changement de dominance acoustique.

Impacts sur les populations de prédateurs

Ce déplacement vers le sud de la dominance acoustique et de la distribution verticale des organismes reflète une restructuration des paysages acoustiques, et donc de la distribution de la biomasse verticale dans la zone. Il reflète un potentiel changement des communautés mésopélagiques, avec l'habitat associé à la région tempérée (e.g. dominées par les Gonostomatidae) se déplaçant vers le sud. Par effet bottom-up, cette restructuration du champ de proies pourrait affecter l'accessibilité de la nourriture pour les prédateurs (Frederiksen et al., 2006), bien que leur réponse spécifique reste incertaine et dépende du type d'organismes (par exemple, prédateurs volants ou grands plongeurs). Notamment, les espèces de prédateurs supérieurs nichant/se reproduisant sur des sites de reproduction terrestres (Hindell et al., 2020) pourraient être particulièrement affectées par un déplacement des proies. En revanche, les espèces entièrement marines, telles que les cétacés, pourraient être moins impactées par de telles perturbations. Par exemple, il a été projeté que les zones de pêche des manchots royaux des îles Crozet se déplaceraient vers le sud, doublant ainsi la distance nécessaire pour les atteindre (Péron et al., 2012), comme cela a déjà été observé lors d'anomalies climatiques (Bost et al., 2015). Le changement de dominance acoustique que nous prévoyons pourrait encore davantage affecter cette population de manchots déjà affaiblie (Weimerskirch et al., 2018).

De même, les grands plongeurs pourraient avoir besoin d'étendre leurs zones de pêche pour suivre leurs proies ou adapter leur comportement de plongée. Il a par exemple été montré que les éléphants de mer plongent plus profondément dans des environnements plus chauds (au nord du Front Subtropical dans la zone d'étude; Guinet et al. 2014). Néanmoins, il a été montré que les éléphants de mer de l'océan Austral s'alimentaient dans une large gamme d'environnements, ce qui pourrait refléter leur résilience et leur adaptation à un éventuel changement de communauté de proies, compensant ainsi leurs taux de capture plus faibles en consommant des proies plus grosses/plus riches (Guinet et al., 2014).

Cependant, des modélisations récentes de l'habitat des prédateurs marins autour des îles subantarctiques de la zone d'étude suggèrent une augmentation de l'utilisation des habitats du sud dans le futur (Hindell et al., 2020; Reisinger et al., 2022). De plus, bien que nous montrions un déplacement principalement en latitude, d'autres approches ont projeté des redistributions longitudinales des organismes mésopélagiques (McMahon et al., 2019). L'identification de la dominance acoustique à travers la distribution temporelle et verticale pourrait permettre de progresser dans la

compréhension des interactions proie-prédateur, qui restent encore insuffisamment étudiées (Bestley et al., 2020).

Incertitude des modèles

Prédire l'avenir de la faune pélagique repose fortement sur les modèles de projection climatique. Des discussions ont eu lieu concernant la précision des modèles climatiques à forte émission, en particulier pour une sous-catégorie de modèle reconnus comme surestimant l'augmentation de la température (Hausfather et al., 2022). Cela a conduit à un débat au sein de la communauté scientifique sur la crédibilité des scénarios climatiques RCP8.5. Certains articles soulignent leur mauvais usage et abus dans la recherche (Pielke and Ritchie, 2021), tandis que d'autres défendent ces modèles RCP8.5 comme la meilleure correspondance avec des niveaux encore hautement plausibles d'émissions de CO₂ en 2100 (Schwalm et al., 2020).

Bien que les émissions de dioxyde de carbone continuent de suivre le scénario du "*business-as-usual*", la probabilité des scénarios SSP5-8.5 diminue selon le Rapport d'Évaluation du Sixième Groupe de Travail du GIEC sur l'atténuation des changements climatiques. Cependant, il est important de reconnaître qu'il n'est pas non plus exclu que ces scénarios extrêmes se concrétisent. De plus, ces modèles restent précieux pour explorer les dynamiques complexes du système climatique et ont récemment été utilisés pour étudier la distribution future des prédateurs marins supérieurs (Hindell et al., 2020) et de la faune pélagique (Ariza et al., 2022b). Dans notre analyse, l'utilisation du scénario SSP5-8.5 n'a pas pour but de prédire un résultat futur unique, mais sert d'outil pour examiner la restructuration potentielle de la dominance acoustique dans des environnements marins contrastés en cas de réchauffement extrême. Par conséquent, nous reconnaissons que l'utilisation de modèles climatiques alternatifs avec des scénarios d'évolution de la température variables pourrait offrir une compréhension plus fine de l'impact du changement climatique sur la faune pélagique (Ariza et al., 2022b).

Toutefois, l'océan Austral est la région des océans qui a absorbé le plus de chaleur associée au changement climatique au cours des deux dernières décennies (Sallée, 2018). La température étant un facteur clé de la distribution des poissons, cette augmentation devrait avoir un impact sur la distribution des espèces dans cette région (Woods et al., 2023). Cette redistribution pourrait se traduire par un déplacement vers le pôle des communautés de sorte à suivre leur optimum de température (Freer et al., 2019). Cette redistribution devrait également avoir un impact sur les

populations et la dominance des espèces de krill (Atkinson et al., 2019) et de salpes (Atkinson et al., 2004). Cependant, le réchauffement des masses d'eau n'est pas homogène. Trois régions se distinguent dans l'océan Austral par des tendances marquées qui prédominent sur la variabilité interannuelle : le réchauffement des eaux subantarctiques ; le refroidissement des eaux subpolaires de surface ; et le réchauffement en subsurface des eaux subpolaires profondes (Auger et al., 2021). Ces vitesses de réchauffement distinctes n'auront a priori pas les mêmes conséquences sur les écosystèmes marins.

L'océan Indien Sud est particulièrement concerné par l'absorption de chaleur et par d'autres effets découlant du changement climatique, notamment les conséquences des vagues de chaleur marines, conjuguées au réchauffement plus rapide observé dans la zone mésopélagique par rapport à la surface (Azarian et al., 2023), qui ont le potentiel d'entraîner d'importantes modifications dans la distribution des espèces. Les futures recherches devraient accorder la priorité à l'intégration de la variabilité verticale dans la modélisation de la distribution des espèces ou des couches de rétrodiffusion. Cette approche semble particulièrement adaptée pour la modélisation des couches de diffusion acoustique, car on sait qu'elles sont influencées par les caractéristiques environnementales de la colonne d'eau (e.g. Czudaj et al. 2021; Kang et al. 2021).

Intégrer la variabilité verticale de l'environnement

Dans la littérature, la spatialisation des données acoustiques est largement dominée par des études utilisant une combinaison de variables de surface et/ou d'une profondeur donnée (Irigoien et al., 2014; Proud et al., 2017; Ariza et al., 2022b). En effet, si les variables de surface reflètent les changements des conditions environnementales entre les provinces océaniques, l'utilisation de variables de subsurface, ou plus profondes, est également encouragée pour prédire la distribution des organismes, car ces informations peuvent être potentiellement moins sujettes au bruit (Koubbi et al., 2011a) et contenir la signature de zones frontales (Park et al., 2019).

Afin de considérer à la fois les variabilités de surface et en profondeur sur la distribution de la faune pélagique (e.g. la thermocline et la stratification ou le minimum d'oxygène), il est envisageable d'utiliser des profils environnementaux et non des valeurs discrètes. La prise en compte d'un environnement en trois dimensions est également nécessaire pour des mesures de conservation dans l'océan pélagique, notamment en ce qui concerne le réchauffement climatique, qui évolue à des vitesses

différentes en fonction de la profondeur (Azarian et al., 2023). D'autres travaux ont cherché à intégrer la variabilité verticale de l'environnement dans la prédiction des variables biologiques. Comme l'utilisation de la forme des profils de température et de salinité comme indicateur de la forme des plongées des éléphants de mer, associée à des comportements distincts (Godard, 2021).

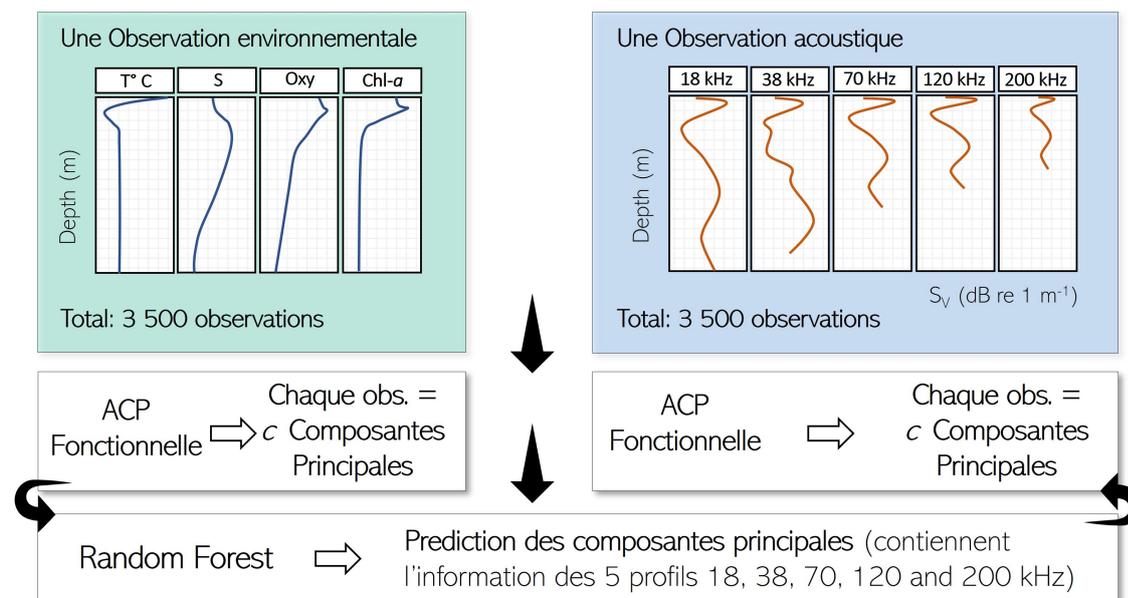


FIGURE 4.10 – Description d'une approche permettant la prédiction de profils acoustiques à partir de profils environnementaux.

Nous avons également exploré cette approche pour prédire des profils acoustiques à partir de profils environnementaux. Pour ce faire, la considération de la donnée acoustique reste inchangée par rapport à nos travaux précédents : une observation acoustique est définie par différents profils acoustiques enregistrés simultanément à une ou plusieurs fréquences. Contrairement à nos travaux précédents, nous ne considérons plus les variables prédictives comme des données discrètes mais considérons une observation environnementale prédictive comme plusieurs profils environnementaux (e.g. la combinaison de profil de température et salinité et autres variables) co-localisé. Nous appliquons deux Analyses en Composante Principale fonctionnelle indépendantes sur chacun des deux jeux de données, et faisons correspondre spatialement les composantes de la première avec les composantes de la seconde. Il est ensuite possible de prédire les composantes acoustiques en fonction des composantes principales environnementales à travers des méthodes de prédictions (e.g. arbres de régression). Le résultat du modèle de prédiction sera des valeurs de composantes principales acoustiques, estimées à partir de profils environnementaux (Figure 4.10).

Chapitre 5

Discussion générale et perspectives

5.1 Discussion des résultats, méthodes et applications à la conservation

5.1.1 Synthèse des principaux résultats de recherche

Cette thèse a porté sur l'analyse de la structure des écosystèmes mésopélagiques, lesquels hébergent une biodiversité exceptionnelle. Parmi ces organismes se trouvent les niveaux trophiques intermédiaires, consommateurs des niveaux trophiques inférieurs, et soutenant les populations emblématiques de prédateurs supérieurs. Ce compartiment du réseau trophique participe à d'autres fonctions écosystémiques, telles que l'export actif de carbone vers les profondeurs de l'océan.

L'étude de ces organismes, sur une large gamme de profondeurs et présentant des distributions dynamiques, s'avère complexe, ce qui explique le manque de connaissances concernant leur répartition. Ce constat a été réalisé à l'échelle de l'océan global (Martin et al., 2020), et reste valide plus régionalement, comme dans le secteur Indien de l'Océan Austral, où peu de données mésopélagiques sont disponibles en comparaison aux mesures de la zone épipélagique (Sutton et al., 2017). Mon travail de recherche visait donc à contribuer aux questions : Quelle est la distribution de la biomasse et des organismes mésopélagiques ? Et qui sont les principaux contributeurs de cette biomasse ? Pour cela, cette thèse s'est concentrée sur la structuration des écosystèmes mésopélagiques dans l'océan Indien Sud.

Pour comprendre la complexité et la dynamique des écosystèmes pélagiques, une résolution d'échantillonnage élevée est nécessaire pour capturer leur variabilité spa-

tiale et temporelle, en particulier pour tenir compte de la distribution liée aux migrations nyctémérales. Historiquement, l'étude de ces écosystèmes s'effectuait principalement avec des méthodes extractives, tel que les prélèvements au filet, mais ces méthodes ont pour limite de travail d'échantillonner qu'une petite portion de l'océan (Warren, 2012) en donnant des informations discrètes dans le temps et dans l'espace. Avec les avancées technologiques, d'autres méthodes d'observation complémentaires ont émergé. Dans cette thèse nous utilisons l'acoustique active, qui permet d'identifier des couches de rétrodiffusion composées de micronecton et de zooplancton. Bien que tous les organismes ne soient pas détectés par les échosondeurs, les transitions de structuration et d'intensité des couches correspondent généralement à la présence de structures océaniques telles que les tourbillons et les fronts (Godø et al., 2012; Béhagle et al., 2016; Escobar-Flores et al., 2020).

Pour contribuer à la compréhension de ces écosystèmes, nous avons analysé la réponse acoustique en termes de structuration verticale (nombre de couches de rétrodiffusion, leur intensité, et leur biomasse intégrée) au sein d'une zone de transition entre deux systèmes océaniques contrastés. Pour ce faire, nous avons analysé plusieurs échelles spatiales et temporelles, en utilisant une approche multifréquence, permettant d'intégrer un plus large panel de la communauté mésopélagique.

i) Réponse de la structuration verticale mésopélagique à une zone de front (article 1)

Dans un premier temps, nous avons étudié la réponse des écosystèmes mésopélagiques à une zone de front, en termes de structuration verticale à 5 fréquences acoustiques (18, 38, 70, 120 et 200 kHz). Pour cela, nous avons décomposé notre jeu de données acoustiques en modes de variabilité verticaux, puis étudié les fréquences impactant principalement ces différents modes. L'étude de la structuration verticale de ces écosystèmes est primordiale pour comprendre leur fonctionnement, car c'est le premier facteur structurant les communautés mésopélagiques sur de vastes distances (Sutton, 2013). Nos résultats ont montré que les migrations verticales étaient le principal facteur influençant la distribution verticale, malgré des conditions hydrologiques très contrastées entre les zones échantillonnées. Spatialement, nous avons pu mettre en relation la distribution horizontale des organismes, et notamment la présence de certaines couches de rétrodiffusion, avec les variables environnementales de surface. De la zone subantarctique à la zone subtropicale, nous avons observé (i) un enrichissement des densités dans la couche superficielle (0-100 m), (ii) une

diminution des densités dans la couche intermédiaire pendant la journée (100-300 m) et (iii) l'apparition d'une couche de rétrodiffusion profonde et intense au 38 kHz. Plus particulièrement, nous avons observé que le Front SubAntarctique (SAF) avait un impact significatif sur une communauté répondant fortement au 38 kHz dans les couches profondes, potentiellement influencé par la température, comme observé également aux hautes latitudes (Chawarski et al., 2022). Nous avons également montré que d'autres fréquences, notamment le 18 kHz, étaient moins affectées par le SAF, mais davantage influencées par les variations nycthémerales, ce qui soulève des questions sur la nature des organismes répondant à cette fréquence.

Le croisement des distributions horizontales, verticales et temporelles avec des observations au filet a permis de proposer différentes hypothèses tentant d'expliquer les changements de structuration observés. Notamment, nous avons attribué les modifications dans les couches profondes au changement dans les communautés de poissons documenté dans la zone subantarctique (Koubbi et al., 2011a), notamment la distribution des Myctophidea. Nous avons également étudié la distribution des Gonostomatidae, correspondant à la seconde principale famille de poissons mentionnée dans cette étude. Malgré l'absence de changements significatifs en termes d'abondance, les rares captures dans l'océan Austral sont en accord avec l'hypothèse selon laquelle seul un petit nombre d'espèces de Gonostomatidae s'étendrait dans l'océan Austral (Broyer and Koubbi, 2014). La couche de rétrodiffusion profonde observée de nuit comme de jour dans le sud de l'océan Indien pourrait être imputée à ce groupe d'espèces. En ce qui concerne la couche de surface, l'attribution du signal acoustique à des organismes spécifiques est moins évidente. Les changements observés dans cette couche de la zone subtropicale (STZ) vers la zone polaire frontale (PFZ) pourraient s'expliquer par des différences dans l'assemblage de tous les taxons.

Nos résultats à 38 kHz correspondent également à ceux de Boersch-Supan et al. (2017) et Béhagle et al. (2016). Ils montrent qu'à cette fréquence, dans le sud-ouest de l'océan Indien, les eaux présentant les plus fortes intensités acoustiques sont les eaux subtropicales. La dissolution de la couche profonde observée à 38 kHz vers le sud à est également observée dans d'autres secteurs de l'océan Austral (Dornan et al., 2019; Escobar-Flores et al., 2018b). Or, comme ici ce schéma n'est pas nécessairement observé à d'autres fréquences, ces résultats permettent de formuler des questions et des hypothèses sur l'impact des fronts sur les communautés mésopélagiques et sur nos méthodes d'observation de ces écosystèmes.

Nous avons voulu étudier si les schémas observés dans ce premier travail pouvaient se retrouver à plus large échelle, ou s'il s'agissaient de patterns localisés.

ii) Implication de la fréquence acoustique sur la distribution de la biomasse pélagique (article 2)

Au delà des études à l'échelle régionale, la fréquence 38 kHz est également utilisée pour la biogéographie et l'estimation de la biomasse à grande échelle (Irigoién et al., 2014; Proud et al., 2019; Ariza et al., 2022b; Dornan et al., 2022). Or, si les observations acoustiques à cette fréquence semblent assez bien reproduire la distribution et la densité de la faune pélagique estimées par les captures au filet dans les moyennes latitudes (Gjøsaeter et Kawaguchi, 1980; Backus et Craddock, 1977), les différences sont plus marquées dans les zones polaires, où une baisse du signal acoustique est régulièrement observée dans les transects passant des gyres océaniques oligotrophes aux systèmes (sub)polaires (Escobar-Flores et al., 2018b; Chawarski et al., 2022). Cependant, cette diminution est probablement due à des changements dans la composition de la communauté de micronecton et dans les propriétés des vessies natatoires plutôt qu'à une réduction de la biomasse de poissons (Dornan et al., 2019).

La diminution de l'intensité acoustique est également observée dans le secteur Indien de l'océan Austral (Boersch-Supan et al., 2017; Béhagle et al., 2016). Or, nous avons vu que la réponse acoustique dépendait de la fréquence. Nous avons donc étendu notre étude à plus large échelle en se posant les questions : Peut-on identifier des structures différentes à l'échelle régionale ? Si oui, quel est l'impact sur la distribution et l'intensité des couches de rétrodiffusion, et donc sur la biomasse intégrée ? Et finalement, comment expliquer ces patterns par la biologie ?

Pour répondre à ces questions, nous avons analysé des jeux de données issus de trois campagnes consécutives dans la zone d'étude (THEMISTO 2021, 2022, 2023), couvrant une large zone. Nous avons pu identifier statistiquement 4 régions, cohérentes spatialement et partageant une structuration et une dominance acoustique commune. Deux régions ont été définies au nord du SAF, et deux au sud. A la fréquence 38 kHz, nous avons observé, comme attendu, la plus faible densité dans le système polaire et un pic dans la zone tempérée, avec le maximum du signal perçu en profondeur, au niveau de la couche profonde de rétrodiffusion (Béhagle et al., 2016). De nouveau, nous avons observé qu'à la fréquence 18 kHz, le schéma de distribution était sensiblement différent. Même à large échelle, il semblerait que le 18

kHz ne soit pas impacté (ou pas de la même façon) par le SAF. Le pic de biomasse à cette fréquence acoustique est prédit entre 35° et 55°S.

Il est évident qu'il existe une forte transition des communautés mésopélagiques à travers les fronts de l'océan Austral (Duhamel et al., 2014; Sutton et al., 2017). Les délimitations des échobiomes identifiés coïncident avec les transitions hydrologiques et biogéochimiques, mais comment ces changements faunistiques pourraient reproduire les distributions verticales et horizontales à 18 et 38 kHz? En combinant les résultats de notre première étude et ces résultats à plus grande échelle, il apparaît que les couches de rétrodiffusion moins denses et plus profondes au sud du Front Polaire pourraient être attribuées à des Myctophidea et Gonostomatidea adultes (Koubbi, 1993; Saunders et al., 2017). En effet, au cours de leur vie ces familles de poissons sont connues pour voir leur vessie natatoire - l'organe le plus résonant chez un poisson - se réduire, et changer leur distribution verticale pour chercher des eaux plus profondes (Badcock and Merrett, 1976; Brooks and Saenger, 1991). Cette diminution des vessies natatoires remplies de gaz a été clairement illustrée dans le cas des Myctophidea (Dornan et al., 2019), où les auteurs associent ce phénomène à la diminution constante du signal rétrodiffusé dans la colonne d'eau de l'océan Austral.

Dans le cadre de cette thèse, nous étendons cette hypothèse aux Gonostomatidae. Tout d'abord, parce que la couche qui disparaît en traversant la zone vers le sud vient principalement d'organismes non migrants (voir les résultats de nuit, papier 2). Cette couche est principalement attribuée à *Cyclothone braueri* (Ariza et al., 2016; Peña et al., 2014), qui correspond probablement à l'espèce de poissons mésopélagiques la plus abondante dans tous les océans, mais qui semble incapable de pénétrer les eaux polaires (Iwami et al., 1990; Sarmiento-Lezcano et al., 2023). En effet, seule *Cyclothone microdon*, une espèce qui évolue à des profondeurs plus importantes et qui possède une vessie natatoire non-gazeuse, se distribue au sud du Front Polaire (Iwami et al., 1990). De façon contrastée, les observations au 18 kHz seraient plus associées à des organismes migrants. Nous supposons donc que la diminution de l'intensité acoustique observée à 18 kHz au sud du Front Polaire reflète la perte de vessie natatoire des poissons lanternes comme reporté par (Dornan et al., 2019), tandis que les observations au 38 kHz correspondent plus probablement au groupe des Cyclothones.

De plus, nous avons constaté que les variations temporelles jouent un rôle essentiel dans la distribution verticale des organismes, entraînant une restructuration com-

plète des distribution de densité acoustique entre le jour et la nuit entre 0 et 1000 m. Ces patterns verticaux nous ont permis d'associer certaines couches de rétrodiffusion à des taxons spécifiques, voire à des familles de poissons mésopélagiques dont le comportement migratoire est connu (Bianchi et al., 2013). Bien que des densités plus élevées soient attendues en surface la nuit en raison de la faune migratrice, ce n'était pas le cas dans la région polaire, où nous avons observé des densités remarquablement basses entre 0 et 200 m en surface à la fois pendant le jour et la nuit. Cela suggère que peu d'organismes effectuent une migration diurne conséquente à haute latitude, en accord avec d'autres observations (Chapman et al., 1974; Proud et al., 2018).

Nos résultats indiquent également un changement de dominance acoustique lié à une limite faunistique (Koubbi et al., 2011a), correspondant à un changement observé de résonance acoustique dans les régions polaires (Chapman et al., 1974). Ces changements sont principalement dû à la morphologie des organismes (Dornan et al., 2019). Nos résultats montrent que l'utilisation du 18 ou 38 kHz peut être biaisée positivement vers un famille de poissons, en fonction de leur taille et de leur morphologie, qui peut par d'ailleurs changer au cours de leur vie. Ce problème est lié à la résonance acoustique des cibles, avec une baisse de résonance déjà observé en 1974 par Chapman dans les hautes latitudes. Or, l'étude des effets de la résonance sur la détection des organismes mésopélagiques dans ces régions à haute latitude était limité par l'absence d'observations à d'autres fréquences que le 38 kHz dans les bases de données. Ces premières cartographies de ce changement de dominance acoustique peuvent servir de référence pour de futurs changement à venir impliqués par le réchauffement climatique.

En synthèse, notre analyse précédente a révélé que les schémas de distributions biologiques varient considérablement en fonction de la fréquence utilisée, à la fois au sein de régions contrastées, mais potentiellement aussi entre elles. Nos travaux ont permis d'émettre une hypothèse sur l'attribution des signaux acoustiques à l'échelle régionale à des familles de poissons (e.g. hypothèse sur les Gonostomatidae et le fort signal à 38 kHz). Ces résultats permettent de souligner la limitation des études monofréquences, à différentes échelles, et notamment à l'échelle globale pour rendre compte de la biomasse estimée par acoustique. La prise en compte du 18 kHz pourrait également avoir des répercussions sur les estimations de la biomasse globale d'organismes mesurée à 38 kHz (Proud et al., 2019; Ariza et al., 2022b), ce qui pourrait permettre d'affiner les estimations de biomasse et d'harmoniser les diffé-

rentes approches, y compris celles basées sur les filets ou les modèles. Nous proposons détablir des "provinces de résonances" afin de pouvoir appliquer des facteurs de correction de la réponse acoustique au niveau régional. Ces résultats ont également des implications pour la compréhension des liens trophiques, en soulignant des niveaux acoustiques plus importants dans une aire d'alimentation pour les prédateurs supérieurs (Hindell et al., 2020); des niveaux particulièrement bas au 38 kHz.

À notre connaissance, ces travaux sont les premières analyses multifréquences menées dans l'océan Indien Sud, du moins en considérant la variabilité simultannée des structurations verticales à plusieurs fréquences. Le travail de modélisation proposé constitue la première modélisation spatiale acoustique réalisée en multifréquences. Elle permet de caractériser la structuration verticale des densités à deux fréquences et de proposer deux visions complémentaires de la biomasse acoustique intégrée. Ces résultats appellent à deployer des instruments acoustiques dans la zone mésopélagique et bathypélagique, à plus haute fréquence, afin de mieux déterminer la nature des organismes qui y évoluent.

5.1.2 Développement méthodologiques

Les observations quantitatives fournissent le contexte et constituent la base pour l'étude des mécanismes et des processus écologiques (Underwood et al., 2020). En 1873, Thomson écrivait avec enthousiasme "Every year adds enormously to our stock of data, [...]", probablement sans imaginer qu'un jour l'accumulation de ces données pourrait être perçue comme un problème. En effet, les systèmes d'observation contemporains permettent l'acquisition de données à très haute résolution, couvrant une large gamme de plages temporelles, verticales et spatiales, augmentant considérablement la taille des bases de données et leur complexité. Tanhua et al. (2019) ont estimé que l'ensemble des données collectées au cours du siècle dernier représente aujourd'hui un an d'acquisition par les différentes plateformes d'observation du système océan. L'étude de ces bases de données nécessite le développement d'outils de traitement et d'analyses complexes, là où les approches statistiques traditionnelles ne seraient plus suffisantes pour les analyser (Loukides, 2011; Jacobs, 2009), et s'accompagne d'un besoin grandissant de compétences en informatique (gestion de bases de données) et en analyse de données multivariées.

L'acoustique active est également concernée par cette problématique car les échosondeurs fournissent des données à très haute résolution, multivariées (lorsqu'elles sont multifréquences), et les développements de méthodes telles que le large-bande

sont potentiellement d'autant plus complexes (observations propices à l'emploi du machine learning ; Bianco et al. 2019). Dans le cadre de cette thèse, une part significative de mon travail a été consacrée à l'assimilation et au développement de méthodes statistiques visant à résumer la variabilité des données acoustiques. Ces données ont la caractéristique -assez commune en océanographie- de s'exprimer en fonction de la profondeur. Pour des raisons de discrétisation, les valeurs de rétrodiffusion sont disponibles à un certain nombre de points verticaux, mais il s'agit d'une variable continue, fonction de la profondeur. Nous avons donc proposé d'aborder ce travail sous l'angle de la continuité, permettant de préserver la nature de la donnée (fonctionnelle).

Cette approche me semble particulièrement pertinente pour répondre à une problématique émergente à l'étude des écosystèmes mésopélagiques : considérer la variabilité à la fois sur le plan horizontal et vertical (Sutton et al., 2017). En effet, cette méthode permet de projeter sur des cartes en 2D, la variabilité verticale associée à chaque coordonnée. De plus, en ne séparant pas les couches verticalement en amont des analyses, cette approche permet de répondre au changement de paradigme évoqué en introduction : les différentes couches de l'océan ne sont plus vues comme des structures isolées les unes des autres, mais bien comme des compartiments interconnectés (Sutton, 2013). Nous avons également proposé une méthode originale et complémentaire à la littérature (Ariza et al., 2022a) permettant d'aborder des données fonctionnelles multivariées ne partageant pas la même portée (Izard et al., *in revision*). Nous avons également exploré plusieurs approches pour tenir compte de la variabilité temporelle, que nous discuterons dans la Section 5.2.2.

Nos travaux nous ont également conduit à identifier des échobiomes (i.e. des régions partageant une structure verticale commune), ce qui représente une autre réponse à la complexité des jeux de données et à la nécessité de simplifier le système pour aider à sa compréhension (par exemple, en biogéographie). Les résultats de cette thèse discutés précédemment démontrent l'efficacité et le potentiel de la combinaison des Analyses en Composantes Principales Fonctionnelles avec la classification pour extraire des caractéristiques dans la structuration des écosystèmes mésopélagiques, présenté précédemment. De plus, nous avons proposé deux approches complémentaires : l'une basée à la fois sur les variations de l'environnement et des structures acoustiques (Izard et al., *in revision*), et l'autre basée uniquement sur l'acoustique (Izard et al., *in prep.*). L'approche combinant l'analyse fonctionnelle et la classification est bien établie dans d'autres domaines (Wang et al., 2016; Jacques and Preda,

2014), y compris en océanographie (Pauthenet et al., 2017; Fonvieille et al., 2023), mais elle ne se développe que depuis récemment en hydroacoustique (Ariza et al., 2022a,b). Nous démontrons que les méthodes d'analyse des données fonctionnelles ont un potentiel considérable pour approfondir notre compréhension du rôle de l'environnement dans la distribution et la structuration des communautés pélagiques en 4D : horizontale, verticale et temporelle.

5.1.3 Conservation

Étudier les schémas de distribution des espèces, des communautés et des écosystèmes est essentiel afin d'obtenir un socle de connaissances solide pour une gestion robuste de la conservation (Leathwick et al., 2006). Dans cette optique, mes travaux ont trouvé des applications directes pour la conservation marine. Ces contributions m'ont permis de concilier la recherche et la conservation, et se sont révélées enrichissantes en termes de formation et d'interactions avec des chercheurs de spécialités complémentaires. Cependant, elles ont également demandé un investissement en temps conséquent en raison de la nécessité de rédiger des rapports et de présenter nos résultats lors d'ateliers de travail dans deux projets de conservation. De plus, il est nécessaire de faire correspondre les calendriers administratifs et politiques avec les résultats de recherche, qui ne sont que rarement synchronisés.

Les aires marines protégées (AMP) font partie des outils de gestion spatiale visant à restreindre des activités humaines spécifiques connues pour avoir un impact sur les écosystèmes d'une zone particulière (Laffoley et al., 2019). Les aires protégées se développent à l'échelle mondiale, stimulées par les objectifs internationaux de conservation visant à protéger au moins 30 % des océans et des terres à l'échelle mondiale (O'Leary et al., 2016). Au cours de la dernière décennie, les AMP sont devenues un élément central de la plupart des programmes de conservation marine nationaux et internationaux. Plusieurs méthodes de planification existent, et s'appuient soit largement sur les connaissances et avis d'experts, soit sur des données telles que la méthode de "planification systématique de la conservation" (Alvarez-Romero et al., 2018). Cette dernière méthode est encouragée (Pressey and Bottrill, 2009) mais elle peut s'avérer difficile à mettre en œuvre en pratique en raison de contraintes liées aux données, au temps et à l'expertise de ces méthodes. De façon générale, il n'a pas été montré qu'elle conduisait à des plans plus efficaces (McIntosh et al., 2018).

En 2021, les Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF) - organismes ges-

tionnaire de la réserve- ont soutenu mes travaux de recherche en vue d'appuyer le dossier d'extension de l'aire marine protégée dans la zone économique exclusive (ZEE) des îles Saint-Paul et Amsterdam. J'ai ainsi pu participer et contribuer à différentes réunions, présentations et rapports relatifs au renforcement de la protection des eaux de la réserve située autour des îles (Pagniez et al., 2021 ; Izard et al., *in revision* ; Chapitre 3). Pour mener à bien cette planification, nous avons proposé une nouvelle approche permettant un processus de planification de conservation marine hybride, basé sur un socle de données et des avis d'experts. Les TAAF ont réuni un groupe de scientifiques ayant une expertise sur différents aspects de l'écosystème marin de cette région, pour cataloguer les données existantes et les intégrer dans une analyse en définissant des priorités de conservation. Ce processus a permis de parvenir à un consensus parmi les experts sur une carte finale des priorités de conservation pour la zone d'étude, qui a été utilisée par l'autorité locale - les TAAF - pour la planification de la zone protégée renforcée.

Alors qu'il existe plus de 16 000 AMPs à l'échelle mondiale, couvrant environ 7.7 % des océans (source : MPAtlas, 2022), toutes les AMPs ne contribuent pas de manière égale à la protection des écosystèmes marins (Giakoumi et al., 2018). Il est établi que leur efficacité dépend de plusieurs facteurs, notamment leur taille, leur ancienneté, leur emplacement, leur niveau de protection et d'application, leur financement, ainsi que le soutien des parties prenantes (Selig et al., 2014). Un nombre croissant d'études a mis en évidence l'importance du niveau de protection offert par les AMPs, montrant que les zones fortement protégées peuvent être efficaces pour préserver les écosystèmes (Lester et al., 2009; Sala and Giakoumi, 2018), favorisant une densité et une biomasse plus élevées d'espèces exploitées à l'intérieur de leurs limites par rapport aux zones de pêche avoisinantes (Campbell et al., 2020), et influençant les schémas de biodiversité régionale (Boulanger et al., 2021). À l'inverse, un faible niveau de protection des AMPs peut entraîner une efficacité similaire à celle des zones non protégées à proximité (Giakoumi et al., 2017; Turnbull et al., 2021). De manière générale, il est essentiel que la science ne soit pas négligée lors de la conception d'aires marines protégées, de manière à répondre aux priorités de conservation tout en intégrant les intérêts des parties prenantes (Muntoni et al., 2019).

Un autre enjeu de conservation réside dans la préservation au-delà des zones économiques exclusives relevant de la juridiction nationale (Della Penna et al., 2017), car les écosystèmes ne connaissent pas de frontières géopolitiques. L'étude de la distri-

bution de plusieurs milliers d'espèces animales et végétales a révélé que 90 % de ces espèces se répartissent sur au moins deux pays, et que plus de la moitié d'entre elles sont connectées à dix pays (Roberson et al., 2021). Dans l'océan, les grands cétacés, dont le rôle pour les écosystèmes et le climat est significatif (Roman et al., 2014; Willis, 2014), ont été observés traverser 28 pays au cours de leurs migrations, passant également plus de la moitié de leur temps dans des eaux internationales. Dans ce contexte, il est essentiel de préserver la connectivité entre les aires marines protégées (nationales et/ou internationales), dont l'impact sur les écosystèmes est bénéfique (Caselle et al., 2015). Cela revêt une importance particulière pour les écosystèmes (méso)pélagiques, qui s'étendent principalement au-delà des eaux territoriales nationales. De plus, en raison de la connectivité de l'océan Austral avec les autres océans du globe, les changements et les décisions politiques pris dans les écosystèmes marins en dehors de l'océan Austral ont des conséquences sur cet écosystème (Murphy et al., 2021).

Si l'écorégionalisation revêt une grande importance pour l'établissement des politiques de conservation, le faible nombre de données disponibles dans l'océan pélagique complexifie cet exercice (Sutton et al., 2017; Koubbi et al., 2011a). Par conséquent, il est souvent nécessaire de prédire des données au-delà de nos observations pour établir des cartographies. Dans cette optique, j'ai été amené à travailler sur la conservation de la zone subantarctique dans un effort de collaboration internationale afin de mener une écorégionalisation de la zone pélagique dans l'océan Indien Subantarctique et Subtropical (Figure 5.1, Makhado 2019, Makhado 2023; Izard et al., 2023; Chapitre 4).

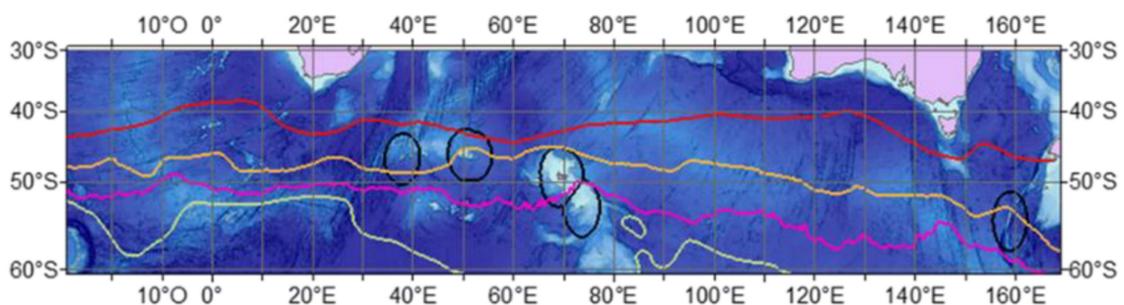


FIGURE 5.1 – Zone d'étude pour l'écorégionalisation de la zone pélagique dans l'océan Indien Subantarctique et Subtropical Makhado 2019.

Plus précisément, nos travaux exposés dans le Chapitre 4 ont conduit à une écorégionalisation acoustique de la zone. Nous sommes convaincus que cette approche est précieuse pour synthétiser la variabilité des écosystèmes mésopélagiques, en mettant

en avant l'étude des couches de rétrodiffusion qui s'étendent sur de vastes distances (Proud et al., 2019; Ariza et al., 2022b) et qui permettent de dégager des schémas de distribution spatiotemporelle cohérents à l'échelle des bassins océaniques. Le rôle des écosystèmes mésopélagiques, en particulier des poissons, est crucial et pourrait être préservé par le biais des aires marines protégées, notamment en les protégeant des futures pêcheries (Roberts et al., 2017). Cependant, pour ce faire, une estimation robuste de la biomasse des poissons mésopélagiques est nécessaire (Proud et al., 2019). Nos travaux se sont inscrits dans cette perspective en proposant des méthodes permettant d'estimer la distribution spatiale des organismes pélagiques jusqu'à 1000 mètres de profondeur à plusieurs fréquences, soulignant des distributions de biomasse acoustique contrastés. Notre objectif est de poursuivre ce travail de cartographie acoustique en 4D, en intégrant davantage de fréquences et en anticipant l'impact du changement climatique sur la restructuration du paysage acoustique.

5.2 Perspectives

5.2.1 Vers une meilleure typologie acoustique

La première perspective de ce travail concerne les observations acoustiques, en particulier l'amélioration de la typologie acoustique de la zone, la compréhension de ce que nous observons, ainsi que l'estimation de la biomasse.

Si nous avons pu observer des structures cohérentes dans les zones subtropicales et tempérées à travers les études présentées dans cette thèse, la typologie acoustique manque de données au sud du Front Polaire. En effet, cette région a été la moins échantillonnée dans le cadre de ce travail, et également dans la littérature. Nous avons tout de même pu identifier des structures caractéristiques de cette zone. Par exemple, les densités d'organismes sont généralement plus importantes en surface la nuit en raison des migrations nyctémérales (Klevjer et al., 2016), mais ce phénomène n'a pas été observé au sud de la région subantarctique. Dans cette zone, les densités de surface sont remarquablement basses, de jour comme de nuit, ce qui correspond aux faibles schémas de migrations suggérés dans cette région (Chapman et al., 1974; Proud et al., 2018).

Parmi les structures verticales étudiées, c'est également la zone la plus variable. Aux latitudes plus basses, les observations sur la structuration verticale des organismes

suggèrent qu'ils sont principalement concentrés dans des couches de rétrodiffusion (Irigoiien et al., 2014; Klevjer et al., 2016, Izard et al., *in revision*), alors que dans la zone polaire, la distribution du micronecton est plus hétérogène avec la présence de nombreuses aggregations à différentes échelles. Il semble que l'utilisation de l'Analyse des Données Fonctionnelles (FDA) dans ce cas puisse présenter des limites, car ces variations dues à l'hétérogénéité à fine échelle (liée à la physique) et aux patchs d'organismes (liés au comportement) sont perçues comme du bruit sur le profil, et non comme un schéma suffisamment significatif pour être identifié. Ces patchs dans la zone euphotique pourraient potentiellement expliquer la présence de prédateurs supérieurs qui se nourrissent dans cette région, et particulièrement dans la zone épipélagique (Savoca et al., 2021). Il serait intéressant de développer des méthodes permettant de détecter et prendre en compte ces patchs (Béhagle et al., 2017). Les réseaux de neurones convolutifs sembleraient être des outils particulièrement bien adaptés (Marques et al., 2021).

Deuxièmement, il est admis que la biomasse de l'océan Austral pourrait être sous-estimée en raison de la mauvaise détection de certaines espèces marines à certaines fréquences acoustiques (Dornan et al., 2019). Suite à nos observations, nous encourageons vivement la communauté à utiliser des données multifréquences chaque fois que possible. Ce couplage fournit premièrement des informations complémentaires sur la distribution spatiotemporelle des organismes pélagiques, et en second lieu, il peut aider à différencier les signatures acoustiques des espèces (Béhagle et al., 2014). Certains travaux suggèrent que les couches de rétrodiffusion au-delà de 1000 m de profondeur sont rares (Proud et al., 2017). Or, lors du traitement des données, une migration importante d'organismes a pu être observée dans différentes régions depuis des profondeurs supérieures à 1000 mètres. D'autres études indiquent des chiffres de biomasse de poissons bathypélagiques considérablement plus élevés que ceux précédemment rapportés (Sutton 2013; et les références qui y sont mentionnées). À mon sens, acquérir une compréhension globale des schémas spatiotemporels mésopélagiques nécessite l'exploration de la zone bathypélagique, car les organismes migrants depuis des profondeurs > 1000 m contribuent à la rétrodiffusion mésopélagique (Cook et al., 2013). Une perspective intéressante dans ce sens serait de déployer des sondeurs hautes fréquences (par exemple 120 et 200 kHz) en profondeur pour mieux caractériser les couches de rétrodiffusion profondes observées entre 0 et 1000 mètres dans cette thèse, mais également au-delà pour déterminer l'origine et la nature de ces couches et mieux caractériser les organismes issus des grandes

profondeurs.

Une autre perspective majeure consiste à mieux définir les organismes micronectoniques détectés par acoustique. Pour ce faire, il est possible de poursuivre le travail d'analyse multifréquence proposé par [Béhagle et al. \(2017\)](#) afin d'identifier les organismes qualifiés de "fluid-like" ou "gas-like". De plus, il est nécessaire de compléter les mesures acoustiques par des observations au chalut, comme cela a été fait dans le cadre du programme THESMITO en 2022, afin de les identifier et d'étudier la morphologie et potentiellement la résonance de ces organismes. Ce programme offre également l'opportunité de collaborer avec des chercheurs d'autres équipes permettant de diversifier les moyens d'observations. Lors de la campagne ObsAustral 2022, un capteur de bioluminescence a par exemple été installé sur la rosette de CTD et l'expérience sera renouvelée lors de la prochaine campagne. Il serait intéressant d'explorer d'autres instruments complémentaires tels que l'ADN environnemental (eDNA). L'eDNA représente une perspective particulièrement intéressante pour les organismes difficilement échantillonnés par les filets, comme les gélatineux, dont les individus sont souvent détruits ou endommagés lors de la remontée. Or, ces organismes, par exemple les siphonophores, contribuent de manière significative au signal acoustique, bien que leur contribution soit mal estimée ([Proud et al., 2019](#)). De plus, si certaines espèces de salpes et de siphonophores peuvent être détectées par acoustique grâce à leur inclusion gazeuse, séquencer l'ADN environnemental permettrait de détecter des organismes invisibles par l'acoustique. En intégrant l'ensemble de ces informations, nous pourrions obtenir une vision synoptique de la structuration des océans et une meilleure compréhension des organismes détectés par acoustique. Ensemble, elles pourraient participer à lever les incohérences des estimations des biomasses basées sur l'acoustique par rapport à d'autres approches ([Standal and Grimaldo, 2021](#)).

Une dernière perspective importante concerne l'utilisation des bases de données pluriannuelles MYCTO-THEMISTO, qui permettrait d'étudier la variabilité interannuelle dans une zone contrastée et d'identifier des signaux potentiellement liés aux effets du changement climatique. Il est prévu d'intégrer ces données antérieures à 2021 dans le cadre de l'étude de la biogéographie de la zone d'étude, ce qui nous permettra d'examiner la variabilité interannuelle. Pour une représentativité plus complète, il serait envisageable d'intégrer d'autres réseaux tels que les BGC-Argo français qui intégreront des instruments d'imagerie et d'acoustique active d'observation tels que BGC-ARGO ARGO ([Le Traon et al., 2020](#)), ou des bases de données

acoustiques (e.g. Australia's Integrated Marine Observing System, IMOS), qui fourniraient également des données collectées à d'autres saisons.

5.2.2 Modélisation dynamique : considérer l'intrication spatio-temporelle

Au cours de mes travaux de recherche, j'ai abordé l'intrication spatio-temporelle des données de deux manières différentes. Tout d'abord, nous avons étudié la variabilité temporelle intrinsèque aux données, ce qui nous a permis d'identifier statistiquement le cycle nyctéméral comme le premier mode de structuration verticale des organismes dans la zone (Izard et al., *in revision*). Dans un second temps, nous avons analysé les données préalablement séparées en fonction de l'angle solaire (Izard et al., *in prep.*), ce qui nous a conduit à identifier deux paysages acoustiques distincts (jour et nuit). Bien que l'étude de la variabilité jour/nuit intrinsèque aux données ait déjà été abordée statistiquement en hydroacoustique (Receveur et al., 2020a; Boersch-Supan et al., 2017), la séparation des données avant l'analyse semble être une approche favorisée dans les analyses hydroacoustiques Béhagle et al. (2016); Annasawmy et al. (2018) ainsi qu'en biogéographie et pour l'estimation de la biomasse (Irgoien et al., 2014; Dornan et al., 2022). La dynamique spatio-temporelle des organismes est effectivement un défi pour l'échantillonnage de ces écosystèmes (Godø et al., 2009), notamment pour identifier les schémas de distribution spatiale. Or, en utilisant des méthodes d'analyses adéquates, telles que présentées dans cette thèse, il devient envisageable d'exploiter pleinement différents schémas de migrations verticales, rendu possible par l'acquisition de données acoustiques de haute résolution (Urmy et al., 2012). Identifier et caractériser de manière approfondie ces schémas de migration verticale -et à différentes fréquences- pourraient grandement améliorer la classification spatiale (Handegard et al., 2013). En effet, le facteur discriminant entre plusieurs échobiomes réside non seulement dans la distinction des schémas diurnes et nocturnes, mais aussi dans les caractéristiques spécifiques liées à la transition entre ces deux périodes (telles que la durée, la vitesse de migration, les changements de profondeur ou d'intensité des couches). Étudier ces migrations est également un moyen d'attribuer le signal acoustique à différents groupes d'organismes du mésozooplancton (Lehodey et al., 2010; Izard et al., *in prep.*). Cela permettrait de mieux comprendre la variabilité spatio-temporelle de ces écosystèmes et de répondre à la question : "Qui migre ? À quelle fréquence ?"

Cela répondrait également à la nécessité, pour les recherches futures, de prendre

en considération la représentation en 4D de la distribution des espèces et des communautés (Koubbi et al., 2011a). Pour ce faire, il est impératif de disposer de méthodes adaptées permettant d'étudier cette intrication spatiotemporelle (Boersch-Supan et al., 2017). Les travaux d'Ariza et al. (2022b) ont représenté une avancée significative dans cette direction en proposant une biogéographie qui intègre une dimension temporelle. Dans leur approche, chaque cellule de la carte reflète la distribution des organismes dans la colonne d'eau, et la variabilité temporelle est représentée au travers de deux variables : "distribution de jour" et "distribution de nuit". Nous n'avons pas pu suivre le même schéma dans notre étude car nous ne disposons pas de données de jour et de nuit pour chaque cellule (bien que cela puisse être le cas dans certaines situations, ce n'est pas la majorité) (Izard et al., *in prep.*). Par conséquent, nous avons créé deux cartes distinctes. Une perspective intéressante consisterait à combiner nos deux cartes en une seule, en classant les résultats de nos prédictions tout en incluant les profils de jour et de nuit pour chaque cellule et à chaque fréquence.

Dans notre étude, ces deux représentations temporelles distinctes sont statiques et ne reflètent pas le caractère dynamique de l'océan. Nous avons brièvement évoqué à la fin du Chapitre 2 la nature dynamique des écosystèmes pélagiques, en mettant en évidence leur variabilité temporelle cyclique. Nous avons proposé une vue médiane des transitions entre la distribution des organismes de jour et de nuit, en prenant en compte leurs migrations verticales. Cependant, nous avons également souligné que la variabilité temporelle est spécifique à chaque station, avec des caractéristiques particulières propres à chaque domaine océanographique. Afin de visualiser cette variabilité spatiotemporelle, nous avons analysé puis modélisé la dynamique des variations dans la structuration verticale en utilisant l'ensemble des données en stations des trois dernières campagnes successives THEMISTO dans l'océan Austral (2021, 2022, 2023). Nous avons dans un premier temps identifié les principaux modes de variabilité, puis reconstruit les profils de façon cyclique (toutes les 24 heures), représentés également sous forme d'échogramme, dans 3 écobioèmes distincts (Figure 5.2). Cette approche de modélisation représenterait une avancée substantielle par rapport à notre méthodologie actuelle qui propose deux cartographies temporelles distinctes. Les deux situations étant liées verticalement, il serait plus judicieux de considérer le processus nyctéméral dans son ensemble pour une meilleure représentation de la dynamique des écosystèmes océaniques (Godø et al., 2014).

Cette considération de la donnée permettrait de cartographier la vitesse de migration

FIGURE 5.2 – Structuration spatio-temporelle propre à trois domaines contrastés de l’océan Indien Sud. Le plan factoriel (PC1-PC2) indique les coordonnées des profils à chaque station calculées avec une Analyse en Composante Principale fonctionnelle. L’axe des abscisses (mode 1) est le mode temporel, structurant la distribution des organismes de façon cyclique. Les valeurs de composantes principales à chaque temps pour chaque station sont représentées en couleur. Contrairement aux valeurs de PC1, les valeurs de PC2 restent du même signe au cours du temps. La reconstruction des profils dans le temps et dans l’espace sont représentées en échogrammes et profils. La considération de la variabilité simultanée du 18 et 38 kHz permet d’identifier des couches d’organismes migrants (18 kHz) et non migrant (38 kHz).

verticale des organismes, ainsi que les distances verticales parcourues. Identifier des zones avec des schémas de migration plus ou moins importants pourrait apporter des informations importantes sur l’efficacité de la pompe biologique (Saba et al., 2021; Cotté et al., 2022), mais également sur l’acidification des océans, à travers l’apport d’alcalinité en surface lors des migrations (Roberts et al., 2017). Par exemple, nous avons observé qu’une partie de la biomasse acoustique intégrée sur la plage de 25 à 1000 m dans le sud de l’océan Indien ne semble pas correspondre à une biomasse d’organismes migrants.

5.2.3 Interactions trophiques

Cette troisième perspective aborde le lien entre les paysages acoustiques et les modèles de distribution des autres niveaux trophiques, dans le but de répondre à des

questions telles que : Comment et par qui est alimentée la biomasse mésopélagique, comment les couches épipélagiques et mésopélagiques sont-elles connectées, quelles sont les relations proies-prédateurs ?

Pour ce faire, modéliser les zones d'alimentation des prédateurs marins est une approche de recherche répandue pour étudier les réponses des espèces face au changement climatique. Cependant, un défi majeur persiste : comprendre comment la variation de la biomasse des proies au sein de ces zones pourrait influencer le succès de la chasse des prédateurs (Green et al., 2023). En raison du manque de données synoptiques permettant d'établir des liens entre la biomasse des proies et la distribution des prédateurs, des modèles de biomasse des proies tels que Seapodym (Lehodey et al., 2010) sont généralement utilisés. Nos cartographies proposées ici permettent également, à partir de données *in situ*, d'étudier les relations trophiques entre les niveaux supérieurs, intermédiaires et inférieurs, en modélisant la biomasse acoustique dans les zones épipélagiques, mais également mésopélagiques. Ces données pourraient également être utilisées pour alimenter des modèles comme SEAPODYM, dont les groupes trophiques se distinguent par leur distribution verticale et leur comportement migratoire, des paramètres mesurables par acoustique.

Si des liens sont établis entre ces différents groupes trophiques, il serait possible de proposer des cartographies englobant l'ensemble des dynamiques physiques et biologiques, du phytoplancton au micronecton, jusqu'aux prédateurs supérieurs. Cependant, cela constitue une difficulté majeure, car chaque groupe trophique réagit de manière différente aux variations spatiotemporelles de son environnement (Koubbi et al., 2011a).

Organismes mésopélagiques et prédateurs

Comme nous l'avons observé, une Aire Écologique Significative pour les prédateurs supérieurs (AES ; Hindell et al. 2020) englobe la chaîne d'îles subantarctiques de l'océan Indien. Nos recherches ont montré que les AES couvrent des zones où la rétrodiffusion acoustique à 18 kHz est plus importante qu'à 38 kHz. Il semble que ces émissions soient principalement liées au micronecton, notamment aux poissons mésopélagiques de la famille des Myctophidea, qui sont notamment des proies ciblées par les femelles éléphants de mer (Southern Elephant Seal, SES) de la colonie de Kerguelen. Afin de mieux comprendre le régime alimentaire de ces prédateurs, il serait envisageable de prédire les paysages acoustiques rencontrés par les SES lors de leurs trajets. Ces animaux sont des candidats idéaux, équipés de balises (GPS, CTD,

accéléromètre) permettant d'étudier des zones sous-échantillonnées en profondeur (Roquet et al., 2009) et d'obtenir des métriques comportementales des éléphants de mer, y compris leurs déplacements et leurs comportements de plongée (Godard et al., 2020). Étant donné que ces animaux ont des comportements de chasse qui changent en fonction des domaines océanographiques rencontrés (Fonvielle et al., 2023), il serait possible de reconstruire le champ de ressources en micronecton et de prédire les paysages acoustiques à partir de la cartographie proposée dans le Chapitre 4. Sous chaque localisation de l'individu, un profil acoustique est estimée (Figure 5.3). Ces densités prédites en fonction de la profondeur pourraient conduire à une étude comparative entre les patterns comportementaux des SES à l'échelle régionale et les différents échobiomes qu'ils traversent. Il serait alors possible de comparer l'évolution de la structuration mésopélagique -à plusieurs fréquences- avec leurs tentatives de capture de proies. Cette approche pourrait être pertinente à l'échelle régionale mais ne permettra cependant pas d'aborder les patterns à (sub-)mésoséchelle puisqu'ils ne sont pas inclus dans l'approche statistique du Chapitre 4, notamment dû au nombre et à la résolution spatiotemporelle de nos données.

Durant cette thèse, j'ai été impliqué dans la co-supervision de travaux de recherche de Master 2, portant sur l'utilisation du microsonar (échosondeur à haute fréquence inclus dans une balise) en tant qu'instrument complémentaire pour décrire les écosystèmes mésopélagiques. Depuis 2017, les SES sont équipés d'un microsonar, qui permet de détecter des cibles devant l'animal lors de ses plongées (Goulet et al., 2019). L'extraction de ces cibles a permis d'identifier des patterns biologiques, allant même jusqu'à mettre en évidence des patterns de cycle nyctéméral (Tournier et al., 2021). Cependant, il demeure une incertitude sur l'interprétation du signal et les cibles potentiellement détectées. Afin de mieux les caractériser, nous avons mis en place lors de la campagne THEMISTO 2022 un protocole visant à comparer les mesures obtenues avec un microsonar, accroché alternativement à un chalut et à une rosette CTD, aux observations du sondeur de coque à différentes fréquences. La combinaison de la prédiction des paysages acoustiques, du comportement des SES (profondeur des tentatives de capture), ainsi que de la détection de cibles par le microsonar, permettrait d'étudier si les SES ciblent effectivement des couches de rétrodiffusion, des cibles individuelles, ou des proies structurées en patch.

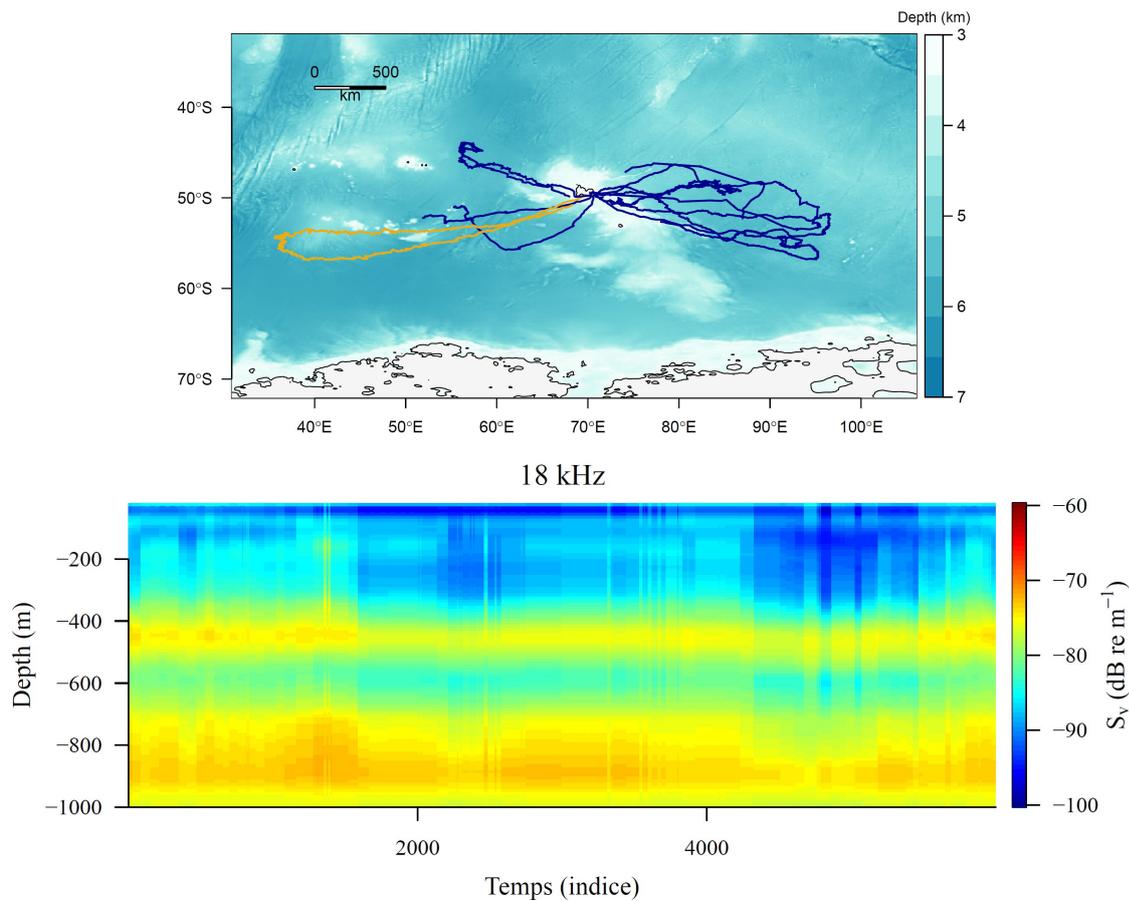


FIGURE 5.3 – Reconstruction des profils acoustiques de jour au 18 kHz (suivant la méthode présentée dans le papier 2) le long d’une trajectoire d’éléphant de mer (trajectoire jaune sur la carte). Ces approches permettent de prédire les paysages acoustiques que l’animal rencontre, et donc les couches de diffusion potentiellement rencontrées. Ce paysage doit évoluer pour tenir compte des variations temporelles et ainsi comprendre le comportement de plongée de l’animal.

Organismes mésopélagiques et phytoplancton

Au cours de ma thèse et en amont pendant mon stage de Master 2, j’ai eu plusieurs occasions d’étudier la distribution des types fonctionnels de phytoplancton (PFT, [Quere et al. 2005](#)), en particulier grâce à l’analyse de données provenant de cytomètres en flux CytoSense (Cytobuoy). Mes contributions ont été valorisées à deux reprises dans des travaux portant sur la dynamique des populations dans deux masses d’eau contrastées de la mer Méditerranée ([Tzortzis et al., 2021](#)), ce qui a permis de calculer le cycle cellulaire des populations dans ces deux systèmes séparés par des fronts modérés ([Tzortzis et al., 2023](#)). Les données de cytométrie en flux permettent de caractériser les particules des échantillons d’eau de mer, en l’occurrence les cellules de phytoplancton, à travers plusieurs variables de rétrodiffusion lumineuse. L’analyse de ces données est souvent chronophage (avec plusieurs centaines de fichiers et différents protocoles d’échantillonnage) et leur classification peut parfois présenter des variations en fonction de l’expert traitant l’information.

Pour répondre à cette problématique, j'ai également contribué à l'automatisation du traitement des données de cytométrie en flux en utilisant un réseau de neurones, ce qui a permis d'accélérer le traitement des données et de le rendre potentiellement plus objectif (Fuchs et al., 2022). Le développement de cet algorithme a également permis l'encadrement d'un stage de M1, auquel j'ai pu participer.

Une perspective intéressante serait d'étudier la répartition des différents types fonctionnels de phytoplancton en lien avec les échiobiomes identifiés dans la zone d'étude, reflétant des densités différentes en surface et en profondeur. Cette région offre un environnement d'étude propice car on observe des différences notables de population de phytoplancton entre le Gyre oligotrophe de l'océan Indien Sud, appauvri en nutriments et dominé par le pico-phytoplancton, et l'océan Austral où prédomine le microphytoplancton, en particulier les diatomées lors des périodes de bloom (Naik et al., 2020).

Des études antérieures ont montré une corrélation positive entre les densités acoustiques à 38 kHz dans la zone mésopélagique et la production primaire déduite des observations satellites (Irigoien et al., 2014). Néanmoins, nos résultats suggèrent qu'il est essentiel d'examiner les relations entre la production primaire avec d'autres fréquences acoustiques, et avec les communautés de phytoplancton. Cette perspective a été rendue possible par l'installation d'un cytomètre en flux sur le Marion Dufresne dans le cadre du programme MAPIO en 2020. À titre préliminaire, l'application du réseau de neurones convolutifs (Fuchs et al., 2022) aux données de cytométrie en flux de la campagne SWINGS m'a permis de superposer la distribution des différentes catégories de phytoplancton en fonction du changement de dominance acoustique à large échelle (Figure 5.4). Cette approche permettrait d'établir des liens trophiques *in situ* et à haute résolution dans des zones contrastées, potentiellement affectées par le changement climatique. Ce dernier est susceptible d'impacter les réseaux trophiques de l'océan Austral en influençant les communautés de producteurs primaires, mais les implications de ces changements sur les populations animales et les services écosystémiques sont incertains (Trebilco et al., 2020).

Ce travail revêt une importance accrue à l'heure actuelle, car des changements dans les communautés de phytoplancton en Antarctique sont déjà observés (Henley et al., 2020). Par conséquent, ces relations serviraient de base pour anticiper les évolutions futures de ces liens trophiques, car les changements climatiques qui affectent l'environnement marin et les habitats biotiques ont le potentiel d'entraîner des modifications dans les niveaux trophiques par des mécanismes de type bottom-up, affectant

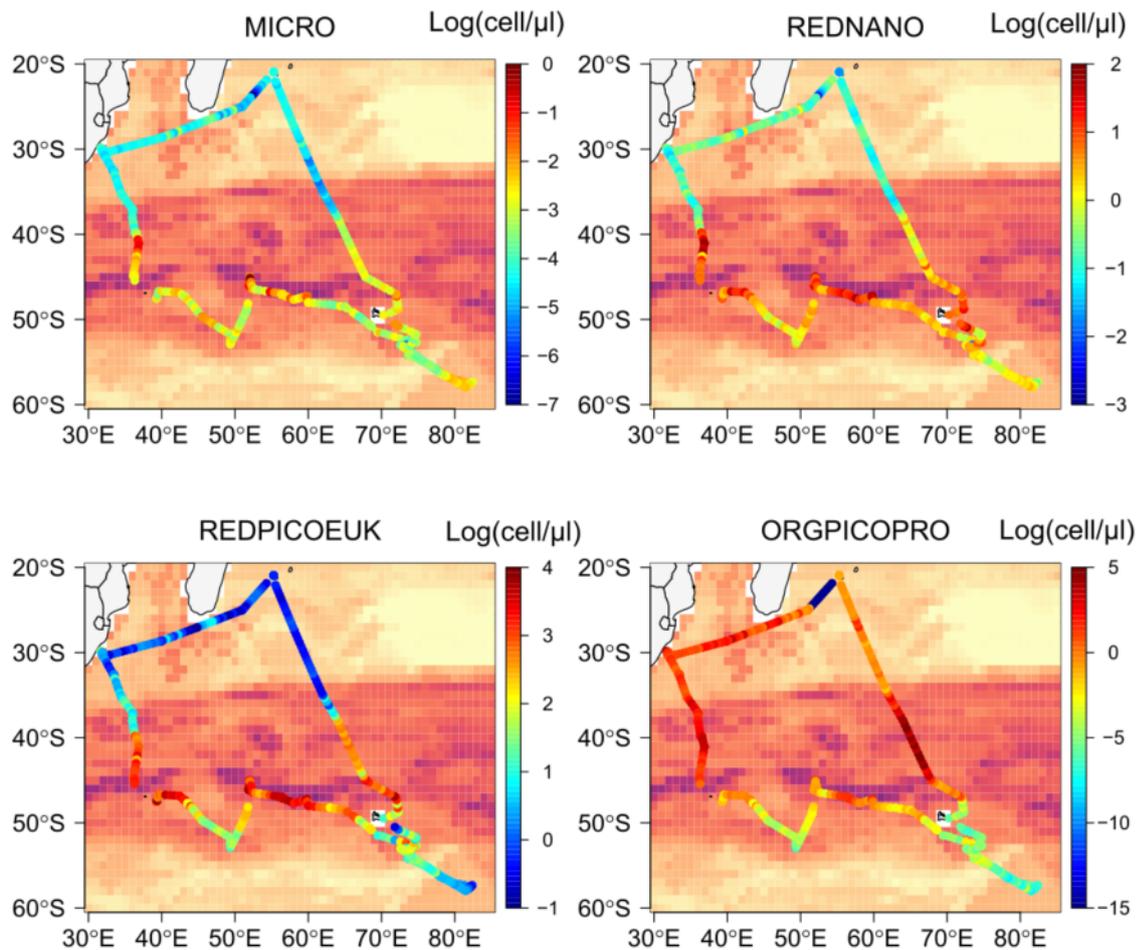


FIGURE 5.4 – Superposition de l’abondance de quatre groupes fonctionnels de phytoplancton avec une biomasse acoustique, intégrée entre 0 et 1000 m, détectée à 18 kHz (carte de NASC similaire à la carte présentée Figure 4.3).

les assemblages du phytoplancton et des niveaux trophiques supérieurs (Deppeler and Davidson, 2017; Krumhardt et al., 2022). L’étude de ces populations de phytoplancton pourrait également être effectuée dans les zones localement fertilisées par le fer comme proches de sources hydrothermales (Sergi et al., 2020; Ardyna et al., 2019) ou à proximité du bloom de Kerguelen (Blain et al., 2007), qui pourrait subir des perturbations majeures suite à la fonte du glacier de Kerguelen (programme MARGO, PI : S. Blain, campagne de février 2024).

5.2.4 Dynamique à fine échelle

Dans cette thèse, nos études se sont principalement concentrées sur la typologie à l’échelle régionale afin de proposer une classification de la région, en examinant les avantages d’une approche multifréquence. Cependant, une échelle d’étude qui n’a pas été abordée ici est la variabilité à fine échelle, qui constitue un puissant vecteur

d'énergie dans l'océan (McWilliams, 2016) et a donc un impact considérable sur la biologie (Lévy et al., 2018). Les variations à fine échelle ont un impact sur le phytoplancton, ce qui a des répercussions sur la distribution des prédateurs (Della Penna et al., 2015). De plus, différentes études (Figure 5.5) ont démontré l'impact des structures frontales dérivées d'observations satellites (liées à la présence de fronts lagrangiens) sur la biomasse de poissons (Baudena et al., 2021), ainsi que l'influence des cœurs des tourbillons et des eaux environnantes à des échelles inférieures à 10 km sur la structuration verticale du micronecton (Della Penna et al., 2022). Ces avancées technologiques offrent de nouvelles perspectives pour les études à fines échelles du couplage physique-biologie dans l'océan.

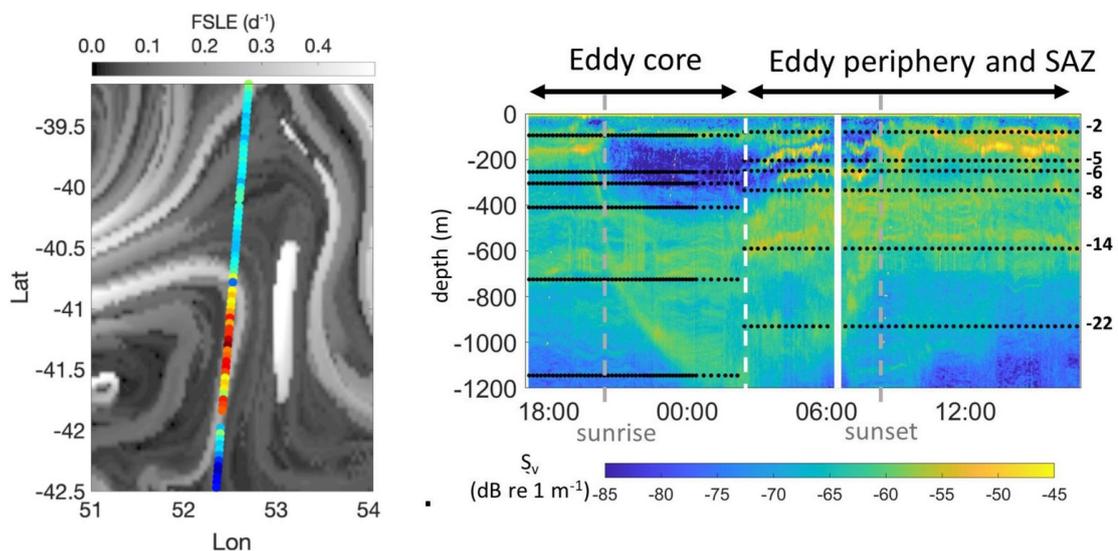


FIGURE 5.5 – Gauche : Vue intégrée de la concentration acoustique de poisson superposée à des structures *Finite Size Lyapunov Exponent* (Baudena et al., 2021). Droite : échogramme de 24 heures montrant la distribution verticale du micronecton dans le cœur du gyre, sa périphérie et les eaux environnantes (Della Penna et al., 2022).

Dans ce contexte, l'utilisation des données collectées par le programme THEMISTO, combinées à des données satellites, permettrait d'analyser comment les structures à fine échelle influencent la distribution des écosystèmes mésopélagiques dans le temps et dans l'espace. Cela serait particulièrement pertinent dans les zones frontales de l'océan Austral, où les interactions entre le courant de retour des Aiguilles, le front Subtropical et le front SubAntarctique génèrent une branche intense du courant circumpolaire antarctique se déplaçant vers l'est, caractérisée par des structures méso-échelles dynamiques et des concentrations élevées en chlorophylle. Cette perspective est particulièrement intéressante suite au lancement du satellite *Surface Water and Ocean Topography* (SWOT), qui ouvre de nombreuses opportunités en écologie marine (d'Ovidio et al., 2019). SWOT, lancé en décembre 2022, est consi-

déré comme une véritable révolution pour l’océanographie en raison de sa résolution spatiale 10 fois supérieure à l’altimétrie actuelle (Morrow et al., 2019). Cette résolution ouvre la possibilité de réexaminer l’ensemble des travaux portant sur les études de fine échelle. Il sera également envisageable de coupler ces données avec celles provenant de satellites à très haute résolution permettant de suivre la concentration de chlorophylle à la surface de l’océan (comme Sentinel-3). Associer ces données à des mesures *in situ* (par exemple, issues du consortium SWOT-ADopt-a-Crossover, SWOT-AdAC <https://www.swot-adac.org/>), ouvrira la voie à des analyses approfondies des réseaux trophiques intermédiaires.

5.3 Conclusion

La structuration de l’écosystème mésopélagique dans la région contrastée de l’océan Indien Sud est le résultat de nombreux processus physiques, biogéochimiques et écologiques se produisant à différentes échelles spatiotemporelles. La riche biodiversité composant les niveaux trophiques intermédiaires nécessite l’utilisation d’une gamme variée d’instruments pour examiner leur dynamique respective. Parmi ces outils, l’acoustique active permet l’étude instantanée de la distribution verticale des organismes entre la surface et 1000 mètres de profondeur, bien que sa capacité à refléter les variations de communautés soit limitée (Dornan et al., 2019). Cette thèse met en évidence l’importance de l’utilisation de fréquences multiples et d’outils d’analyses adaptés pour en obtenir le plein potentiel d’information, afin d’atténuer cette limitation. En particulier, nous avons souligné l’impact de l’utilisation des fréquences de 18 et 38 kHz sur l’évaluation de la biomasse et la structure de l’écosystème mésopélagique. Ces observations s’avèrent également précieuses pour les modèles d’écosystèmes qui souffrent du manque de données *in situ* (Handegard et al., 2013).

Nous avons également montré que la structuration des écosystèmes marins est principalement influencée par le processus de migration nyctémérale. Prendre en compte cette variabilité temporelle revêt une importance cruciale pour la compréhension des schémas de distribution spatiale de la communauté mésopélagique, tant pour la recherche que pour la conservation. Au-delà de la complexité causée par la migration verticale pour l’identification des schémas de distribution spatiale, il est possible qu’elle puisse en réalité faciliter leur classification (Handegard et al., 2013). Pour cela, il est nécessaire d’appliquer des outils adaptés à l’étude de ces bases de données potentiellement très larges et complexes. Dans cette optique, les méthodes

d'analyse fonctionnelle proposées et développées dans cette thèse se montrent particulièrement efficaces pour aborder la dynamique en 4 dimensions de ces systèmes. Combiner avec des méthodes de prédiction (e.g. forêts aléatoires) et de classification (ou inversement) ces méthodes sont efficaces pour faire de la biogéographie, dont les applications en conservation marine sont importantes. Ces méthodes ont aussi le potentiel d'automatiser le traitement de la donnée acoustique, qui peut être chronophage, ainsi que de proposer des analyses objective de classification. D'autres approches, comme les réseaux de neurones, permettraient également de démêler des dépendances plus complexes des bases de données acoustiques (Bianco et al., 2019). Ces approches pourront également faciliter le traitement des données et prévenir leur dégradation, par exemple en identifiant ou détectant les doubles échos provenant du fond. Notons qu'il est essentiel de prêter une attention particulière à l'acquisition de données acoustiques, notamment dans des régions aux conditions météorologiques difficiles (Jech et al., 2021) et de promouvoir la standardisation de l'acquisition pour une meilleure interopérabilité et comparabilité des bases de données internationales. Enfin, nous pouvons souligner que les bases de données THEMISTO offrent une opportunité d'étudier de nombreuses questions écologiques en suspens. Plus spécifiquement, l'analyse de la variation interannuelle depuis 2016 (et depuis 2013 en intégrant les données de MYCTO-3D-MAP) pourrait permettre d'identifier les réponses des communautés mésopélagiques à la variabilité, aux événements environnementaux et potentiellement au changement climatique. Les mesures simultanées des communautés phytoplancton, d'acoustique multifréquence et de zones d'alimentation de prédateurs supérieurs permettraient le suivi des écosystèmes dans le temps. En particulier, cela permettra d'étudier les impacts du changement climatique, susceptibles de conduire à une restructuration de la composition de la communauté du phytoplancton, avec des répercussions potentielles pour l'ensemble des écosystèmes de l'océan Austral (Krumhardt et al., 2022) .

Pour conclure, nous pouvons évoquer que l'intégration des données de THEMISTO avec d'autres instruments d'observations complémentaires, tels que les chaluts, l'ADN environnemental et les capteurs de bioluminescence, permettra d'obtenir un faisceau d'information et une vision globale afin d'améliorer notre compréhension de la dynamique des écosystèmes (mésopélagiques).

Chapitre 6

Annexes

Supplementary Material Chapter 3

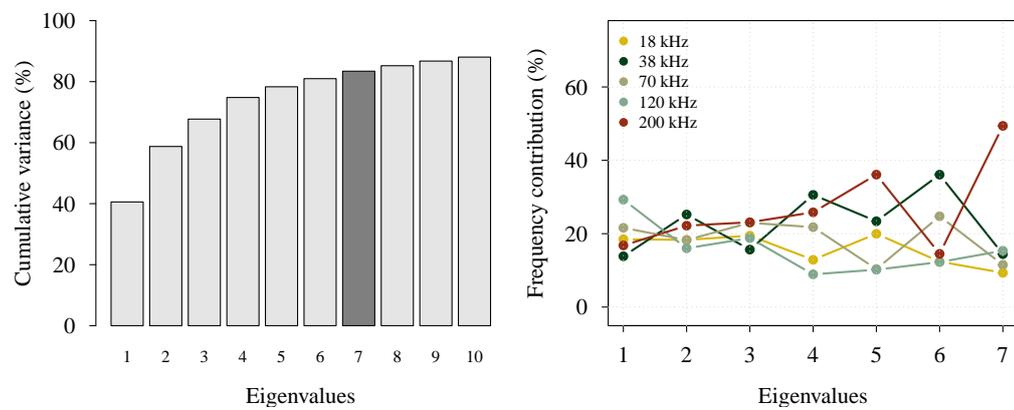


FIGURE S1 – Results of the mfPCA performed on acoustic data in 2022. (Left) Cumulative percentage of variance explained by the 10 principal eigenvalues (the first seven add to 83.43 % of total inertia). (Right) Percentage of contributions of each frequency to the eigenvalues.

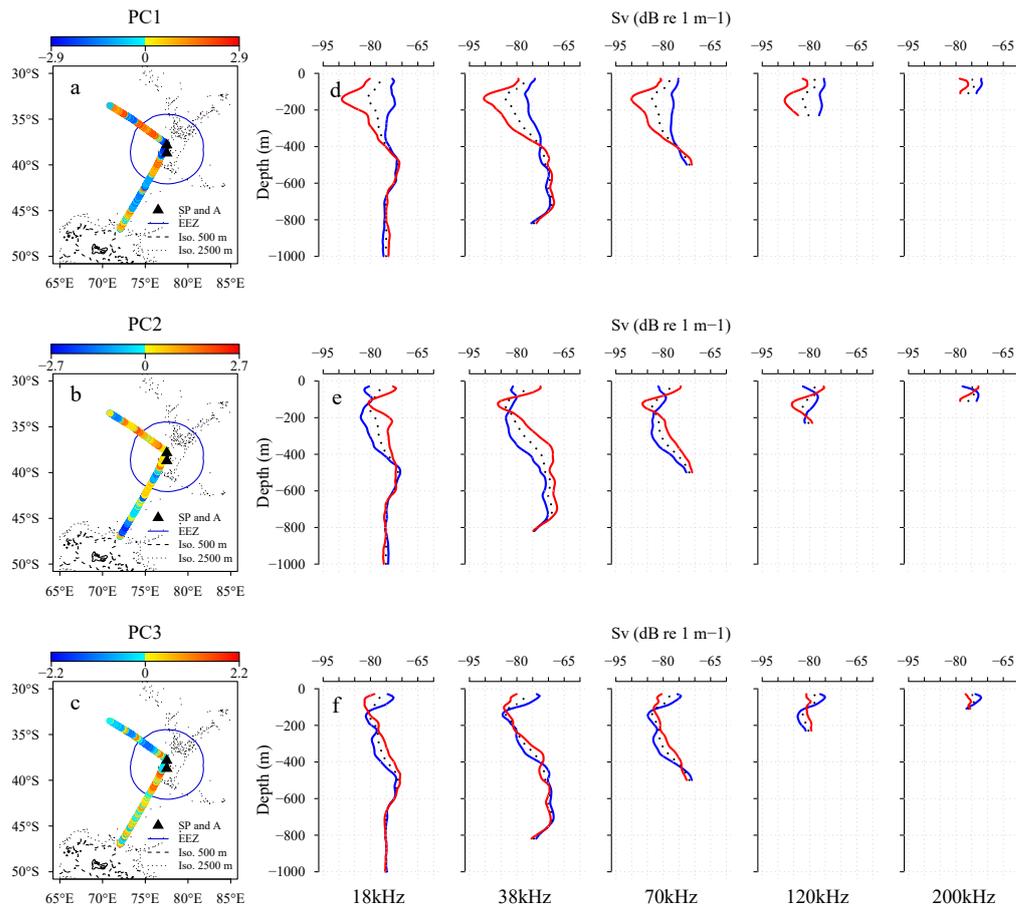


FIGURE S2 – Results of the mfPCA performed on acoustic data in 2022. The three lines of panels correspond to the three first modes of variability. The left panels (a, b, c) display the spatial distribution of PC1, PC2 and PC3 along the ship trajectory while the right panels (d, e, f) show the deformation of the five mean profiles (black dotted line) associated with the corresponding vertical mode (VM). For a given line of panels, colors in the map match with the coloured profiles on the right side. The color bar above each spatial panel is adjusted to the range of the corresponding PC. Bathymetry line at 500 and 2500 m surround the Kerguelen archipelago and Saint-Paul (SP) and Amsterdam (A) Islands. The blue circle define the Economic Exclusive Zone (EEZ).

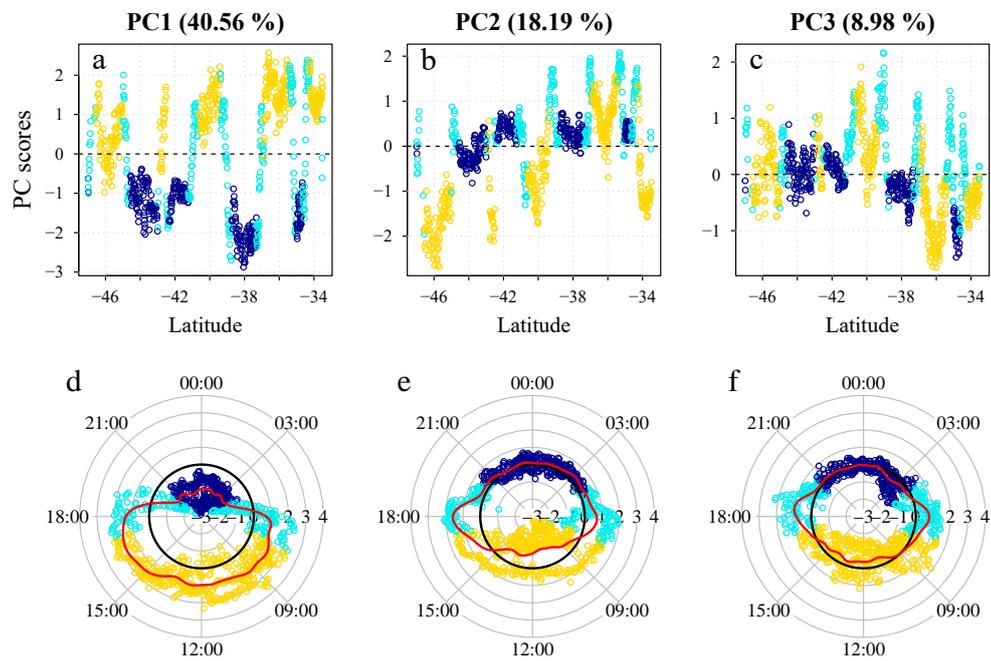


FIGURE S3 – Results of the mfPCA performed on acoustic data in 2022. Projection of PC1 (**a**, **d**), PC2 (**b**, **e**) and PC3 (**c**, **f**) along latitudinal (top) and diel (bottom) variations. Yellow, cyan and dark blue dots correspond to day, twilight and night period (respectively) defined with the solar elevation. For both latitudinal and diel panels, the y-axis corresponds to the scores of the PC. For diel variability, the time is in UTC+5 (local time) and PC score scales are read horizontally ([-3;4]) from the center to the edge of the circles. The solid red line is the Local-Linear estimator for circular-linear data. The dashed black line (top panels) and the solid black line (bottom panels) highlight the 0-isoline.

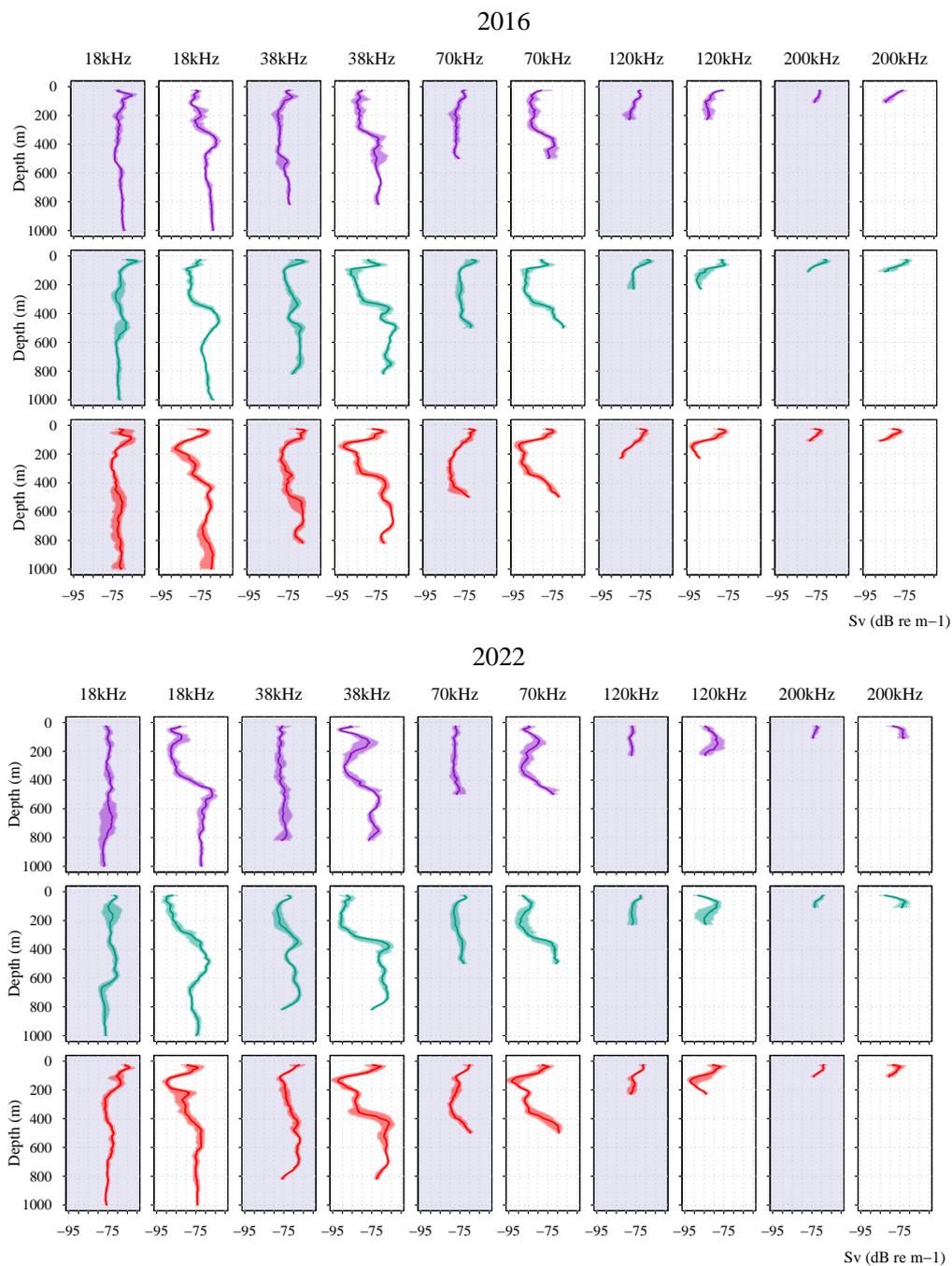


FIGURE S4 – Median acoustic profiles (solid lines) computed for each frequency (columns) according to the environmental-acoustic region (colors) and the day or night period (blue vs white shade). The envelopes contain 50 % of the profiles, delimiting the interquartile range. Top panels corresponds to 2016 and bottom panels to 2022.

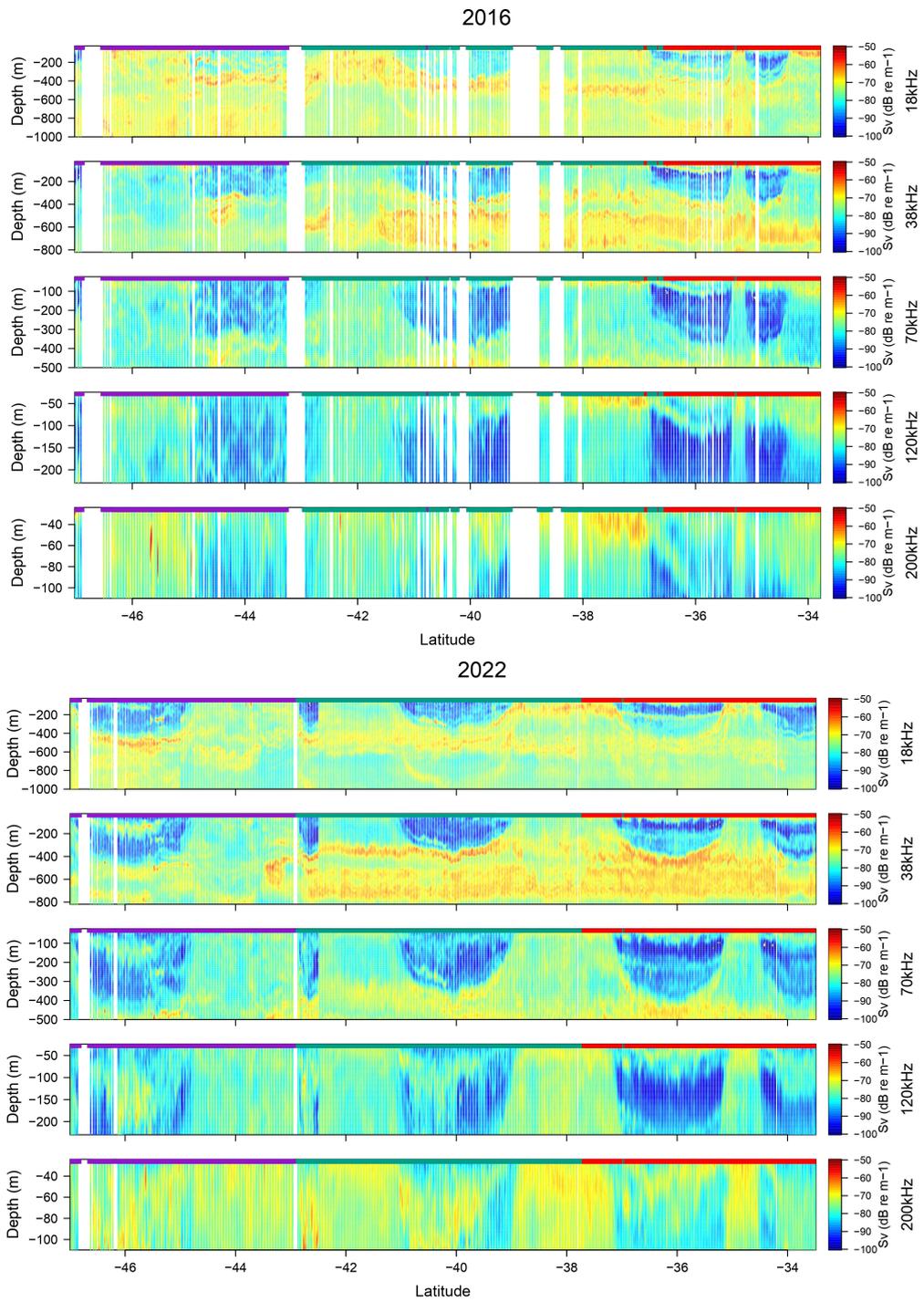


FIGURE S5 – Cruise 2016 (top panels) and 2022 (bottom panels). Latitudinal echograms from low to high frequencies (18, 38, 70, 120 and 200 kHz). Environmental-acoustic regions are indicated at the surface ($z = 0$). The colour scale is equal among all frequencies and increases from blue ($-100 S_v$) to red ($-50 S_v$).

Supplementary Material Chapter 4

We provide supplementary details on the methodology and intermediate results for modelling the vertical distribution of backscatter across the contrasted Southern Indian Ocean and the Southern Ocean, using multifrequency acoustic data. We first detail the analysing of *in situ* acoustic observations, through the use of functional data analysis and clustering methods. Second, we detail the backscatter modelling using Random Forest with environmental variables as predictors.

Analysing *in situ* acoustic observations

The first section of the statistical workflow is shown [Figure S1](#) and detailed hereafter.

1. Acoustic observation analyses

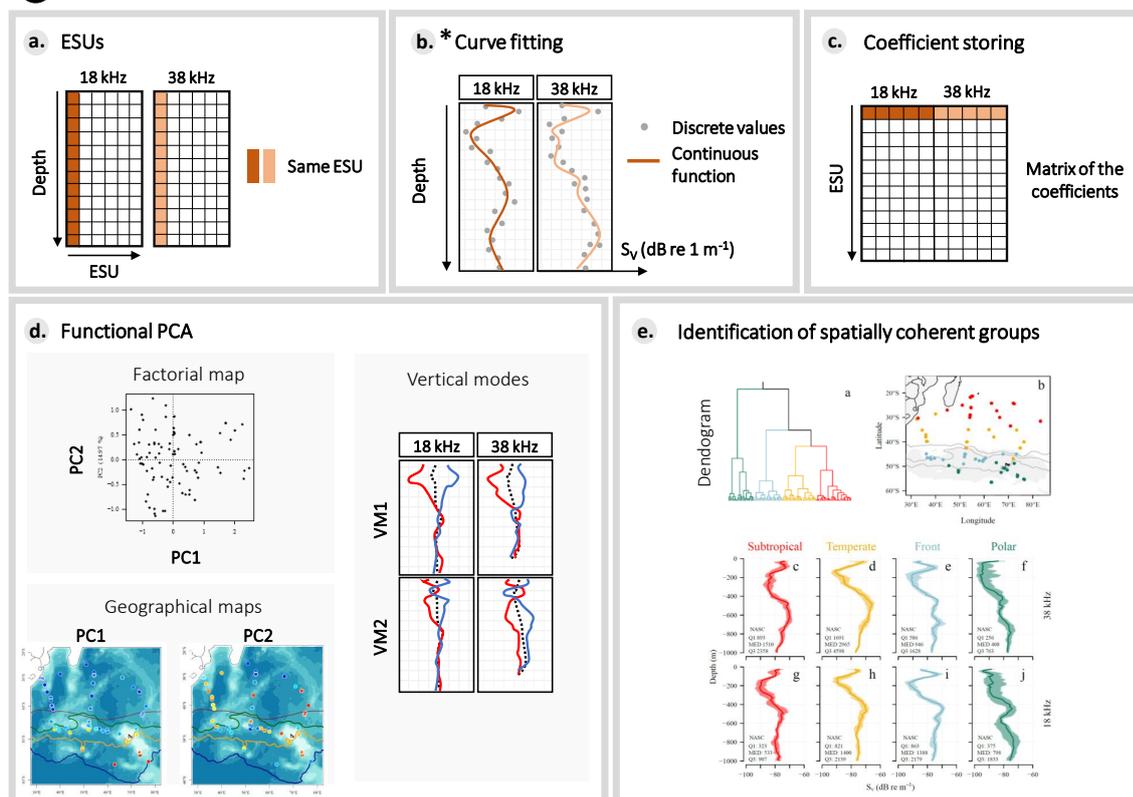


FIGURE S1 – Workflow associated with the analysis of acoustic observations (ESU). (a) An acoustic observation is defined as the combination of simultaneously-emitted 18 and 38 kHz profiles. (b) The profiles are smoothed using 25 B-spline basis functions. (c) The smoothing coefficients from both frequencies are stored in a matrix \mathbf{X} . (d) A multivariate functional Principal Component Analysis is computed on the matrix \mathbf{X} . The resulting new coordinates of the acoustic observations (the principal components, PC) are displayed on a factorial and geographical map. The associated vertical modes (eigenfunctions) indicate the depth maximising variability. (e) Clustering the PCs allows us to identify groups that are spatially coherent and that represent combined vertical structure at both 18 and 38 kHz.

Step a, b. The acoustic observations arrive as a pair of S_v profiles (18 and 38 kHz)

for both the nighttime and daytime datasets. To determine the optimal number of spline functions representing acoustic profiles, we calculated the Krzanowski distance (Krzanowski, 2000) between a reference fPCA (with 70 basis functions) and others fPCA as done in Godard et al. (2020). These distances were computed using the first 10 principal components, which account for approximately $\sim 90\%$ of the variance. The analysis reveals that having fewer than 25 basis functions would affect the results of the fPCA for daytime observations. With 25 basis functions, we achieve a vertical resolution of approximately ~ 40 m, sufficient for resolving the thickness of the backscattering layers allowing to outline the vertical structure of the pelagic fauna in the water column without overfitting the data. This choice also strikes a balance between minimising the quadratic error (the distance between the initial data and smoothed data) and using a reasonable number of basis functions. To analyse the shape of the 18 and 38 kHz profiles and their joint variations, we express the profiles as a linear combination of 25 B-splines functions (Figure S2).

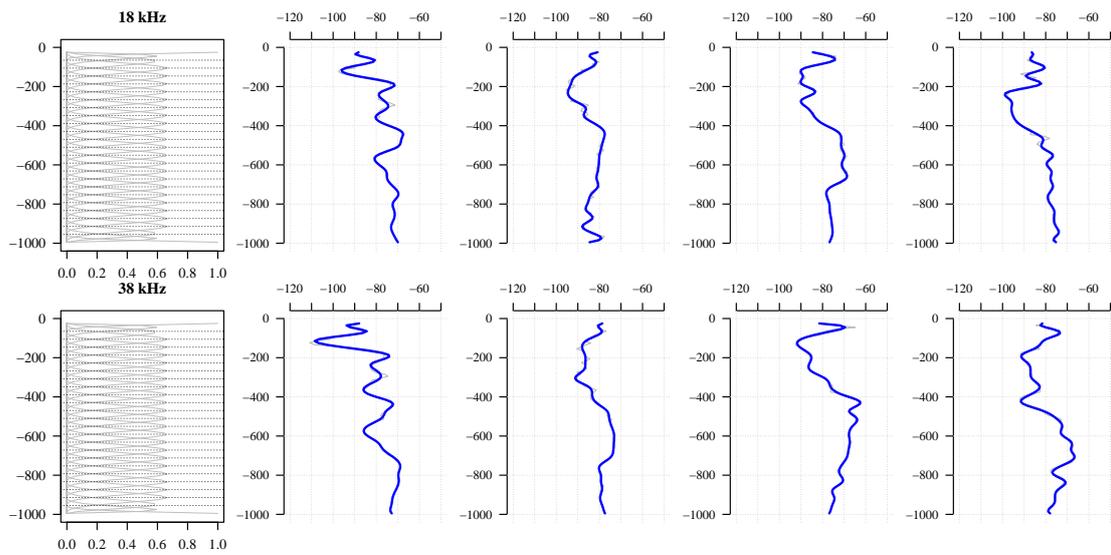


FIGURE S2 – (Top line) 25 B-spline basis system used to smooth the acoustic data at 18 kHz. Four random discrete (grey) and functional (blue) acoustic observations (S_v) at 18 kHz. (Bottom line) Same process at 38 kHz.

Step c, d. The smoothing coefficients are joined end to end in a table of $N \times 2K$, where N is the number of acoustic observations ($N = 98$ for daytime data set and 82 for nighttime) and K the number of coefficients (similar for both frequencies). The mfPCA decomposes the matrix \mathbf{X} in main modes of variability. The 4 first modes of variability accounted for 69 and 73 % of variability for the daytime and nighttime datasets respectively. During daytime, the contribution of the 38 kHz was maximal for the first mode of variability ($\sim 65\%$). Then the contribution decreased at 50 %, then reached ~ 30 % and remained at this level. The 18 kHz completes this

pattern, with low contributions for the first mode ($\sim 35\%$), then increasing to 50 % and $\sim 65\%$ (Figure S3). At nighttime, the first mode is slightly driven by the 38 kHz frequency with $\sim 55\%$. Then, the 18 kHz dominates the second mode with $\sim 60\%$. The contributions from the two frequencies are then similar, with a dominance of 10 units at 38 kHz for the 5th mode.

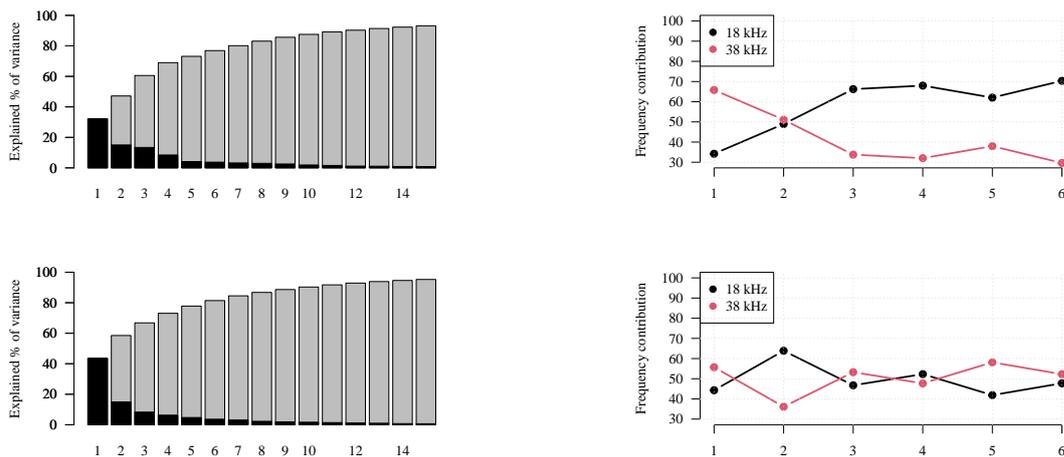


FIGURE S3 – Eigenvalues and frequency contributions to each mode. Top line = daytime ; bottom line = nighttime. To determine the most important modes of variance to be retained in subsequent analyses we applied the broken stick method (R package `PCDimension`, version 1.1.13). The four first modes were kept for further analysis.

The main modes of variability (VM) can be seen as a deformation of the mean profiles. The associated PCs are the uncorrelated linear combinations of the original variables maximising the variance. The PCs correspond to the new coordinates of each observation and indicate the degree of deformation for a given VM (Figure S4). The PCs can be displayed on the factorial and geographical map. **The VMs are computed on the 18 and 38 kHz *in situ* profiles and form a basis on which any combination of 18 and 38 kHz profiles can be projected. This property is used in Section 2.**

Step e. Finally, we cluster the principal components using Ascending Hierarchical Clustering, to identify regions sharing a similar vertical distribution at 18 and 38 kHz for both daytime (Figure 4.2 in main manuscript) and nighttime (Figure S5). The smoothed profiles (expressed as (Mean) Volume backscattering strength, S_v , dB re 1 m^{-1}) were used to compute complementary metrics, following Maclennan (2002) terminology. The S_v profile are converted in Volume backscattering coefficient (s_v) and then in integrated Nautical Area Scattering Coefficient (NASC), indicated at

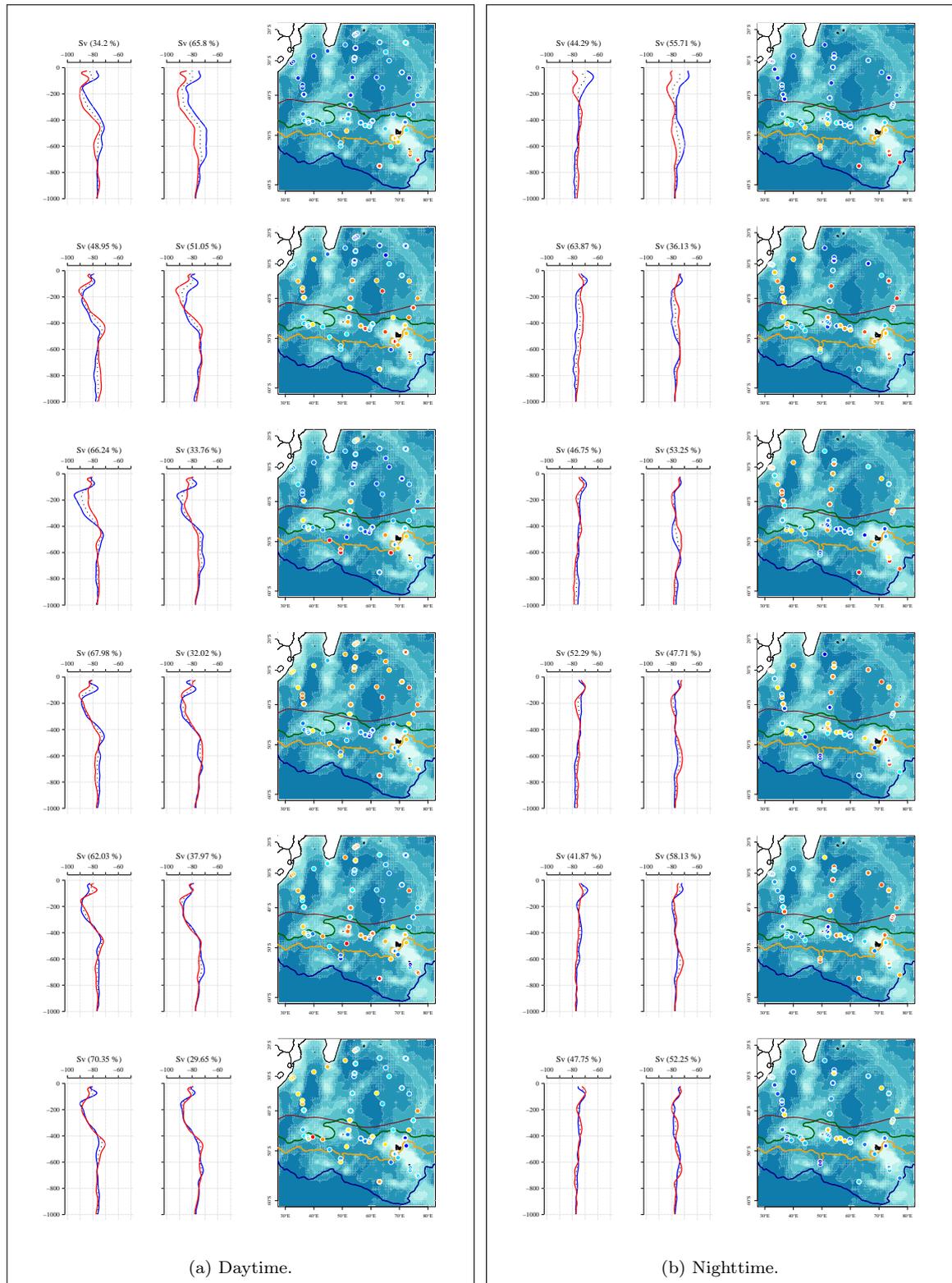


FIGURE S4 – The 4 first vertical modes of variability (eigenfunctions) for each frequency (left = 18 kHz, right = 38 kHz) and their associated principal components projected in the geographical space.

the bottom of the profile, and serving as a proxy for integrated biomass.

$$s_v = 10^{(S_v/10)} \quad (\text{m}^{-1}) \quad (6.1)$$

$$s_a = \int_{-1000}^{-25} s_v dz \quad (\text{m}^2\text{m}^{-2}) \quad (6.2)$$

$$NASC = 4\pi(1852)^2 s_a \quad (\text{m}^2\text{nmi}^{-2}) \quad (6.3)$$

Figure S5 and Figure S6 show the results for the nighttime period. The spatial distribution of the echobiomes are coherent with daytime distribution, but they highlight a clear vertical redistribution of organisms.

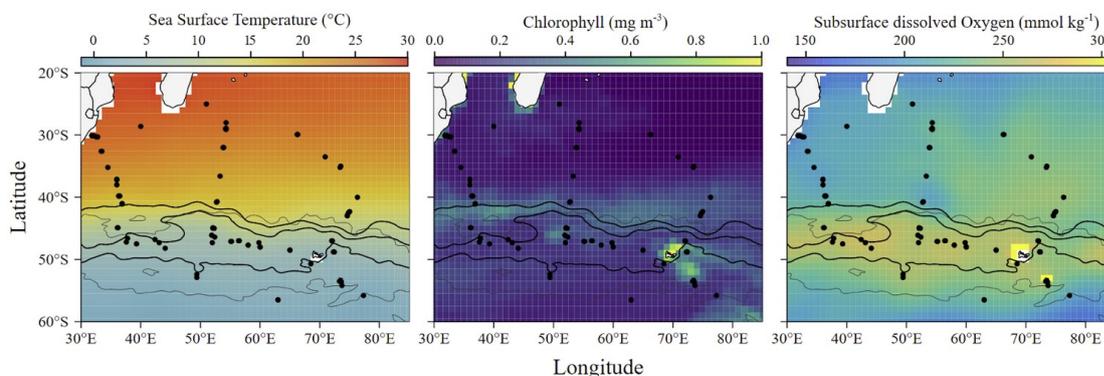


FIGURE S5 – Southern Indian Ocean study area, showing climatologies of sea surface temperature ($^{\circ}\text{C}$), sea surface chlorophyll (mg m^{-3}) and subsurface dissolved oxygen (mmol kg^{-1}). Black dots are nighttime acoustic observations measured during oceanographic stations. The black lines represent, from north to south, the Northern Boundary, the SubAntarctic Front and the Polar Front (Park et al., 2019). The grey envelope in the south part of the area represents the 75th percentile for Areas of Ecological Significance identified using top predator trajectories (Hindell et al., 2020).

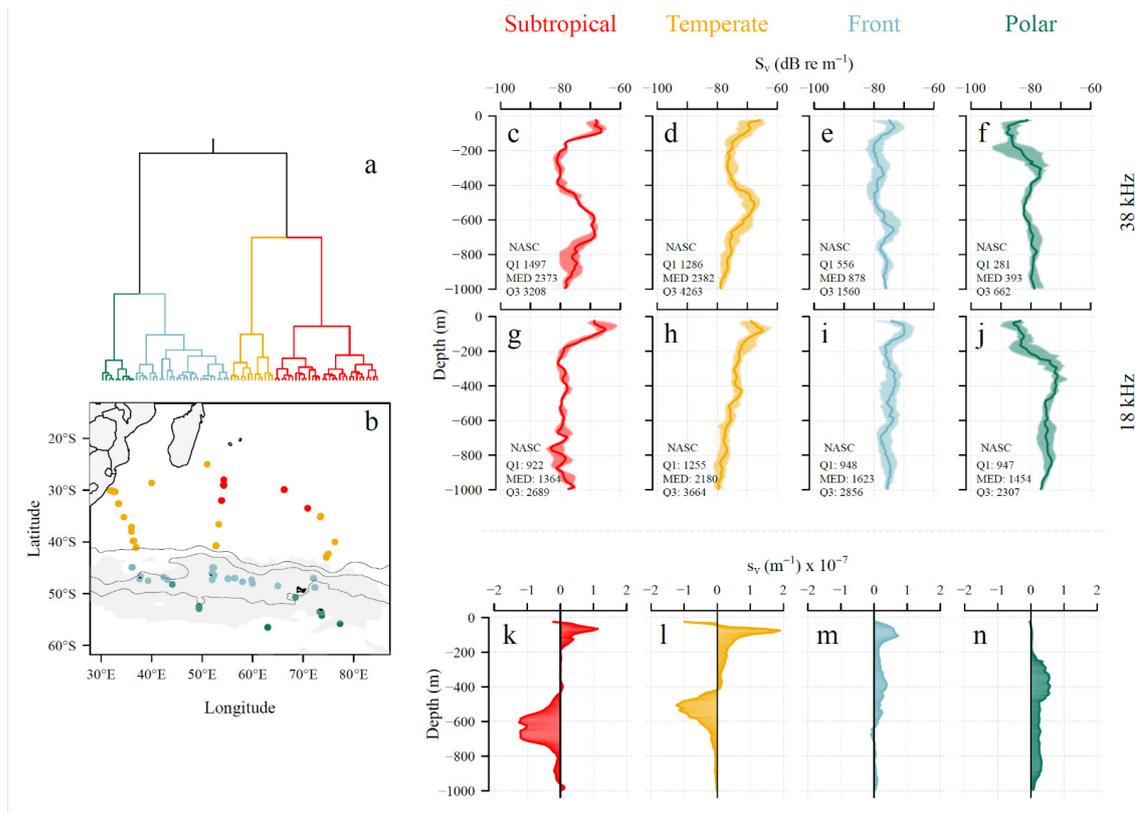


FIGURE S6 – Principal components derived from nighttime acoustic observations were employed to define acoustic seascapes using agglomerative hierarchical clustering (a). The resulting clusters exhibit spatial coherence (b), corresponding to subtropical (red), temperate (yellow), front (blue) and polar (green) regions. Unique joint shape variations are observed at both 38 kHz (c,d,e,f) and 18 kHz (g,h,i,j) frequencies within each acoustic seascape regime. In these subfigures, the median (solid line) and interquartile ranges (shaded) are represented, along with the vertical biomass integration of the three curves (values at the bottom of the profiles). The vertical linear difference between the 18 and 38 kHz profiles (k,l,m,n) highlights the depths where one frequency dominates the other in terms of acoustic biomass within each region. Positive values correspond to the 18 kHz dominance, while negative values correspond to 38 kHz dominance.

Extending *in situ* observation to regional acoustic seascapes

The second section of the statistical workflow is shown [Figure S7](#) and detailed hereafter. Step 2a follows Step 1d ([Figure S1](#)).

2. Predicting acoustic profiles and integrated NASC

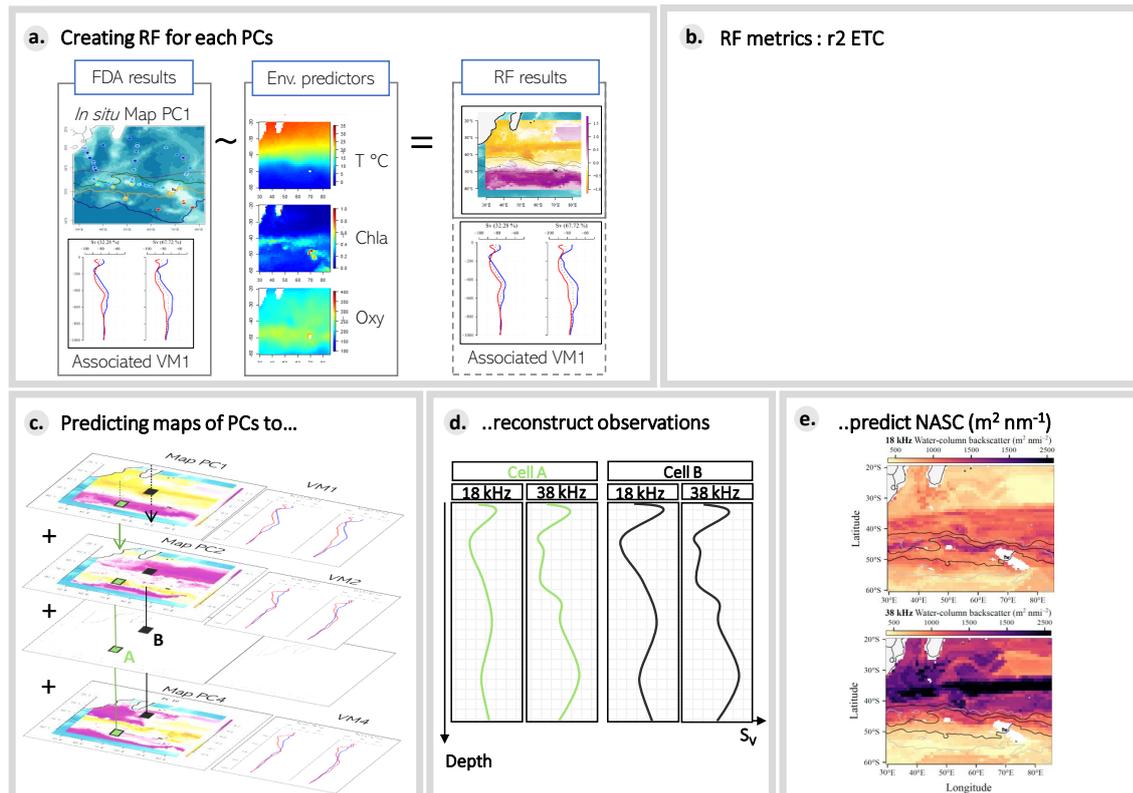


FIGURE S7 – Workflow associated with the extension of projected components scores into distinct echobiomes. (a) Each principal component (PC) associated with a mode of variability is modelled independently using environmental variables as predictors (sea surface temperature, chlorophyll, sub-surface dissolved oxygen). (b) The quality of each model is assessed. (c) The modelling process yields a series of predicted PCs associated with vertical modes of variability. These maps have a variety of applications. (d) The acoustic observations (expressed in S_v) can be reconstructed by summing the VMs weighted by their respective predicted PC values. (f) The combination of step d) and e) allows to reconstruct median (Q1-Q3) profiles in each acoustic seascape. g) Independently of classification results, each predicted S_v profiles can be transformed into NASC to investigate the spatial patterns in integrated biomass.

Step a. Principal components are subsequently projected at the regional scale computing, for each PC, a Random Forest model. This approach entails the modelling of each PC, employing environmental conditions as explanatory variables. To account for the abiotic conditions of the study area, three key environmental parameters are taken into consideration : surface temperature ($^{\circ}\text{C}$), chlorophyll a (mg m^{-3}), and dissolved oxygen ($\mu\text{mol kg}^{-1}$). The subsequent step involves mapping the predicted values at the regional scale, facilitating the identification of spatial patterns closely

associated with the signals of the principal components. It is worth noting that the Random Forest process exclusively pertains to the principal components, leaving the associated vertical modes (eigenfunctions) unaffected. These eigenfunctions provide a basis for profile reconstructions.

Step b. Results of the Random Forest predictions are generated for each principal component, both for daytime and nighttime datasets. To achieve this, a total of eight Random Forest models are computed – one for each component during both daytime and nighttime periods. To ensure the robustness of our models and prevent overfitting, we adopted an efficient hyperparameter tuning strategy. We established a hyperparameter grid, meticulously selecting five key hyperparameters to optimise our models. In our study, we focused on optimising five hyperparameters :

1. The number of trees - balancing the need for error stability with computational efficiency.
2. The number of variables randomly sampled at each split.
3. The number of samples used for training, which, by default, corresponds to 63.25 % of the training dataset to reflect the expected number of unique observations in a bootstrap sample. Deviating from this value can influence training time and introduce various levels of bias.
4. The minimum number of samples within terminal nodes, influencing tree complexity, depth, and intricacy. Smaller node sizes yield deeper and more complex trees, while larger nodes lead to shallower trees. This choice involves a tradeoff between bias and variance, with deeper trees potentially introducing more variance (risk of overfitting) and shallower trees potentially increasing bias.
5. The maximum number of terminal nodes, offering another way to manage tree complexity. More nodes result in deeper, more complex trees, while fewer nodes lead to shallower trees.

Step c. The results of Step a and b are a series of four maps of PCs for both daytime and nighttime ([Figure S8](#)). Each map is associated with a vertical backscatter pattern. For instance, the first map for both daytime and nighttime reflects the latitudinal pattern observed in the vertical redistribution of organisms south of the SubAntarctic Front. Other patterns, such as for the mode 4 and 3 (respectively for daytime and nighttime), can reflect more localised patterns, here namely in the surrounding of the subantarctic islands.

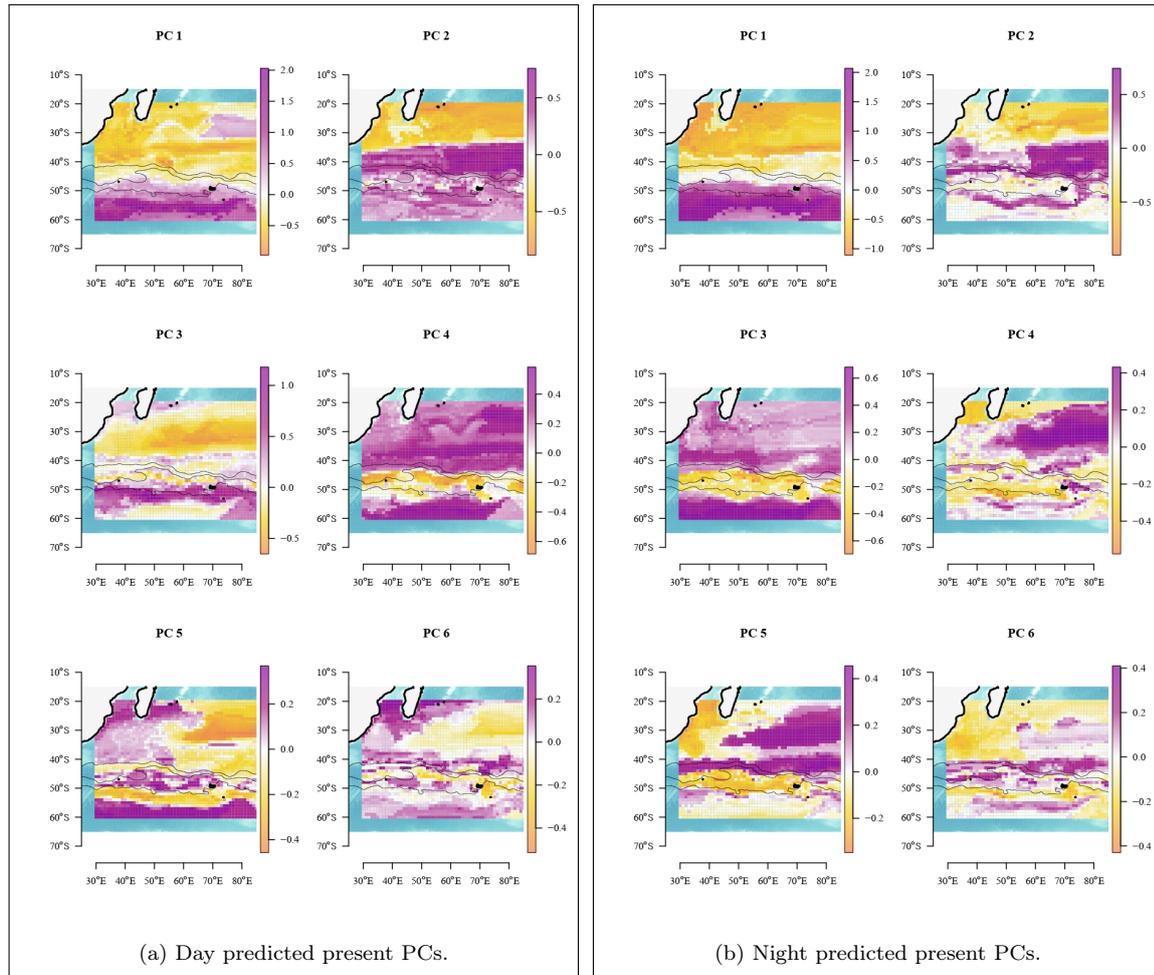


FIGURE S8 – Predicted PC based on present environmental conditions.

Step d, e. The RF models predict PC maps which are associated to previously identified vertical modes (VMs, Figure S7a). Following Pauthenet et al. (2018) terminology, we can then reconstruct a predicted acoustic observation at each grid cell by summing the q first eigenfunctions ($\{xi_k^{P18}(z), xi_k^{P38}(z)\}$) weighted by the predicted principal $y_{n,k}$ components (here $q = 4$) using :

$$\begin{cases} P18_n^{(q)}(z) = \overline{P18}(z) + \sum_{k=1}^q y_{n,k} \xi_k^{P18}(z) \\ P38_n^{(q)}(z) = \overline{P38}(z) + \sum_{k=1}^q y_{n,k} \xi_k^{P38}(z), \end{cases} \quad (6.4)$$

where n is the cell index, $k = 1, \dots, 4$ the mode number, z the depth in m ($z \in [25, 1000]$) and $\overline{P38}$ and $\overline{P18}$ are the mean profiles at 18 kHz and 38 kHz. In the workflow Step e, we illustrate the reconstruction of the 18 and 38 kHz profiles combinations at two distinct cells, highlighting their differences. The correlation between the observed and predicted S_v values, aggregated from various stations,

depths, and cruises at the two frequencies, demonstrates the viability of our approach in predicting backscatter within unsampled regions, sharing similar environmental conditions (Figure S9).

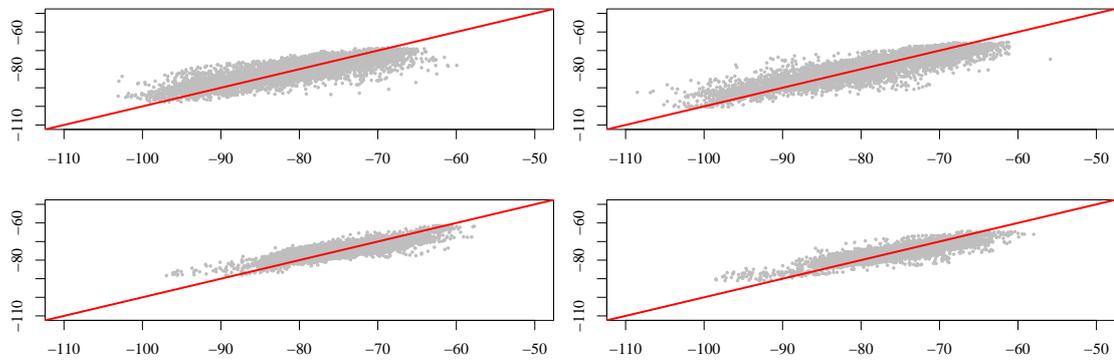


FIGURE S9 – The original S_v vs. the predicted S_v for each frequency (left = 18 kHz, right = 38 kHz) and period (top = day, bottom = night). The data is pulled from all the median profiles at each stations.

Article EMM CCAML



CCAMLR

Commission for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources
Commission pour la conservation de la faune et la flore marines de l'Antarctique
Комиссия по сохранению морских живых ресурсов Антарктики
Comisión para la Conservación de los Recursos Vivos Marinos Antárticos

WG-EMM-2023/57

29 June 2023

Original: English

WG-EMM

Disentangling spatial and temporal patterns from multifrequency active acoustic data reveals pelagic structuring in the eastern sub-Antarctic region

L. Izard, V. Djian, A. Kristiansen, E. Goberville and C. Cotté



This paper is presented for consideration by CCAMLR and may contain unpublished data, analyses, and/or conclusions subject to change. Data in this paper shall not be cited or used for purposes other than the work of the CAMLR Commission, Scientific Committee or their subsidiary bodies without the permission of the originators and/or owners of the data.

Disentangling spatial and temporal patterns from multifrequency active acoustic data reveals pelagic structuring in the eastern sub-Antarctic region

L. Izard^{*1}, V. Djian², A. Kristiansen¹, E. Goberville², C. Cotté¹

[1] Sorbonne Université, CNRS, IRD, MNHN, Laboratoire d’Océanographie et du Climat : Expérimentations et Approches Numériques (LOCEAN-IPSL), Paris, France

[2] CNRS, IRD, CP53, Unité biologie des organismes et écosystèmes aquatiques (BOREA), Muséum National D’Histoire Naturelle, Sorbonne Université, Université de Caen Normandie, Université des Antilles, Paris, France

Contents

1	Introduction	2
2	Material and methods	3
3	Results	5
4	Discussion	8
5	Acknowledgements	12
6	References	12

Abstract

A significant portion of mid-trophic level organisms, including micronekton and macrozooplankton, inhabit the (meso-)pelagic zone (0-1000 m). These organisms play a crucial role in the marine ecosystem and the cycling of biochemical compounds. However, uncertainties remain regarding their global biomass, diversity and spatiotemporal distribution. Previous research has shown that backscatter intensity measured with echosounders, which serves as a proxy for pelagic organism density, can be used for biogeography, revealing distinct echobiomes in marine ecosystems. However, most published studies on acoustic-based biogeography have primarily focused on the 38 kHz, leaving the large-scale and regional distribution of multifrequency backscatters relatively unknown. As the detection of organisms is frequency dependent, analyzing a single frequency might not adequately capture changes in pelagic community composition. Here, to investigate the distribution of pelagic fauna in the eastern sub-Antarctic pelagic region through acoustic data, we propose considering the joint variation of multiple acoustic frequencies. We analyzed multifrequency acoustic data collected at 18, 38, 70, 120, and 200 kHz during the GEOTRACES SWINGS GS02 - THEMISTO cruise (2021), crossing the subtropical Southern Indian Ocean and the subantarctic Southern Ocean. Our findings indicate that while the 38 kHz exhibited spatial patterns consistent with previous literature, other frequencies did not display such pronounced responses to various oceanic areas and fronts. These results will contribute to a better understanding of the distribution of pelagic fauna in these diverse biogeochemical regions and of the response of pelagic biomass to climate change. As the effects of climate change begin to emerge from decade-long oceanographic databases, we strongly encourage continued acoustic monitoring of this region.

Keywords: pelagic community, multifrequency active acoustic, echobiomes, mesopelagic zone

1 Introduction

Pelagic organisms can be sparsely distributed and elusive, evolving at important depths (pressures up to 100 atmospheres) which poses methodological challenges for sampling and analysis (Martin et al., 2020). In addition to net sampling, echosounders are active acoustic devices commonly used in marine science to study the distribution and abundance of organisms in the water column (Benoit-Bird et al., 2016). These devices offer high-resolution information throughout the water column, reaching depths of up to 1000 m. As the acoustic signal propagates through the water column, it interacts with various targets. Part of the signal is scattered back to the echosounder, and this backscattered sound carries information about the characteristics of the targets encountered. A wide panel of species can be studied with active acoustics, including zooplankton, gelatinous organisms, fish, squid and up to higher trophic levels such as marine mammals and seabirds (Benoit-Bird et al., 2016). The high-frequency continuous data acquisition allows for detecting sound scattering layers (SL) of organisms in the ocean with a sufficient resolution to monitor multiscale vertical and horizontal changes in relation to oceanographic conditions.

Numerous studies have documented the changes in the vertical distribution of backscatter across different oceanographic basins (e.g., Klevjer et al., 2016; Behagle et al., 2016) suggesting the adaptation of the scattering community to environmental drivers. Backscatter levels were also found to be correlated with environmental parameters (e.g. Proud et al., 2017; Receveur et al., 2020; Ariza et al., 2022) leading to spatial modelisation of acoustic signals. Such relations can lead to the biogeography of backscattering vertical distribution. A recent global classification of the acoustic seascape has been proposed in the global ocean, introducing the terms of ‘echobiomes’, i.e., regions sharing similar sound-scattering communities and vertical distribution of backscatter. In the eastern sub-Antarctic region, three distinct echobiomes were identified (Subtropical, Temperate, and Subpolar), characterized by a specific day and night mean vertical structure at 38 kHz (Ariza et al., 2022). However, different types of organisms will exhibit distinct frequency responses (Lavery, 2007; Benoit-Bird and Lawson, 2016). Therefore, mono-frequency studies may have limitations in capturing the variations in community composition. Such could be the case for polar environments (Dornan et al., 2019) when considering the crossing of the Sub-Antarctic Front (SAF) which can act as a barrier for fish and mesopelagic fish larvae dispersal (Koubbi, 1993; Koubbi et al., 2011).

Here, benefiting from the THEMISTO program (Toward Hydroacoustics and Ecology of Mid-trophic levels in Indian and Southern Ocean, PI C. Cotté) and the GEOTRACES SWINGS GS02 - THEMISTO cruise (Fig. 1), we propose to identify echobiomes based on multiple frequencies acoustic data describing acoustic assemblages, aiming at covering a larger spectrum of the pelagic scattering fauna. We use a combination of Functional Data

Analysis (FDA) with predicting (RandomForest) and classification (Ascending Hierarchical clustering) methods. This approach shows promising results, allowing the identification of spatio-temporal coherent acoustic landscapes sharing similar vertical distribution of scattering layers (referred to hereafter as echobiomes, Ariza et al., 2022). With this approach, we intend to investigate the control of the oceanographical conditions on the spatiotemporal vertical distribution of backscatter across contrasted oceanic provinces.

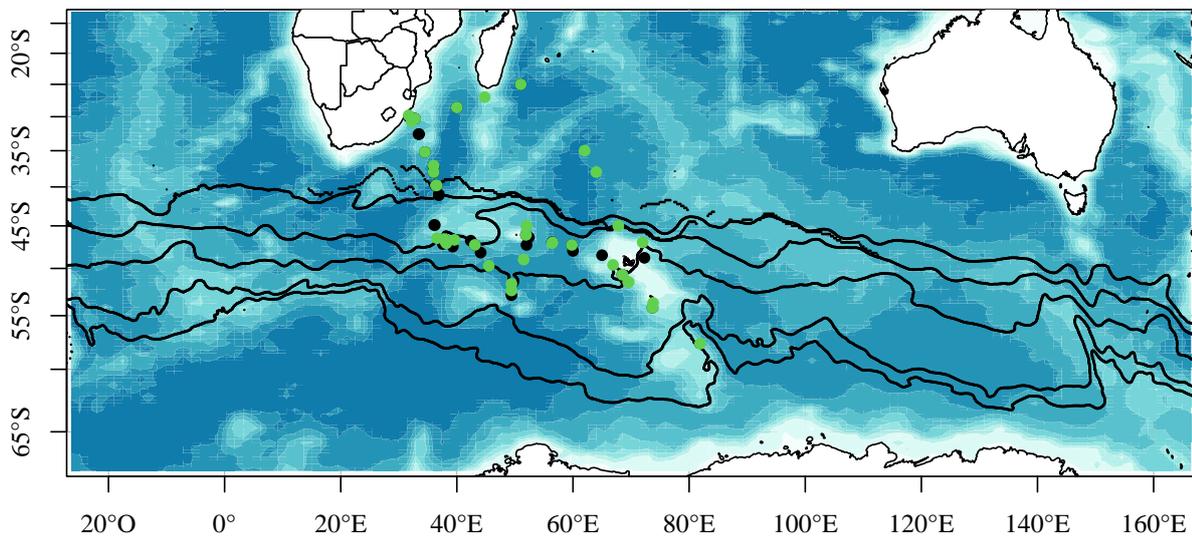


Figure 1: Sampling stations during the GEOTRACES SWINGS GS02 - THEMISTO cruise. Black circles are associated with nighttime while green circles are associated with daytime. The Southern Ocean fronts are shown in black. From north to south: Dynamical Subtropical Front (Graham and De Boer, 2013), Northern Boundary, Subantarctic Front, Polar Front, Southern Antarctic Circumpolar Current Front, Southern Boundary (Park et al., 2019).

2 Material and methods

Active acoustic dataset

Active acoustic data was acquired with a hull-mounted EK80 echo-sounder, installed on the R/V Marion Dufresne II, operating at 5 frequencies: 18, 38, 70, 120 and 200 kHz (SIMRAD, Norway). The data acquisition period spanned from January 13th to March 8th 2021. The multivariate acoustic dataset was analysed using Matecho toolbox (Perrot et al., 2018) coded in Matlab (MATLAB, 2022) and coupled with Movie 3D software (IFREMER). Data treatment consisted of (1) visual validation (e.g. removing aliased sea bed or identifying unusable data) and (2) automatic data processing (e.g. parasites, blank pings and deep spikes removal as well as noise reduction). Poor quality data due to unfavourable meteorological conditions in the subantarctic region constrained us to consider only data obtained during

stations for further investigation (ship speed < 3 knots). Spatially, the Elementary Sampling Units (ESUs) integrate 10 pings. The ESUs are computed by integrating acoustic frequencies over their maximum ranges, which are 820, 820, 400, 250, and 120 meters for the 18, 38, 70, 120, and 200 kHz frequencies respectively, with a low threshold of -100 dB. The integration is performed with a vertical resolution of 2 meters. The depths at which the integration starts for each frequency are 25, 15, 15, 15, and 15 meters respectively. The resulting profiles were then averaged by station and nighttime/daytime ($n_{night} = 35$, $n_{day} = 37$). The period is calculated based on the solar angle of the observation (see Perrot et al., 2018).

Environmental dataset

The environmental data used in this study (temperature, salinity, chlorophyll concentration, mixed layer depth) are reanalysis products assimilating satellite data and other in situ data, available on the Marine Copernicus data portal (<https://www.copernicus.eu>). The dataset used in this study matches the one in Merland et al. (2023). We used a climatology covering over 10 years (2009-2019), constructed from various environmental data streams (temperature, salinity, chlorophyll concentration and mixed layer depth).

Statistical analysis

All statistical analyses were performed using R (R Core Team, 2022) and Python 3 (Van Rossum, 2009).

Functional Data Analysis

Functional Data Analysis (FDA) methods were applied to the acoustic dataset in order to compare the spatiotemporal vertical variability distribution of organisms' densities at the stations. To capture the joint variations in acoustic profiles, our statistical observations consisted of five simultaneous profiles corresponding to the vertical structure of sound-scattering communities at five frequencies. First, we smoothed the discrete vertical data into functional data (Ramsay and Silverman, 2005). Subsequently, we applied a Multivariate Functional Principal Component Analysis (mfPCA) following the approach developed by Izard et al. (in revision), extended from Pauthenet et al. (2017). These methods allow for summarizing acoustic profiles by representing them using coefficients that capture the essential information about their shape. Rather than directly using the entire curve, these coefficients provide a concise representation of the profile. This approach allows for a more compact representation of the data, reducing its complexity and potentially its storage requirements. By

extracting key features of the curves, the coefficients can be used for further analysis, such as comparison, modelling purposes and classification (i.e. echobiomes).

Modelling and clustering

A modelling approach was chosen to investigate further the relationship between environmental parameters and the mfPCA coefficients (i.e. the information on the vertical distribution of mid-trophic levels) in the study area. Distinct machine-learning models were tested, with environmental variables as predictors. After comparing their results, we opted for a Random Forest classification (Liaw and Wiener, 2002) as it demonstrated the best performance in our study and aligned with the methodology employed in a recent global acoustic-based pelagic classification (Ariza et al., 2022). Once the coefficients were predicted, we employed an agglomerative clustering approach to define the echobiomes, following the Ward linkage method (Clustering, 2021) as it also aligned with the best-performing methods and provided valuable insights.

3 Results

Decomposing the acoustic observations in main modes of variability

The mfPCA allowed identifying the depths maximising backscatter variability in 6 principal vertical modes (referred to hereafter as vertical modes, VM) (Fig. 2). The first VM highlights an opposite backscatter level between the surface down to 400 m depth, imputed to the organisms' diel vertical migration (e.g. at night the mean level of backscatter in the 400 upper metres is denser; blue curve). The other VMs were associated with more specific sound scattering layer variability (e.g. denser or weaker surface or deep scattering layers).

The link between VM and environmental variables

We investigated the link between VMs and environmental conditions, as well as the influence of the day and night period (Fig. 3). We found that the main contributor to the first VM is the period, comforting the idea that this mode is driven by the organism's diel vertical migration. However, we did not incorporate this temporal-induced information into our biogeographical analysis. Instead, we focused on investigating other VMs where the primary contributors were environmental variables.

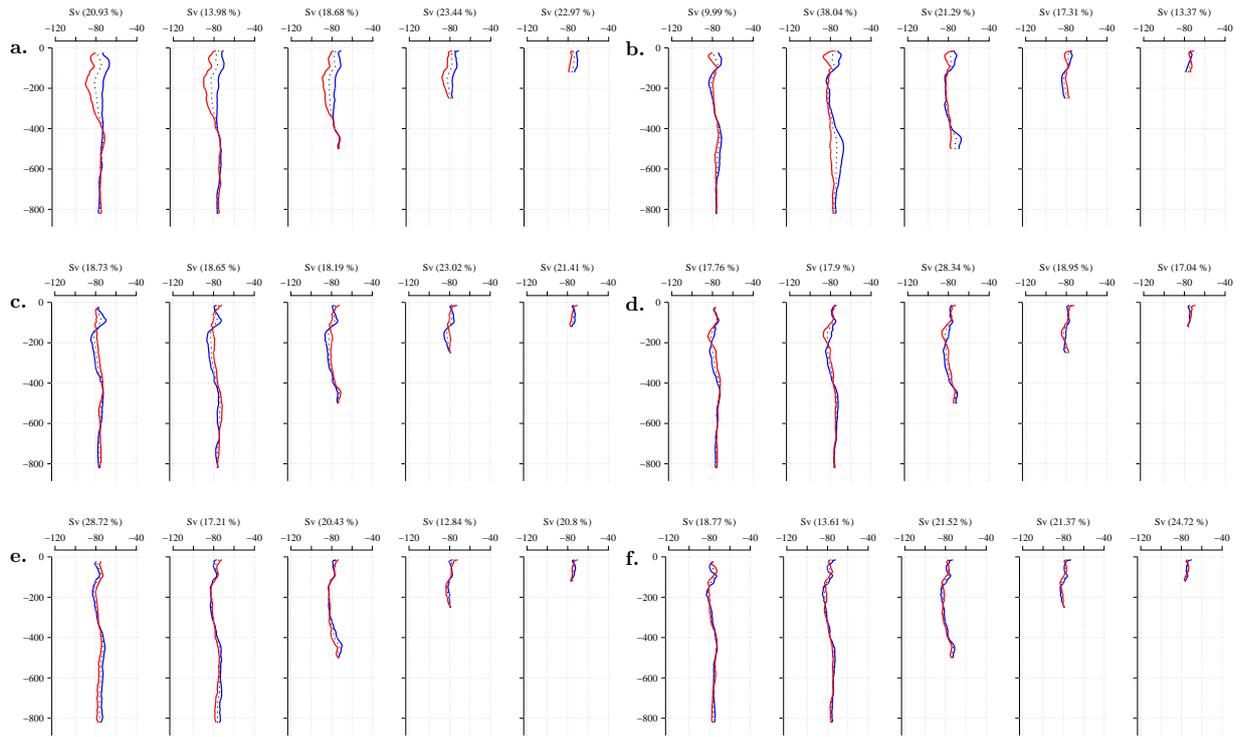


Figure 2: Main modes of variability; in order 1 -> 6 \Leftrightarrow a. -> f. each vertical mode (VM) indicates the depths maximising the variability. The percentage in brackets indicates the contribution of the frequency to the given VM.

Predicting the score of the main VMs

The scores obtained from the mfPCA can be used to map and investigate spatial patterns (Fig. 4). These scores represent the degree of deformation exhibited by each acoustic observation in relation to a particular vertical mode. By analyzing these scores, we can gain insights into the intensity and spatial distribution of the organisms' vertical distribution. Attempting to model VM1 spatially would not be appropriate nor meaningful since VM1 is related to temporal rather than spatial distribution. Therefore, VM1 was not considered for further spatial analysis. However, the subsequent VMs (2-6) displayed distinguishable spatial patterns. Components 2 and 3 showed a clear latitudinal gradient, with a transition (indicated by a white band) occurring around 35-40°S and 45°S, respectively (Fig. 4). Component 4 highlighted the presence of a distinct structure at 40°S, suggesting a response to the transition zone between distinct systems. These spatial patterns observed in the VM scores provide valuable insights into the distribution and variability of organisms in relation to environmental conditions in different regions of the study area.

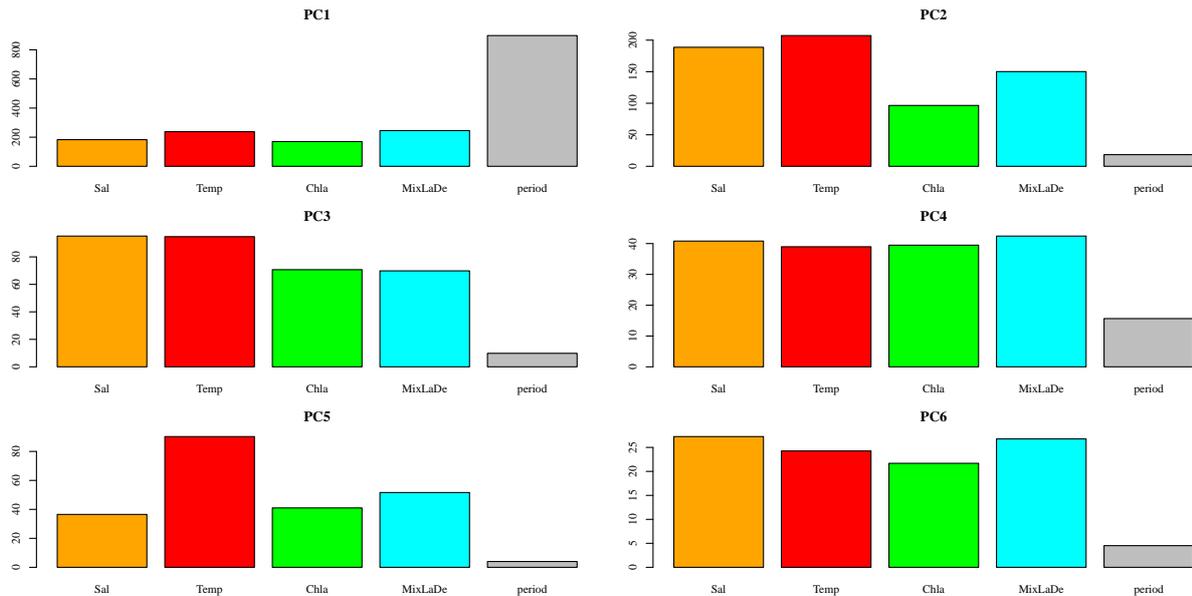


Figure 3: Variables’ contribution to the 6 first VM. While the first component is impacted by temporal variability, the following modes are associated with environmental parameters.

Classifying to resume the vertical variability

The agglomerative clustering approach allowed us to group our mfCPA scores in four clusters showing spatial coherence, referred to hereafter as echobiomes (Fig. 5). The main echoregionalisation pattern is the distribution along the latitudinal axis, with patches of longitudinal variability that are not further investigated here. From North to South, we refer to the identified echobiomes as Subtropical, Transition, Subpolar and Polar.

Reconstructing coherent spatio-temporal observations

The echobiomes are statistical groups in which temporal variability has been identified and filtered to facilitate the biogeographic (spatial) analysis. In order to represent acoustic observations with consistent temporal characteristics, we reconstructed our profiles by assigning specific values to the first component. For the day period, the values of the first component were the mean positive value, while for the night period, they were the mean negative values. This approach allowed us to create acoustic profiles that reflected coherent temporal situations and enabled further analysis of the biogeographical patterns within each echobiome (Fig. 6). The subtropical echobiome was characterised by high subsurface density (50 m) and by a strong deep scattering layer (DSL) at 38 kHz between 400-600 m depth. The transition echobiome displayed a similar but weaker DSL and a slight increase of densities at 100 m depth. The Subpolar and Polar echobiome presented clear differences and represented the main latitudinal shift compared to the previously described echobiomes. The Subpolar

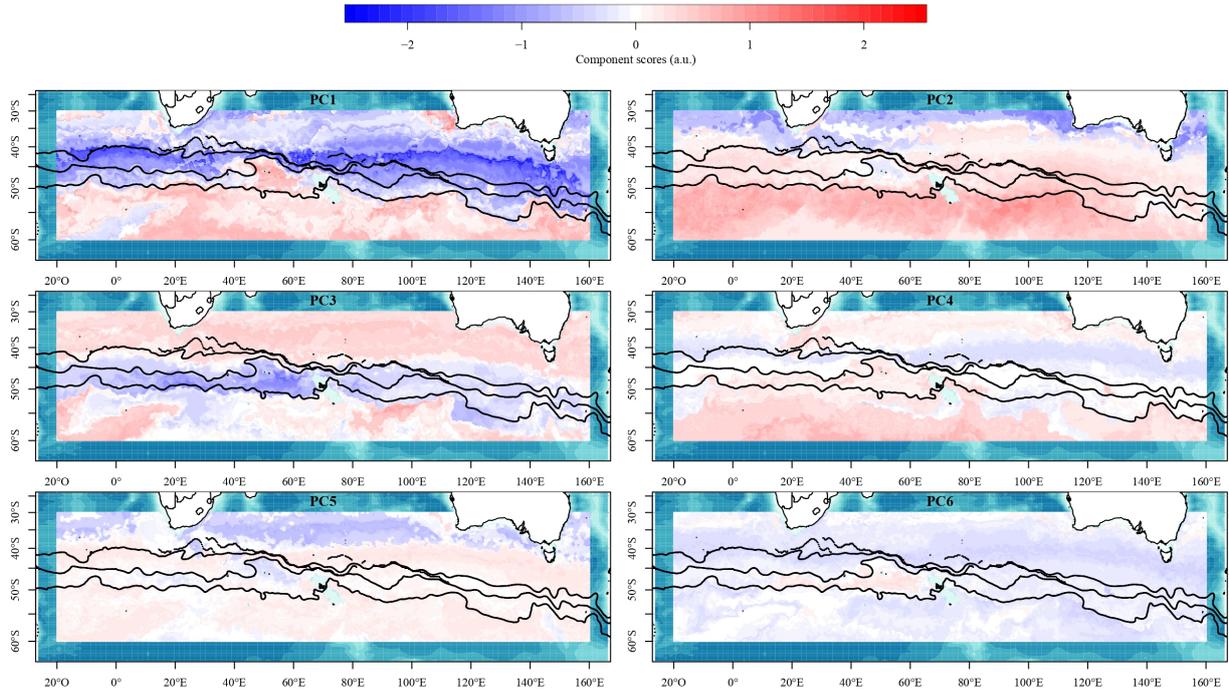


Figure 4: Spatial projection of the components scores. The colour code is associated with the vertical profiles’ deformation (blue to red, see Fig. 2). The white pixels indicate no deformation for this profile with respect to the mean profiles. The Southern Ocean fronts are shown in black. From north to south: Dynamical Subtropical Front (Graham and De Boer, 2013), Northern Boundary, Subantarctic Front, Polar Front, Southern Antarctic Circumpolar Current Front, Southern Boundary (Park et al., 2019).

region was characterised by a strong layer at 100 m depth, visible on all five frequencies, and by the dissolution of the DSL at 38 kHz which is a predominant feature of the subtropical and transition biomes. On the contrary, the 18 kHz deep scattering layer was persistent across the distinct echobiomes during the day, at 400 m depth, in opposition to the loss of acoustic densities at 38 kHz. The Polar echobiome exhibited similar characteristics to the Subpolar echobiome, with a surface layer less dense, and more densities between 200-400 m depth. The high frequencies presented a similar pattern with the highest values close to the surface, and stronger densities measured around 100 m depth towards the Southern Ocean.

4 Discussion

We propose here a multifrequency echoregionalization scheme for the eastern sub-Antarctic region, covering a wide latitudinal range from 30°S to 60°S. While the longitudinal acoustic observations coverage spans from 30°E to 80°E, the projections allow for the creation of a layer that can act as a base for the acoustic landscape of the region. This layer will be refined and evolve as additional spatiotemporal acoustic data is incorporated. Nonetheless, in

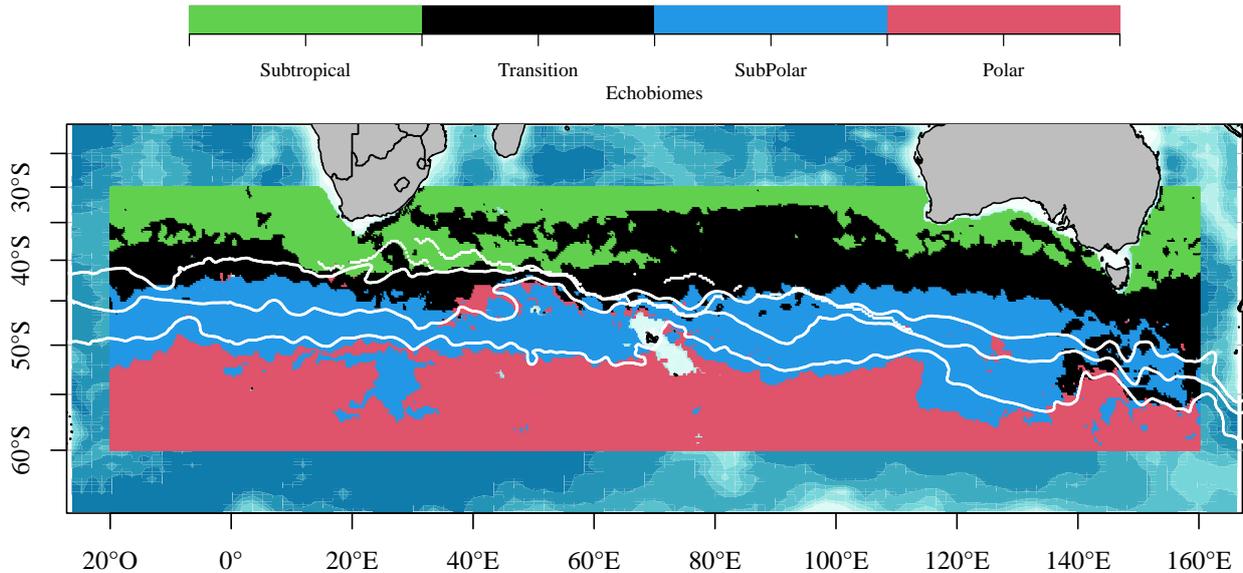


Figure 5: Mapping of the four echobiomes sharing a similar acoustic seascape. The Southern Ocean fronts are shown in black. From north to south: Dynamical Subtropical Front (Graham and De Boer, 2013), Northern Boundary, Subantarctic Front, Polar Front, Southern Antarctic Circumpolar Current Front, Southern Boundary (Park et al., 2019).

the continuity of a recent global vertical distribution backscatter classification (Ariza et al., 2022), we report the first Functional Data Analysis biogeography based on multiple acoustic frequencies. We successfully identified echobiomes, highlighting the latitudinal distribution of vertical backscatter across the contrasted oceanographic domains and their association with water mass properties (temperature, salinity, mixed layer depth and chlorophyll). Our results also align with the previous global biogeographic classification of the mesopelagic zone (Sutton et al., 2017). The echobiomes we define as Subtropical corresponds to the Southern Indian Ocean ecoregions. Moving southward, our Transition zone aligns with the Circum-global Subtropical Front, which then transitions into our Subpolar echobiome, corresponding to the Subantarctic ecoregion. Finally, our further South region, the Polar echobiome, could match the Antarctic/Southern Ocean ecoregion. While we believe this work reflects the latitudinal shift in backscatter vertical distribution documented in the literature, it is important to note that we have doubts and limitations due to the lack of observations towards the Polar echobiome. Likewise, even though the Subtropical and Transition echobiomes are under the influence of the Agulhas Return Current, we do not identify sub-echobiome in this area (named Agulhas Current ecoregion in Sutton et al., 2017). Our doubts extend to the Southern Atlantic which are regions that were not included in our current dataset, therefore we can not identify patterns in the Benguela Upwelling or South Atlantic ecoregions (Sutton et al., 2017). Finally, the distinction between the West and East Southern Indian Ocean in Merland et al. (2023) is a pattern that will be investigated further by integrating supplementary acoustic databases that cover part of this eastern region. Nonetheless, our

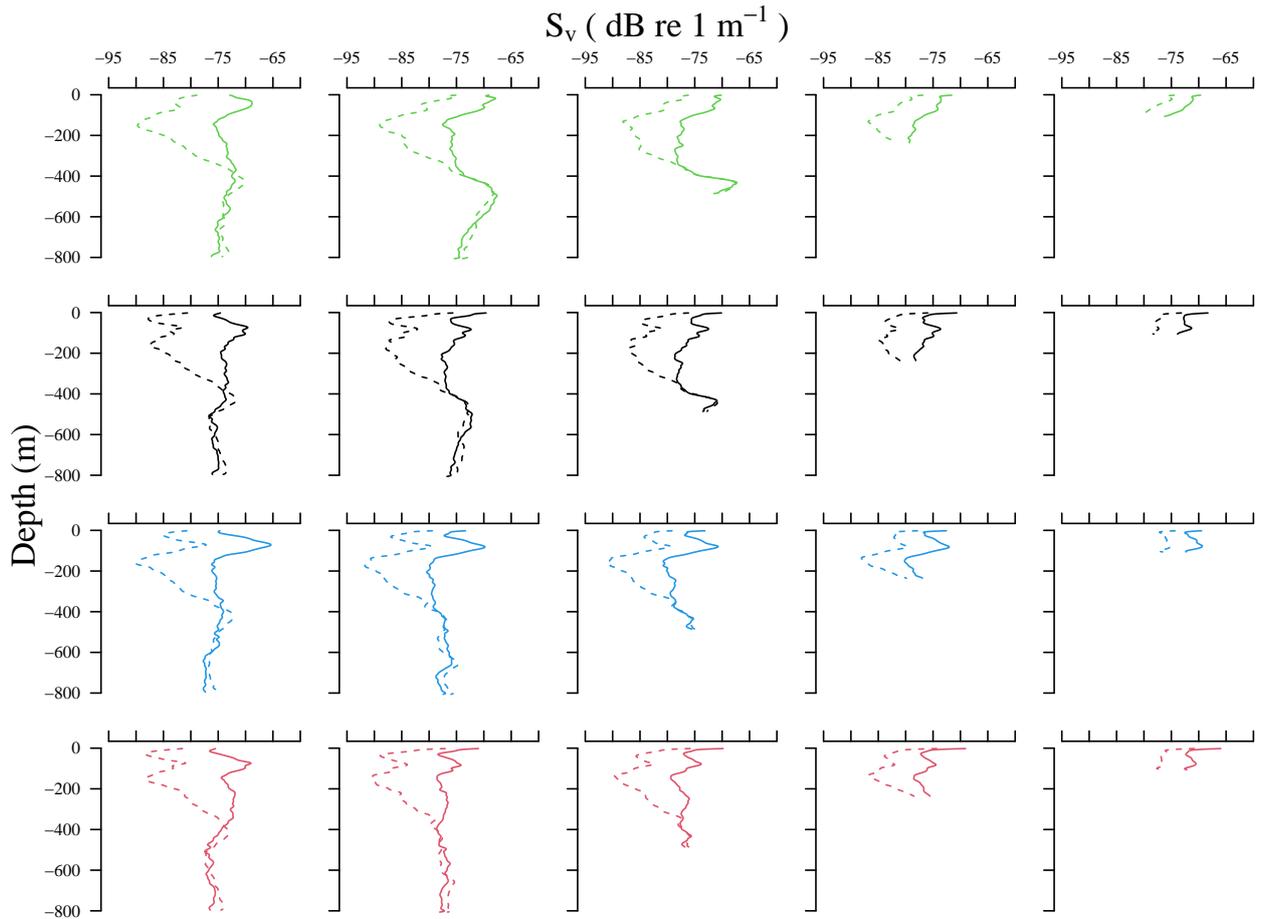


Figure 6: The profiles at 18, 38, 70, 120 and 200 kHz were reconstructed based on the predicted scores. The night (solid line) and day (dashed line) mean profiles were reconstructed by forcing respectively a mean negative or positive for CP1. The profile colours are associated with the echobiomes.

predictions align with recent larger-scale latitudinal classifications of acoustic backscatter distribution (Proud et al., 2017; Ariza et al., 2022) from the Subtropical to Subpolar.

Distinct vertical profiles

Our results highlight that the main variability in organisms' distribution in the water column is due to the diel vertical migrations. The 38 kHz mean vertical profiles in the echobiomes are in adequation with mono-frequency investigations of the acoustic structuring at a regional scale in the Kerguelen area (Cotté et al., 2022), a macroscale in the South Indian Ocean (Béhagle et al., 2016; Boersch-Supan et al., 2017), and from the recent global scale analysis (Ariza et al., 2022). The subtropical region presents a higher backscatter level at the surface and a strong deep scattering signal (Béhagle et al., 2016; Boersch-Supan et al., 2017; Izard et al., in revision). Heading southwards, the surface scattering layer shallows

and reach 100 m depth. The presence of a persistent subsurface layer (SSL) has been already observed in the Kerguelen region (Cotte et al., 2022). The subantarctic echobiome could also exhibit variations within the same echobiome, potentially influenced by HNLC (High Nutrient Low Chlorophyll) conditions or fertilization from the island mass effect. Furthermore, the dynamics of pelagic fauna on the plateau vary (e.g. the SSL layer was observed to be shallow down to 200 m) and we could not predict our profiles down to 100 m. For these reasons, those depths were excluded.

To summarize, the evolution of features along this latitudinal gradient is:

(i) The dissolution of the 38 kHz deep scattering layers from the subtropical region and towards the Southern Ocean, which was documented in several studies (Béhagle et al., 2016; Dornan et al., 2019; Escobar-Flores et al., 2020) and at high latitudes (Chawarski et al., 2022).

(ii) The presence of an intense subsurface layer in the Subantarctic echobiome.

(iii) The presence of a ubiquitous layer during the day at 18 kHz at 400 m depth crossing the SAF.

Limitation and perspective

One significant drawback of active acoustic methods is the difficulty in associating scattering layers with specific organisms. The composition of these scattering layers can be inferred from the theoretical frequency response of organisms. However, when multiple types of organisms contribute to sound scattering layers, interpreting the frequency response of volume backscattering becomes challenging. This can result in uncertainties when estimating the biomass of specific organisms, such as mesopelagic fish, due to the complex nature of interpreting frequency responses in mixed scattering layers (Proud et al., 2019; Dornan et al., 2022). Furthermore, it is important to note that certain organisms (e.g. fish without gas-bearing swim bladders) may not be detectable by active acoustic. For instance, Dornan et al. (2019) emphasized that the disappearance of deep scattering layers in the Southern Ocean can be attributed to a shift in species composition rather than an actual loss of biomass. Specifically, the transition from fish species with gas-filled swim bladders to those with fluid-like swim bladders, or no swim bladders at all, contributes to this dissolution. Multifrequency approaches, like the one used in this study, can capture a broader range of species with different acoustic responses, which could in turn help overcome this limitation. The mfPCA approach proposed in this study to describe the acoustic seascape is promising, and the results presented here can serve as a baseline for future multifrequency acoustic biogeography. Our aim for future research is to improve the spatiotemporal cover-

age by incorporating data from multiple cruises. By incorporating additional observations, we can expand our understanding of mid-trophic levels dynamics and further investigate the ecological patterns and processes within the study area.

5 Acknowledgements

This paper contributes to the pelagic ecoregionalization program of the subantarctic (Makhado et al., 2019). The THEMISTO cruises (Toward Hydroacoustics and Ecology of Mid-trophic levels in Indian and Southern Ocean) were supported by the French oceanographic fleet, the CNRS Antarctic Workshop Zone, the CNES KERTREND-SAT OSTST project led by Francesco d'Ovidio (LOCEAN), the European MESOPP H2020 and BEST IUCN-European Commission (SEECTOR) programs and the TAAF National Nature Reserve programs. This work was conducted in the framework of Lloyd Izard PhD, cofounded by Sorbonne University and the TAAF. The authors extend their thanks to the crew of the R/V Marion Dufresne II.

6 References

Ariza, A., Lengaigne, M., Menkes, C., Lebourges-Dhaussy, A., Receveur, A., Gorgues, T., Habasque, J., Gutiérrez, M., Maury, O. and Bertrand, A., 2022. Global decline of pelagic fauna in a warmer ocean. *Nature Climate Change*, 12(10), pp.928-934. <http://dx.doi.org/10.1038/s41558-022-01479-2>

Béhagle, N., Cotté, C., Ryan, T.E., Gauthier, O., Roudaut, G., Brehmer, P., Josse, E. and Cherel, Y., 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, pp.20-32. <http://dx.doi.org/10.1016/j.dsr.2015.12.007>

Benoit-Bird, K.J. and Lawson, G.L., 2016. Ecological insights from pelagic habitats acquired using active acoustic techniques. *Annual review of marine science*, 8, pp.463-490. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev-marine-122414-034001>

Boersch-Supan, P.H., Rogers, A.D. and Brierley, A.S., 2017. The distribution of pelagic sound scattering layers across the southwest Indian Ocean. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 136, pp.108-121. <http://dx.doi.org/10.1016/j.dsr2.2015.06.023>

Chawarski, J., Klevjer, T.A., Cote, D. and Geoffroy, M., 2022. Evidence of temperature control on mesopelagic fish and zooplankton communities at high latitudes. <http://dx.doi.org/10.3389/fmars.2022.917985>

Clustering (SciKit Learn), 2021. <https://scikit-learn.org/stable/modules/clustering>

Cotté, C., Ariza, A., Berne, A., Habasque, J., Lebourges-Dhaussy, A., Roudaut, G., Espinasse, B., Hunt, B.P.V., Pakhomov, E.A., Henschke, N. and Péron, C., 2022. Macro-

zooplankton and micronekton diversity and associated carbon vertical patterns and fluxes under distinct productive conditions around the Kerguelen Islands. *Journal of Marine Systems*, 226, p.103650. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jmarsys.2021.103650>

Dornan, T., Fielding, S., Saunders, R.A. and Genner, M.J., 2019. Swimbladder morphology masks Southern Ocean mesopelagic fish biomass. *Proceedings of the Royal Society B*, 286(1903), p.20190353. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2019.0353>

Dornan, T., Fielding, S., Saunders, R.A. and Genner, M.J., 2022. Large mesopelagic fish biomass in the Southern Ocean resolved by acoustic properties. *Proceedings of the Royal Society B*, 289(1967), p.20211781. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2021.1781>

Escobar-Flores, P.C., O'Driscoll, R.L., Montgomery, J.C., Ladroit, Y. and Jendersie, S., 2020. Estimates of density of mesopelagic fish in the Southern Ocean derived from bulk acoustic data collected by ships of opportunity. *Polar Biology*, 43, pp.43-61. <http://dx.doi.org/10.1007/s00300-019-02611-3>

Graham, R.M. and De Boer, A.M., 2013. The dynamical subtropical front. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 118(10), pp.5676-5685. <http://dx.doi.org/10.1002/jgrc.20408>

Izard, L., Fonvieille, N., Merland, C., Koubbi, P., Habasque, J., Lebourges-Dhaussy, A., Nerini, D., Lo Monaco, C., d'Ovidio, F., Charrassin, J-B., Cotté, C., in revision. Switching off the Sun to investigate the spatial response of pelagic fauna across contrasted oceanic domains.

Jeandel, C., Planquette, H., 2021. SWINGS Cruise Report. MD229. N/O Marion-Dufresne. Jan 11th-March 8th 2021. <https://doi.org/10.13155/83989>

Klevjer, T.A., Irigoien, X., Røstad, A., Fraile-Nuez, E., Benítez-Barrios, V.M. and Kaartvedt, S., 2016. Large scale patterns in vertical distribution and behaviour of mesopelagic scattering layers. *Scientific Reports*, 6(1), p.19873. <http://dx.doi.org/10.1038/srep19873>

Koubbi, P., 1993. Influence of the frontal zones on ichthyoplankton and mesopelagic fish assemblages in the Crozet Basin (Indian sector of the Southern Ocean). *Polar Biology*, 13(8), pp.557-564.

Koubbi, P., Moteki, M., Duhamel, G., Goarant, A., Hulley, P.A., O'driscoll, R., Ishimaru, T., Pruvost, P., Tavernier, E. and Hosie, G., 2011. Ecoregionalization of myctophid fish in the Indian sector of the Southern Ocean: results from generalized dissimilarity models. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 58(1-2), pp.170-180.

Lavery, A.C., Wiebe, P.H., Stanton, T.K., Lawson, G.L., Benfield, M.C. and Copley, N., 2007. Determining dominant scatterers of sound in mixed zooplankton populations. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 122(6), pp.3304-3326. <http://dx.doi.org/10.1121/1.2793613>

Liaw, A. and Wiener, M., 2002. Classification and Regression by randomForest. *R News* 2(3), 18-22.

Makhado, A.B., Lowther, A., Koubbi, P., Anson, I., Brooks, C., Cotté, C., Crawford, R., Dzulisa, S., d'Ovidio, F., Fawcett, S., Freeman, D., Grant, S., Huggett, J., Hindell,

M., Hulley, P.A., Kirkman, S., Lamont, T., Lombard, M., Masothla, M.J., Lea, M.-A., Oosthuizen, W.C., Orgeret, F., Reisinger, R., Samaai, T., Sergi, S., Swadling, K., Somhlaba, S., Van de Putte, A., Von de Meden, C., Yemane, D., 2019. Expert Workshop on Pelagic Spatial Planning for the eastern subantarctic region (Domains 4, 5 and 6). SC-CAMLR-38/BG/29.

Martin, A., Boyd, P., Buesseler, K., Cetinic, I., Claustre, H., Giering, S., Henson, S., Irigoien, X., Kriest, I., Memery, L. and Robinson, C., 2020. The oceans' twilight zone must be studied now, before it is too late. *Nature*, 580(7801), pp.26-28. <http://dx.doi.org/10.1038/d41586-020-00915-7>

MATLAB, 2022. 9.12.0.1956245 (R2022a), Natick, Massachusetts: The MathWorks Inc.

Merland, C., Azarian, C., d'Ovidio, F., Cotté, C., 2023. Regionalisation of the physical and biogeochemical environment in the Southern Indian Ocean. CCAMLR WG-EMM 2023, submitted.

Park Y.-H., Park T., Kim T.-W., Lee S.-H., Hong C.-S., Lee J.-H., Rio M.-H., Pujol M.-I., Ballarotta M., Durand I., Provost C. (2019). Observations of the Antarctic Circumpolar Current over the Udintsev Fracture Zone, the narrowest choke point in the Southern Ocean. *Journal of Geophysical Research: Oceans*. <https://doi.org/10.1029/2019JC015024>

Pauthenet, E., Roquet, F., Madec, G. and Nerini, D., 2017. A linear decomposition of the Southern Ocean thermohaline structure. *Journal of Physical Oceanography*, 47(1), pp.29-47. <http://dx.doi.org/10.1175/JPO-D-16-0083.1>

Perrot, Y., Brehmer, P., Habasque, J., Roudaut, G., Behagle, N., Sarré, A. and Lebourges-Dhaussy, A., 2018. Matecho: an open-source tool for processing fisheries acoustics data. *Acoustics Australia*, 46, pp.241-248. <http://dx.doi.org/10.1007/s40857-018-0135-x>

Proud, R., Cox, M.J. and Brierley, A.S., 2017. Biogeography of the global ocean's mesopelagic zone. *Current Biology*, 27(1), pp.113-119. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2016.11.003>

Proud, R., Handegard, N.O., Kloser, R.J., Cox, M.J. and Brierley, A.S., 2019. From siphonophores to deep scattering layers: uncertainty ranges for the estimation of global mesopelagic fish biomass. *ICES Journal of Marine Science*, 76(3), pp.718-733. <http://dx.doi.org/10.1093/icesjms/fsy037>

R Core Team, 2022. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Ramsay, J. O. and Silverman, B. W., 2005. *Functional Data Analysis*. 2nd ed. Springer, 426 pp. <http://dx.doi.org/10.1007/b98888>

Receveur, A., Kestenare, E., Allain, V., Ménard, F., Cravatte, S., Lebourges-Dhaussy, A., Lehodey, P., Mangeas, M., Smith, N., Radenac, M.H. and Menkes, C., 2020. Micronekton distribution in the southwest Pacific (New Caledonia) inferred from shipboard-ADCP backscatter data. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 159, p.103237. <http://dx.doi.org/10.1016/j.dsr.2020.103237>

Sutton, T.T., Clark, M.R., Dunn, D.C., Halpin, P.N., Rogers, A.D., Guinotte, J., Bo-

grad, S.J., Angel, M.V., Perez, J.A.A., Wishner, K. and Haedrich, R.L., 2017. A global biogeographic classification of the mesopelagic zone. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers, 126, pp.85-102. <http://dx.doi.org/10.1016/j.dsr.2017.05.006>

Van Rossum, G. and Drake, F.L., 2009. Python 3 Reference Manual, Scotts Valley, CA: CreateSpace.

Bibliographie

- Aksnes, D. L., Røstad, A., Kaartvedt, S., Martinez, U., Duarte, C. M., and Irigoien, X. (2017). Light penetration structures the deep acoustic scattering layers in the global ocean. *Science Advances*, 3(5) :e1602468.
- Alvarez-Romero, J. G., Mills, M., Adams, V. M., Gurney, G. G., Pressey, R. L., Weeks, R., Ban, N. C., Cheok, J., Davies, T. E., Day, J. C., Hamel, M. A., Leslie, H. M., Magris, R. A., and Storlie, C. J. (2018). Research advances and gaps in marine planning : towards a global database in systematic conservation planning. *Biological Conservation*, 227 :369–382.
- Andersen, N. R., Zahuranec, B. J., et al. (1977). Oceanic sound scattering prediction. (*No Title*).
- Anderson, T. R., Martin, A. P., Lampitt, R. S., Trueman, C. N., Henson, S. A., and Mayor, D. J. (2019). Quantifying carbon fluxes from primary production to mesopelagic fish using a simple food web model. *ICES Journal of Marine Science*, 76(3) :690–701.
- Anderson, T. R. and Rice, T. (2006). Deserts on the sea floor : Edward Forbes and his azoic hypothesis for a lifeless deep ocean. *Endeavour*, 30(4) :131–137.
- Andreeva, I. (1974). Scattering of sound by air bladders of fish in deep sound-scattering ocean layers. *Sov. Phys. Acoust.*, 10 :17–20.
- Anilkumar, N., Pednekar, S. M., and Sudhakar, M. (2007). Influence of ridges on hydrographic parameters in the Southwest Indian Ocean. *Marine Geophysical Researches*, 28(3) :191–199.
- Annasawmy, P., Ternon, J., Marsac, F., Cherel, Y., Béhagle, N., Roudaut, G., Lebourges-Dhaussy, A., Demarcq, H., Moloney, C., Jaquemet, S., and Ménard, F. (2018). Micronekton diel migration, community composition and trophic position within two biogeochemical provinces of the South West Indian Ocean : Insight from acoustics and stable isotopes. *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers*, 138 :85–97.
- Ardyna, M., Claustre, H., Sallée, J.-B., D’Ovidio, F., Gentili, B., van Dijken, G., D’Ortenzio, F., and Arrigo, K. R. (2017). Delineating environmental control of phytoplankton biomass and phenology in the Southern Ocean : Phytoplankton Dynamics in the SO. *Geophysical Research Letters*, 44(10) :5016–5024.
- Ardyna, M., Lacour, L., Sergi, S., d’Ovidio, F., Sallée, J.-B., Rembauville, M., Blain, S., Tagliabue, A., Schlitzer, R., Jeandel, C., Arrigo, K. R., and Claustre, H. (2019). Hydrothermal vents trigger massive phytoplankton blooms in the Southern Ocean. *Nature Communications*, 10(1) :2451.
- Ariza, A., Landeira, J., Escánez, A., Wienerroither, R., Aguilar de Soto, N., Røstad, A., Kaartvedt, S., and Hernández-León, S. (2016). Vertical distribution, composition and migratory patterns of acoustic scattering layers in the Canary Islands. *Journal of Marine Systems*, 157 :82–91.
- Ariza, A., Lebourges-Dhaussy, A., Nerini, D., Pauthenet, E., Roudaut, G., Assunção, R., Tosetto, E., and Bertrand, A. (2022a). Acoustic seascape partitioning through functional data analysis. *Journal of Biogeography*, page jbi.14534.

- Ariza, A., Lengaigne, M., Menkes, C., Lebourges-Dhaussy, A., Receveur, A., Gorgues, T., Habasque, J., Gutiérrez, M., Maury, O., and Bertrand, A. (2022b). Global decline of pelagic fauna in a warmer ocean. *Nature Climate Change*, 12(10) :928–934.
- Assunção, R., Lebourges-Dhaussy, A., Da Silva, A. C., Roudaut, G., Ariza, A., Eduardo, L. N., Queiroz, S., and Bertrand, A. (2023). Fine-scale vertical relationships between environmental conditions and sound scattering layers in the Southwestern Tropical Atlantic. *PLOS ONE*, 18(8) :e0284953.
- Assunção, R. V., Silva, A. C., Roy, A., Bourlès, B., Silva, C. H. S., Ternon, J.-F., Araujo, M., and Bertrand, A. (2020). 3D characterisation of the thermohaline structure in the southwestern tropical Atlantic derived from functional data analysis of in situ profiles. *Progress in Oceanography*, 187 :102399.
- Atkinson, A., Hill, S. L., Pakhomov, E. A., Siegel, V., Reiss, C. S., Loeb, V. J., Steinberg, D. K., Schmidt, K., Tarling, G. A., Gerrish, L., et al. (2019). Krill (*euphausia superba*) distribution contracts southward during rapid regional warming. *Nature Climate Change*, 9(2) :142–147.
- Atkinson, A., Siegel, V., Pakhomov, E., and Rothery, P. (2004). Long-term decline in krill stock and increase in salps within the southern ocean. *Nature*, 432(7013) :100–103.
- Auger, M., Morrow, R., Kestenare, E., Sallée, J.-B., and Cowley, R. (2021). Southern Ocean in-situ temperature trends over 25 years emerge from interannual variability. *Nature Communications*, 12(1) :514.
- Azarian, C., Bopp, L., Pietri, A., Sallée, J.-B., and d’Ovidio, F. (2023). Current and projected patterns of warming and marine heatwaves in the Southern Indian Ocean. *Progress in Oceanography*, 215 :103036.
- Badcock, J. and Merrett, N. R. (1976). Midwater fishes in the eastern north atlantic—i. vertical distribution and associated biology in 30 n, 23 w, with developmental notes on certain myctophids. *Progress in Oceanography*, 7(1) :3–58.
- Baker, A. C., Boden, B. P., and Brinton, E. (1990). A Practical Guide to the Euphausiids of the World. *Natural History Museum Publications*, page 96 pp.
- Bar-On, Y. M., Phillips, R., and Milo, R. (2018). The biomass distribution on Earth. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(25) :6506–6511.
- Barham, E. G. (1966). Deep scattering layer migration and composition : observations from a diving saucer. *Science*, 151(3716) :1399–1403.
- Baudena, A., Ser-Giacomi, E., D’Onofrio, D., Capet, X., Cotté, C., Cherel, Y., and D’Ovidio, F. (2021). Fine-scale structures as spots of increased fish concentration in the open ocean. *Scientific Reports*, 11(1) :15805.
- Behrenfeld, M. J., Gaube, P., Della Penna, A., O’Malley, R. T., Burt, W. J., Hu, Y., Bontempi, P. S., Steinberg, D. K., Boss, E. S., Siegel, D. A., Hostetler, C. A., Tortell, P. D., and Doney, S. C. (2019). Global satellite-observed daily vertical migrations of ocean animals. *Nature*, 576(7786) :257–261.
- Benoit-Bird, K. J. and Lawson, G. L. (2016). Ecological Insights from Pelagic Habitats Acquired Using Active Acoustic Techniques. *Annual Review of Marine Science*, 8(1) :463–490.
- Benoit-Bird, K. J. and McManus, M. A. (2012). Bottom-up regulation of a pelagic community through spatial aggregations. *Biology Letters*, 8(5) :813–816.
- Berge, J., Cottier, F., Last, K. S., Varpe, Ø., Leu, E., Søreide, J., Eiane, K., Falk-Petersen, S., Willis, K., Nygård, H., et al. (2009). Diel vertical migration of arctic zooplankton during the polar night. *Biology letters*, 5(1) :69–72.

- Bertrand, A., Bard, F.-X., and Josse, E. (2002). Tuna food habits related to the micronekton distribution in French Polynesia. *Marine Biology*, 140(5) :1023–1037.
- Bertrand, A., Grados, D., Colas, F., Bertrand, S., Capet, X., Chaigneau, A., Vargas, G., Mousseigne, A., and Fablet, R. (2014). Broad impacts of fine-scale dynamics on seascape structure from zooplankton to seabirds. *Nature Communications*, 5(1) :5239.
- Bestley, S., Ropert-Coudert, Y., Bengtson Nash, S., Brooks, C. M., Cotté, C., Dewar, M., Friedlaender, A. S., Jackson, J. A., Labrousse, S., Lowther, A. D., McMahon, C. R., Phillips, R. A., Pistorius, P., Puskic, P. S., Reis, A. O. D. A., Reisinger, R. R., Santos, M., Tarszisz, E., Tixier, P., Trathan, P. N., Wege, M., and Wienecke, B. (2020). Marine Ecosystem Assessment for the Southern Ocean : Birds and Marine Mammals in a Changing Climate. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8 :566936.
- Bianchi, D. and Mislán, K. (2016). Global patterns of diel vertical migration times and velocities from acoustic data. *Limnology and Oceanography*, 61(1) :353–364.
- Bianchi, D., Stock, C., Galbraith, E. D., and Sarmiento, J. L. (2013). Diel vertical migration : Ecological controls and impacts on the biological pump in a one-dimensional ocean model. *Global Biogeochemical Cycles*, 27(2) :478–491.
- Bianco, M. J., Gerstoft, P., Traer, J., Ozanich, E., Roch, M. A., Gannot, S., and Deledalle, C.-A. (2019). Machine learning in acoustics : Theory and applications. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 146(5) :3590–3628.
- Biernacki, C., Celeux, G., and Govaert, G. (2000). Assessing a mixture model for clustering with the integrated completed likelihood. *IEEE transactions on pattern analysis and machine intelligence*, 22(7) :719–725.
- Blain, S., Queguiner, B., Armand, L., Belviso, S., Bombled, B., Bopp, L., Bowie, A., Brunet, C., Brussaard, C., Carlotti, F., et al. (2007). Effect of natural iron fertilization on carbon sequestration in the southern ocean. *Nature*, 446(7139) :1070–1074.
- Boersch-Supan, P. H., Rogers, A. D., and Brierley, A. S. (2017). The distribution of pelagic sound scattering layers across the southwest Indian Ocean. *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*, 136 :108–121.
- Boltovskoy, D. (1999). South atlantic zooplankton. (*No Title*).
- Bost, C. A., Cotté, C., Terray, P., Barbraud, C., Bon, C., Delord, K., Gimenez, O., Handrich, Y., Naito, Y., Guinet, C., and Weimerskirch, H. (2015). Large-scale climatic anomalies affect marine predator foraging behaviour and demography. *Nature Communications*, 6(1) :8220.
- Botsford, L. W., Micheli, F., and Hastings, A. (2003). Principles for the design of marine reserves. *Ecological applications*, 13(sp1) :25–31.
- Boulanger, E., Loiseau, N., Valentini, A., Arnal, V., Boissery, P., Dejean, T., Deter, J., Guellati, N., Holon, F., Juhel, J.-B., et al. (2021). Environmental dna metabarcoding reveals and unpacks a biodiversity conservation paradox in mediterranean marine reserves. *Proceedings of the Royal Society B*, 288(1949) :20210112.
- Brierley, A. S. (2014). Diel vertical migration. *Current Biology*, 24(22) :R1074–R1076.
- Brisson-Curadeau, É., Elliott, K., and Bost, C.-A. (2023). Contrasting bottom-up effects of warming ocean on two king penguin populations. *Global Change Biology*, 29(4) :998–1008.
- Brooks, A. L. and Saenger, R. A. (1991). Vertical size–depth distribution properties of midwater fish off bermuda, with comparative reviews for other open ocean areas. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 48(4) :694–721.
- Broyer, C. d. and Koubbi, P. (2014). Biogeographic atlas of the Southern Ocean. Num Pages : 1.

- Butchart, S. H., Walpole, M., Collen, B., Van Strien, A., Scharlemann, J. P., Almond, R. E., Baillie, J. E., Bomhard, B., Brown, C., Bruno, J., et al. (2010). Global biodiversity : indicators of recent declines. *Science*, 328(5982) :1164–1168.
- Béhagle, N., Cotté, C., Lebourges-Dhaussy, A., Roudaut, G., Duhamel, G., Brehmer, P., Josse, E., and Cherel, Y. (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., Cotté, C., Ryan, T. E., Gauthier, O., Roudaut, G., Brehmer, P., Josse, E., and Cherel, Y. (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.
- Béhagle, N., du Buisson, L., Josse, E., Lebourges-Dhaussy, A., Roudaut, G., and Ménard, F. (2014). Mesoscale features and micronekton in the Mozambique Channel : An acoustic approach. *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*, 100 :164–173.
- Caccavo, J. A., Christiansen, H., Constable, A. J., Ghigliotti, L., Trebilco, R., Brooks, C. M., Cotte, C., Desvignes, T., Dornan, T., Jones, C. D., Koubbi, P., Saunders, R. A., Strobel, A., Vacchi, M., van de Putte, A. P., Walters, A., Waluda, C. M., Woods, B. L., and Xavier, J. C. (2021). Productivity and Change in Fish and Squid in the Southern Ocean. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9 :624918.
- Cade, D. E. and Benoit-Bird, K. J. (2015). Depths, migration rates and environmental associations of acoustic scattering layers in the Gulf of California. *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers*, 102 :78–89.
- Campbell, S. J., Darling, E. S., Pardede, S., Ahmadi, G., Mangubhai, S., Amkieltiela, Estradivari, and Maire, E. (2020). Fishing restrictions and remoteness deliver conservation outcomes for indonesia’s coral reef fisheries. *Conservation Letters*, 13(2) :e12698.
- Caselle, J. E., Rassweiler, A., Hamilton, S. L., and Warner, R. R. (2015). Recovery trajectories of kelp forest animals are rapid yet spatially variable across a network of temperate marine protected areas. *Scientific reports*, 5(1) :14102.
- Chapman, R. P., Bluy, O. Z., Adlington, R. H., and Robison, A. E. (1974). Deep scattering layer spectra in the Atlantic and Pacific Oceans and adjacent seas. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 56(6) :1722–1734.
- Chawarski, J., Klevjer, T. A., Coté, D., and Geoffroy, M. (2022). Evidence of temperature control on mesopelagic fish and zooplankton communities at high latitudes. *Frontiers in Marine Science*, 9 :917985.
- Cherel, Y., Ducatez, S., Fontaine, C., Richard, P., and Guinet, C. (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.
- Chown, S. L. and Brooks, C. M. (2019). The State and Future of Antarctic Environments in a Global Context. *Annual Review of Environment and Resources*, 44(1) :1–30.
- Chu, D. (2011). Technology evolution and advances in fisheries acoustics. *Journal of Marine science and technology*, 19(3) :2.
- Ciannelli, L., Fauchald, P., Chan, K.-S., Agostini, V. N., and Dingsør, G. E. (2008). Spatial fisheries ecology : recent progress and future prospects. *Journal of Marine Systems*, 71(3-4) :223–236.
- Ciannelli, L., Robson, B. W., Francis, R. C., Aydin, K., and Brodeur, R. D. (2004). Boundaries of open marine ecosystems : an application to the pribilof archipelago, southeast bering sea. *Ecological Applications*, 14(3) :942–953.

- Clarke, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community. *Australian Journal of Ecology*, pages 117–143.
- Constable, A. J., Melbourne-Thomas, J., Corney, S. P., Arrigo, K. R., Barbraud, C., Barnes, D. K. A., Bindoff, N. L., Boyd, P. W., Brandt, A., Costa, D. P., Davidson, A. T., Ducklow, H. W., Emmerson, L., Fukuchi, M., Gutt, J., Hindell, M. A., Hofmann, E. E., Hosie, G. W., Iida, T., Jacob, S., Johnston, N. M., Kawaguchi, S., Kokubun, N., Koubbi, P., Lea, M.-A., Makhado, A., Massom, R. A., Meiners, K., Meredith, M. P., Murphy, E. J., Nicol, S., Reid, K., Richerson, K., Riddle, M. J., Rintoul, S. R., Smith, W. O., Southwell, C., Stark, J. S., Sumner, M., Swadling, K. M., Takahashi, K. T., Trathan, P. N., Welsford, D. C., Weimerskirch, H., Westwood, K. J., Wienecke, B. C., Wolf-Gladrow, D., Wright, S. W., Xavier, J. C., and Ziegler, P. (2014). Climate change and Southern Ocean ecosystems I : how changes in physical habitats directly affect marine biota. *Global Change Biology*, 20(10) :3004–3025.
- Cook, A. B., Sutton, T. T., Galbraith, J. K., and Vecchione, M. (2013). Deep-pelagic (0–3000 m) fish assemblage structure over the mid-atlantic ridge in the area of the charlie-gibbs fracture zone. *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*, 98 :279–291.
- Costello, M. J. and Chaudhary, C. (2017). Marine Biodiversity, Biogeography, Deep-Sea Gradients, and Conservation. *Current Biology*, 27(11) :R511–R527.
- Costello, M. J., Cheung, A., and De Hauwere, N. (2010). Surface Area and the Seabed Area, Volume, Depth, Slope, and Topographic Variation for the World’s Seas, Oceans, and Countries. *Environmental Science & Technology*, 44(23) :8821–8828.
- Costello, M. J., Wilson, S., and Houlding, B. (2012). Predicting Total Global Species Richness Using Rates of Species Description and Estimates of Taxonomic Effort. *Systematic Biology*, 61(5) :871.
- Cotté, C., Ariza, A., Berne, A., Habasque, J., Lebourges-Dhaussy, A., Roudaut, G., Espinasse, B., Hunt, B., Pakhomov, E., Henschke, N., Péron, C., Conchon, A., Koedooder, C., Izard, L., and Chérel, Y. (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. and Simard, Y. (2005). Formation of dense krill patches under tidal forcing at whale feeding hot spots in the St. Lawrence Estuary. *Marine Ecology Progress Series*, 288 :199–210.
- Czudaj, S., Koppelman, R., Möllmann, C., Schaber, M., and Fock, H. O. (2021). Community structure of mesopelagic fishes constituting sound scattering layers in the eastern tropical North Atlantic. *Journal of Marine Systems*, 224 :103635.
- Dakwa, Makhado, Izard, and Shabangu, I. (2023). Large scale pelagic acoustic ecoregionalisation in the eastern part of the subantarctic region. *WG-EMM-2023 51*, page 32.
- Daneri, G. and Carlini, A. (2002). Fish prey of southern elephant seals, *Mirounga leonina*, at King George Island. *Polar Biology*, 25(10) :739–743.
- Davison, P., Checkley Jr, D., Koslow, J., and Barlow, J. (2013). Carbon export mediated by mesopelagic fishes in the northeast pacific ocean. *Progress in Oceanography*, 116 :14–30.
- Davison, P. C., Koslow, J. A., and Kloser, R. J. (2015). Acoustic biomass estimation of mesopelagic fish : backscattering from individuals, populations, and communities. *ICES Journal of Marine Science*, 72(5) :1413–1424.
- Dayton, P. K., Sala, E., Tegner, M. J., and Thrush, S. (2000). Marine reserves : parks, baselines, and fishery enhancement. *Bulletin of Marine Science*, 66(3) :617–634.
- De Lavergne, C., Vic, C., Madec, G., Roquet, F., Waterhouse, A. F., Whalen, C. B., Cuypers, Y., Bouruet-Aubertot, P., Ferron, B., and Hibiya, T. (2020). A Parameterization of Local and Remote Tidal Mixing. *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*, 12(5) :e2020MS002065.

- De Robertis, A. and Higginbottom, I. (2007). A post-processing technique to estimate the signal-to-noise ratio and remove echosounder background noise. *ICES Journal of Marine Science*, 64(6) :1282–1291.
- Della Penna, A., De Monte, S., Kestenare, E., Guinet, C., and d’Ovidio, F. (2015). Quasi-planktonic behavior of foraging top marine predators. *Scientific Reports*, 5(1) :18063.
- Della Penna, A., Koubbi, P., Cotté, C., Bon, C., Bost, C.-A., and d’Ovidio, F. (2017). Lagrangian analysis of multi-satellite data in support of open ocean Marine Protected Area design. *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*, 140 :212–221.
- Della Penna, A., Llorc, J., Moreau, S., Patel, R., Kloser, R., Gaube, P., Strutton, P., and Boyd, P. W. (2022). The Impact of a Southern Ocean Cyclonic Eddy on Mesopelagic Micronekton. *Journal of Geophysical Research : Oceans*, 127(11).
- Delord, K., Barbraud, C., Bost, C., Cherel, Y., Guinet, C., and Weimerskirch, H. (2014). *Atlas of top predators from french southern territories in the Southern Indian Ocean*. PhD thesis, CNRS.
- Demer, D. A., Berger, L., Bernasconi, M., Bethke, E., Boswell, K., Chu, D., Domokos, R., Dunford, A., Fässler, S., Gauthier, S., et al. (2015). *Calibration of acoustic instruments*. ICES Cooperative Research Reports (CRR).
- Demer, D. A. and Conti, S. G. (2005). New target-strength model indicates more krill in the southern ocean. *ICES Journal of Marine Science*, 62(1) :25–32.
- Deppeler, S. L. and Davidson, A. T. (2017). Southern Ocean Phytoplankton in a Changing Climate. *Frontiers in Marine Science*, 4.
- Dornan, T., Fielding, S., Saunders, R. A., and Genner, M. J. (2019). Swimbladder morphology masks Southern Ocean mesopelagic fish biomass. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 286(1903) :20190353.
- Dornan, T., Fielding, S., Saunders, R. A., and Genner, M. J. (2022). Large mesopelagic fish biomass in the Southern Ocean resolved by acoustic properties. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 289(1967) :20211781.
- d’Ovidio, F., Della Penna, A., Trull, T. W., Nencioli, F., Pujol, M.-I., Rio, M.-H., Park, Y.-H., Cotté, C., Zhou, M., and Blain, S. (2015). The biogeochemical structuring role of horizontal stirring : Lagrangian perspectives on iron delivery downstream of the Kerguelen Plateau. *Biogeosciences*, 12(19) :5567–5581.
- Dragesund, O. and Olsen, S. (1965). On the possibility of estimating year-class strength by measuring echo-abundance of 0-group fish.
- Duhamel, G., Hulley, P.-A., Causse, R., Koubbi, P., Vacchi, M., Pruvost, S., Vigetta, J.-O., Irisson, S., Mormède, M., Belchier, A., Detrich, H., Gutt, J., Jones, C., Kock, K.-H., Lopez Abellan, L., and Van de Putte, A. (2014). Biogeographic atlas of the Southern Ocean.
- d’Ovidio, F., Pascual, A., Wang, J., Doglioli, A. M., Jing, Z., Moreau, S., Grégori, G., Swart, S., Speich, S., Cyr, F., Legresy, B., Chao, Y., Fu, L., and Morrow, R. A. (2019). Frontiers in Fine-Scale in situ Studies : Opportunities During the SWOT Fast Sampling Phase. *Frontiers in Marine Science*, 6 :168.
- Ehnert, W. and McRoy, C. P. (2007). Phytoplankton biomass and size fractions in surface waters of the australian sector of the southern ocean. *Journal of oceanography*, 63 :179–187.
- Escobar-Flores, P., O’Driscoll, R., and Montgomery, J. (2018a). 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., O'Driscoll, R., and Montgomery, J. (2018b). Spatial and temporal distribution patterns of acoustic backscatter in the New Zealand sector of the Southern Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 592 :19–35.
- Escobar-Flores, P., O'Driscoll, R. L., and Montgomery, J. C. (2013). Acoustic characterization of pelagic fish distribution across the south pacific ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 490 :169–183.
- Escobar-Flores, P. C., Ladroit, Y., and O'Driscoll, R. L. (2019). Acoustic Assessment of the Micronekton Community on the Chatham Rise, New Zealand, Using a Semi-Automated Approach. *Frontiers in Marine Science*, 6 :507.
- Escobar-Flores, P. C., O'Driscoll, R. L., Montgomery, J. C., Ladroit, Y., and Jendersie, S. (2020). Estimates of density of mesopelagic fish in the Southern Ocean derived from bulk acoustic data collected by ships of opportunity. *Polar Biology*, 43(1) :43–61.
- Eyring, C. F., Christensen, R. J., and Raitt, R. W. (1948). Reverberation in the sea. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 20(4) :462–475.
- Fonvieille, N., Guinet, C., Saraceno, M., Picard, B., Tournier, M., Goulet, P., Campagna, C., Campagna, J., and Nerini, D. (2023). Swimming in an ocean of curves : A functional approach to understanding elephant seal habitat use in the argentine basin. *Progress in Oceanography*, 218 :103120.
- Foote, K. G. (1980). Importance of the swimbladder in acoustic scattering by fish : A comparison of gadoid and mackerel target strengths. *The Journal of the Acoustical Society of America*, page 2084.
- Foote, K. G., Knudsen, H. P., Vestnes, G., MacLennan, D., and Simmonds, E. (1987). *Calibration of acoustic instruments for fish density estimation : a practical guide*. ICES Cooperative Research Reports (CRR).
- Forbes, E. (1844). *Report on the Mollusca and Radiata of the Aegean Sea : and on their Distribution, Considered as Bearing on Geology*.
- Frank, T. and Widder, E. (2002). Effects of a decrease in downwelling irradiance on the daytime vertical distribution patterns of zooplankton and micronekton. *Marine Biology*, 140(6) :1181–1193.
- Frederiksen, M., Edwards, M., Richardson, A. J., Halliday, N. C., and Wanless, S. (2006). From plankton to top predators : bottom-up control of a marine food web across four trophic levels. *Journal of Animal Ecology*, 75(6) :1259–1268.
- Freer, J. J., Tarling, G. A., Collins, M. A., Partridge, J. C., and Genner, M. J. (2019). Predicting future distributions of lanternfish, a significant ecological resource within the Southern Ocean. *Diversity and Distributions*, page ddi.12934.
- Fuchs, R., Baumas, C. M., Garel, M., Nerini, D., Le Moigne, F. A., and Tamburini, C. (2023). A rupture-based detection method for the active mesopelagic zone (rubaliz) : A crucial step toward rigorous carbon budget assessments. *Limnology and Oceanography : Methods*, 21(1) :24–39.
- Fuchs, R., Thyssen, M., Creach, V., Dugenne, M., Izard, L., Latimier, M., Louchart, A., Marrec, P., Rijkeboer, M., Grégori, G., et al. (2022). Automatic recognition of flow cytometric phytoplankton functional groups using convolutional neural networks. *Limnology and Oceanography : Methods*, 20(7) :387–399.
- Game, E. T., Grantham, H. S., Hobday, A. J., Pressey, R. L., Lombard, A. T., Beckley, L. E., Gjerde, K., Bustamante, R., Possingham, H. P., and Richardson, A. J. (2009). Pelagic protected areas : the missing dimension in ocean conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(7) :360–369.

- García-Seoane, E., Klevjer, T., Mork, K. A., Agersted, M. D., Macaulay, G. J., and Melle, W. (2023). Acoustic micronektonic distribution and density is structured by macroscale oceanographic processes across 17–48° N latitudes in the North Atlantic Ocean. *Scientific Reports*, 13(1) :4614.
- Gastauer, S., Chu, D., and Cox, M. J. (2019). Zooscatr—an r package for modelling the scattering properties of weak scattering targets using the distorted wave born approximation. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 145(1) :EL102–EL108.
- Geisen, C., Ridame, C., Journet, E., Delmelle, P., Marie, D., Lo Monaco, C., Metzl, N., Ammar, R., Kombo, J., and Cardinal, D. (2022). Phytoplanktonic response to simulated volcanic and desert dust deposition events in the South Indian and Southern Oceans. *Limnology and Oceanography*, 67(7) :1537–1553.
- Giakoumi, S., Scianna, C., Plass-Johnson, J., Micheli, F., Grorud-Colvert, K., Thiriet, P., Claudet, J., Di Carlo, G., Di Franco, A., Gaines, S. D., García-Charton, J. A., Lubchenco, J., Reimer, J., Sala, E., and Guidetti, P. (2017). Ecological effects of full and partial protection in the crowded Mediterranean Sea : a regional meta-analysis. *Scientific Reports*, 7(1) :8940.
- Giering, S. L. C., Sanders, R., Lampitt, R. S., Anderson, T. R., Tamburini, C., Boutrif, M., Zubkov, M. V., Marsay, C. M., Henson, S. A., Saw, K., Cook, K., and Mayor, D. J. (2014). Reconciliation of the carbon budget in the ocean’s twilight zone. *Nature*, 507(7493) :480–483.
- Gjørsæter, J. and Kawaguchi, K. (1980). A review of the world resources of mesopelagic fish.
- Godard, M. (2021). *Caractérisation du comportement alimentaire de l’éléphant de mer *Mirounga leonina* et liens avec les structures physiques sub-mésoéchelles (1-10km) dans l’océan Austral : une approche par analyse de données fonctionnelles*. PhD thesis, Aix-Marseille.
- Godard, M., Manté, C., Guinet, C., Picard, B., and Nerini, D. (2020). Diving Behavior of *Mirounga leonina* : A Functional Data Analysis Approach. *Frontiers in Marine Science*, 7 :595.
- Godø, O. R., Handegard, N. O., Browman, H. I., Macaulay, G. J., Kaartvedt, S., Giske, J., Ona, E., Huse, G., and Johnsen, E. (2014). Marine ecosystem acoustics (MEA) : quantifying processes in the sea at the spatio-temporal scales on which they occur. *ICES Journal of Marine Science*, 71(8) :2357–2369.
- Godø, O. R., Patel, R., and Pedersen, G. (2009). Diel migration and swimbladder resonance of small fish : some implications for analyses of multifrequency echo data. *ICES Journal of Marine Science*, 66(6) :1143–1148.
- Godø, O. R., Samuelson, A., Macaulay, G. J., Patel, R., Hjøllø, S. S., Horne, J., Kaartvedt, S., and Johannessen, J. A. (2012). Mesoscale Eddies Are Oases for Higher Trophic Marine Life. *PLoS ONE*, 7(1) :e30161.
- Goulet, P., Guinet, C., Swift, R., Madsen, P. T., and Johnson, M. (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.
- Graham, R. M. and De Boer, A. M. (2013). The Dynamical Subtropical Front : The Dynamical Subtropical Front. *Journal of Geophysical Research : Oceans*, 118(10) :5676–5685.
- Green, D. B., Bestley, S., Corney, S. P., Trebilco, R., Makhado, A. B., Lehodey, P., Conchon, A., Titau, O., and Hindell, M. A. (2023). Modelled prey fields predict marine predator foraging success. *Ecological Indicators*, 147 :109943.
- Greene, E. L. (1910). *Landmarks of botanical history : a study of certain epochs in the development of the science of botany*. Number 1870. Smithsonian institution.

- Grimaldo, E., Grimsno, L., Alvarez, P., Herrmann, B., Møen Tveit, G., Tiller, R., Slizyte, R., Aldanondo, N., Guldborg, T., Toldnes, B., Carvajal, A., Schei, M., and Selnes, M. (2020). Investigating the potential for a commercial fishery in the Northeast Atlantic utilizing mesopelagic species. *ICES Journal of Marine Science*, 77(7-8) :2541–2556.
- Grosberg, R. K., Vermeij, G. J., and Wainwright, P. C. (2012). Biodiversity in water and on land. *Current Biology*, 22(21) :R900–R903.
- Guinet, C., Vacquié-Garcia, J., Picard, B., Bessigneul, G., Lebras, Y., Dragon, A., Viviant, M., Arnould, J., and Bailleul, F. (2014). Southern elephant seal foraging success in relation to temperature and light conditions : insight into prey distribution. *Marine Ecology Progress Series*, 499 :285–301.
- Górecki, T. and Smaga, L. (2019). fdANOVA : an R software package for analysis of variance for univariate and multivariate functional data. *Computational Statistics*, 34(2) :571–597.
- Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen : Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformierte Descendenz-Theorie. Band 1 : Allgemeine Anatomie. Band 2 : Allgemeine Entwicklungsgeschichte.* de Gruyter.
- Handegard, N. O., Buisson, L. d., Brehmer, P., Chalmers, S. J., De Robertis, A., Huse, G., Kloser, R., Macaulay, G., Maury, O., Ressler, P. H., et al. (2013). Towards an acoustic-based coupled observation and modelling system for monitoring and predicting ecosystem dynamics of the open ocean. *Fish and Fisheries*, 14(4) :605–615.
- Harrison, L.-M. K., Cox, M. J., Skaret, G., and Harcourt, R. (2015). The R package EchoviewR for automated processing of active acoustic data using Echoview. *Frontiers in Marine Science*, 2.
- Hausfather, Z., Marvel, K., Schmidt, G. A., Nielsen-Gammon, J. W., and Zelinka, M. (2022). Climate simulations : recognize the ‘hot model’ problem. *Nature*, 605(7908) :26–29.
- Heilprin, A. (1886). *The Geographical and Geological Distribution of Animals.* International scientific series (London, Eng.) vol. 58. Kegan Paul, Trench.
- Henley, S. F., Cavan, E. L., Fawcett, S. E., Kerr, R., Monteiro, T., Sherrell, R. M., Bowie, A. R., Boyd, P. W., Barnes, D. K., Schloss, I. R., et al. (2020). Changing biogeochemistry of the southern ocean and its ecosystem implications. *Frontiers in marine science*, 7 :581.
- Henson, S. A., Beaulieu, C., Ilyina, T., John, J. G., Long, M., Séférian, R., Tjiputra, J., and Sarmiento, J. L. (2017). Rapid emergence of climate change in environmental drivers of marine ecosystems. *Nature Communications*, 8(1) :14682.
- Hernández-León, S., Putzeys, S., Almeida, C., Bécognée, P., Marrero-Díaz, A., Arístegui, J., and Yebra, L. (2019). Carbon export through zooplankton active flux in the canary current. *Journal of Marine Systems*, 189 :12–21.
- Hernández-León, S., Koppelman, R., Fraile-Nuez, E., Bode, A., Mompeán, C., Irigoien, X., Olivar, M. P., Echevarría, F., Fernández de Puelles, M. L., González-Gordillo, J. I., Cózar, A., Acuña, J. L., Agustí, S., and Duarte, C. M. (2020). Large deep-sea zooplankton biomass mirrors primary production in the global ocean. *Nature Communications*, 11(1) :6048.
- Hindell, M. A., Reisinger, R. R., Ropert-Coudert, Y., Hüeckstädt, L. A., Trathan, P. N., Bornemann, H., Charrassin, J.-B., Chown, S. L., Costa, D. P., Danis, B., Lea, M.-A., Thompson, D., Torres, L. G., Van de Putte, A. P., Alderman, R., Andrews-Goff, V., Arthur, B., Ballard, G., Bengtson, J., Bester, M. N., Blix, A. S., Boehme, L., Bost, C.-A., Boveng, P., Cleland, J., Constantine, R., Corney, S., Crawford, R. J. M., Dalla Rosa, L., de Bruyn, P. J. N., Delord, K., Descamps, S., Double, M., Emmerson, L., Fedak, M., Friedlaender, A., Gales, N., Goebel, M. E., Goetz, K. T., Guinet, C., Goldsworthy, S. D., Harcourt, R., Hinke, J. T., Jerosch, K., Kato, A., Kerry, K. R., Kirkwood, R., Kooyman, G. L., Kovacs, K. M., Lawton, K., Lowther, A. D., Lydersen, C.,

- Lyver, P. O., Makhado, A. B., Márquez, M. E. I., McDonald, B. I., McMahon, C. R., Muelbert, M., Nachtsheim, D., Nicholls, K. W., Nordøy, E. S., Olmastroni, S., Phillips, R. A., Pistorius, P., Plötz, J., Pütz, K., Ratcliffe, N., Ryan, P. G., Santos, M., Southwell, C., Staniland, I., Takahashi, A., Tarroux, A., Trivelpiece, W., Wakefield, E., Weimerskirch, H., Wienecke, B., Xavier, J. C., Wotherspoon, S., Jonsen, I. D., and Raymond, B. (2020). Tracking of marine predators to protect Southern Ocean ecosystems. *Nature*, 580(7801) :87–92.
- Hulley, P. (1981). Results of the research cruises of FRV Herwig, Walther to South-America. 58. Family Myctophidae (Osteichthyes, Myctophiformes). pages 31 :1–300.
- Iglesias, I. S., Santora, J. A., Fiechter, J., and Field, J. C. (2023). Mesopelagic fishes are important prey for a diversity of predators. *Frontiers in Marine Science*, 10 :1220088.
- Irigoien, X., Klevjer, T. A., Røstad, A., Martinez, U., Boyra, G., Acuña, J. L., Bode, A., Echevarria, F., Gonzalez-Gordillo, J. I., Hernandez-Leon, S., Agusti, S., Aksnes, D. L., Duarte, C. M., and Kaartvedt, S. (2014). Large mesopelagic fishes biomass and trophic efficiency in the open ocean. *Nature Communications*, 5(1) :3271.
- Iwami, T., Kubodera, T., et al. (1990). Mesopelagic fishes collected with 10-foot ikpt in the indian sector of the antarctic ocean and its neighboring waters during the jare-28 cruise, 1987. In *Proc. NIPR Symp. Polar Biol*, volume 3, pages 64–70.
- Jacobs, A. (2009). The pathologies of big data. *Communications of the ACM*, 52(8) :36–44.
- Jacques, J. and Preda, C. (2014). Model-based clustering for multivariate functional data. *Computational Statistics & Data Analysis*, 71 :92–106.
- Jech, J. M., Schaber, M., Cox, M., Escobar-Flores, P., Gastauer, S., Haris, K., Horne, J., Jarvis, T., Ladroit, Y., O’Driscoll, R., et al. (2021). Collecting quality echosounder data in inclement weather.
- Johnson, K., Graham, D., Rubin, K., Nicolaysen, K., Scheirer, D., Forsyth, D., Baker, E., and Douglas-Priebe, L. (2000). Boomerang seamount : the active expression of the amsterdam–st. paul hotspot, southeast indian ridge. *Earth and Planetary Science Letters*, 183(1-2) :245–259.
- Johnson, M. W. (1948). Sound as a tool in marine ecology, from data on biological noises and the deep scattering layer.
- Johnston, N. M., Murphy, E. J., Atkinson, A., Constable, A. J., Cotté, C., Cox, M., Daly, K. L., Driscoll, R., Flores, H., Halfter, S., Henschke, N., Hill, S. L., Höfer, J., Hunt, B. P. V., Kawaguchi, S., Lindsay, D., Liszka, C., Loeb, V., Manno, C., Meyer, B., Pakhomov, E. A., Pinkerton, M. H., Reiss, C. S., Richerson, K., Jr., W. O. S., Steinberg, D. K., Swadling, K. M., Tarling, G. A., Thorpe, S. E., Veytia, D., Ward, P., Weldrick, C. K., and Yang, G. (2022). Status, Change, and Futures of Zooplankton in the Southern Ocean. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9 :624692.
- Kaartvedt, S., Staby, A., and Aksnes, D. (2012). Efficient trawl avoidance by mesopelagic fishes causes large underestimation of their biomass. *Marine Ecology Progress Series*, 456 :1–6.
- Kang, M., Kang, J.-H., Kim, M., Nam, S., Choi, Y., and Kang, D.-J. (2021). Sound Scattering Layers Within and Beyond the Seychelles-Chagos Thermocline Ridge in the Southwest Indian Ocean. *Frontiers in Marine Science*, 8 :769414.
- Kimura, K. (1929). On the detection of fish-groups by an acoustic method. *Journal of the Imperial Fisheries Institute, Tokyo*, 24 :41–45.
- Kirkwood, J. M. (1982). *A guide to the Euphausiacea of the Southern Ocean*. Number 1 in ANARE research notes. Information Services Section, Antarctic Division, Dept. of Science and Technology, Kingston, Tas.
- Kleckner, R. C. and Gibbs, R. H. (1972). Swimbladder structure of Mediterranean midwater fishes and a method of comparing swimbladder data with acoustic profiles. *Mediterranean Biological Studies*, pages 230–281.

- Klevjer, T. A., Irigoien, X., Røstad, A., Fraile-Nuez, E., Benítez-Barrios, V. M., and Kaartvedt, S. (2016). Large scale patterns in vertical distribution and behaviour of mesopelagic scattering layers. *Scientific Reports*, 6(1) :19873.
- Kloser, R. J., Ryan, T. E., Young, J. W., and Lewis, M. E. (2009). Acoustic observations of micronekton fish on the scale of an ocean basin : potential and challenges. *ICES Journal of Marine Science*, 66(6) :998–1006.
- Koubbi, P. (1993). Influence of the frontal zones on ichthyoplankton and mesopelagic fish assemblages in the crozet basin (indian sector of the southern ocean). *Polar Biology*, 13(8) :557–564.
- Koubbi, P., Guinet, C., Alloncle, N., Ameziane, N., Azam, C., Baudena, A., Bost, C., Causse, R., Chazeau, C., Coste, G., et al. (2016). Ecoregionalisation of the kerguelen and crozet islands oceanic zone. part i : Introduction and kerguelen oceanic zone. *CCAMLR Document WG-EMM-16/43*, page 32.
- Koubbi, P., Moteki, M., Duhamel, G., Goarant, A., Hulley, P.-A., O’Driscoll, R., Ishimaru, T., Pruvost, P., Tavernier, E., and Hosie, G. (2011a). Ecoregionalization of myctophid fish in the Indian sector of the Southern Ocean : Results from generalized dissimilarity models. *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*, 58(1-2) :170–180.
- Koubbi, P., O’Brien, C., Loots, C., Giraldo, C., Smith, M., Tavernier, E., Vacchi, M., Vallet, C., Chevallier, J., and Moteki, M. (2011b). Spatial distribution and inter-annual variations in the size frequency distribution and abundances of *Pleuragramma antarcticum* larvae in the Dumont d’Urville Sea from 2004 to 2010. *Polar Science*, 5(2) :225–238.
- Koz, A. (1995). A review of the trophic role of mesopelagic fish of the family myctophidae in the southern ocean ecosystem. *CCAMLR Science*, 2 :71–77.
- Krumhardt, K. M., Long, M. C., Sylvester, Z. T., and Petrik, C. M. (2022). Climate drivers of Southern Ocean phytoplankton community composition and potential impacts on higher trophic levels. *Frontiers in Marine Science*, 9 :916140.
- Laffoley, D., Baxter, J. M., Day, J. C., Wenzel, L., Bueno, P., and Zischka, K. (2019). Marine Protected Areas. In *World Seas : an Environmental Evaluation*, pages 549–569. Elsevier.
- Last, K., Hobbs, L., Berge, J., Brierley, A., and Cottier, F. (2016). Moonlight Drives Ocean-Scale Mass Vertical Migration of Zooplankton during the Arctic Winter. *Current Biology*, 26(2) :244–251.
- Lavery, A. C., Wiebe, P. H., Stanton, T. K., Lawson, G. L., Benfield, M. C., and Copley, N. (2007). Determining dominant scatterers of sound in mixed zooplankton populations. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 122(6) :3304–3326.
- Le Traon, P.-Y., D’ortenzio, F., Babin, M., Leymarie, E., Marec, C., Pouliquen, S., Thierry, V., Cabanes, C., Claustre, H., Desbruyères, D., et al. (2020). Preparing the new phase of argo : scientific achievements of the naos project. *Frontiers in Marine Science*, page 838.
- Leathwick, J., Elith, J., and Hastie, T. (2006). Comparative performance of generalized additive models and multivariate adaptive regression splines for statistical modelling of species distributions. *Ecological Modelling*, 199(2) :188–196.
- Lee, W.-J. and Staneva, V. (2020). Compact representation of temporal processes in echosounder time series via matrix decomposition. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 148(6) :3429–3442.
- Lehodey, P., Conchon, A., Senina, I., Domokos, R., Calmettes, B., Jouanno, J., Hernandez, O., and Kloser, R. (2015). Optimization of a micronekton model with acoustic data. *ICES Journal of Marine Science*, 72(5) :1399–1412.

- Lehodey, P., Murtugudde, R., and Senina, I. (2010). Bridging the gap from ocean models to population dynamics of large marine predators : A model of mid-trophic functional groups. *Progress in Oceanography*, 84(1-2) :69–84.
- Leseurre, C., Lo Monaco, C., Reverdin, G., Metzl, N., Fin, J., Mignon, C., and Benito, L. (2022). Summer trends and drivers of sea surface fCO₂ and pH changes observed in the southern Indian Ocean over the last two decades (1998–2019). *Biogeosciences*, 19(10) :2599–2625.
- Lester, S., Halpern, B., Grorud-Colvert, K., Lubchenco, J., Ruttenberg, B., Gaines, S., Airamé, S., and Warner, R. (2009). Biological effects within no-take marine reserves : a global synthesis. *Marine Ecology Progress Series*, 384 :33–46.
- Longhurst, A., Sathyendranath, S., Platt, T., and Caverhill, C. (1995). An estimate of global primary production in the ocean from satellite radiometer data. *Journal of Plankton Research*, 17(6) :1245–1271.
- Longhurst, A. R. (2010). *Ecological geography of the sea*. Elsevier.
- Loukides, M. (2011). *What is data science ?* " O'Reilly Media, Inc."
- Lutjeharms, J. and Baker Jr, D. (1980). A statistical analysis of the meso-scale dynamics of the southern ocean. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 27(2) :145–159.
- Lutjeharms, J. R. (2006). *The Agulhas current retroflexion*. Springer.
- Lynam, T. (2016). Exploring social representations of adapting to climate change using topic modeling and bayesian networks. *Ecology and Society*, 21(4).
- Lévy, M., Franks, P. J. S., and Smith, K. S. (2018). The role of submesoscale currents in structuring marine ecosystems. *Nature Communications*, 9(1) :4758.
- Maclennan, D. (2002). A consistent approach to definitions and symbols in fisheries acoustics. *ICES Journal of Marine Science*, 59(2) :365–369.
- Makhado, A. B. (2019). Expert workshop on pelagic spatial planning for the eastern subantarctic region (domains 4, 5 and 6).
- Makhado, A. B. (2023). Ecoregionalisation of the pelagic zone in the subantarctic and subtropical indian ocean. *SC-CAMLR*, 42(08).
- Marohn, L., Schaber, M., Freese, M., Pohlmann, J. D., Wysujack, K., Czudaj, S., Blancke, T., and Hanel, R. (2021). Distribution and diel vertical migration of mesopelagic fishes in the Southern Sargasso Sea — observations through hydroacoustics and stratified catches. *Marine Biodiversity*, 51(6) :87.
- Marques, T. P., Cote, M., Rezvanifar, A., Albu, A. B., Ersahin, K., Mudge, T., and Gauthier, S. (2021). Instance segmentation-based identification of pelagic species in acoustic backscatter data. In *Proceedings of the IEEE/CVF Conference on Computer Vision and Pattern Recognition*, pages 4378–4387.
- Marshall, N. (1960). Swimbladder structure of deep-sea fishes in relation to their systematics and biology. *Discov. Rep.*, pages 1–121.
- Martin, A., Boyd, P., Buesseler, K., Cetinic, I., Claustre, H., Giering, S., Henson, S., Irigoien, X., Kriest, I., Memery, L., et al. (2020). The oceans' twilight zone must be studied now, before it is too late. *Nature*, 580(7801) :26–28.
- Martini, S. and Haddock, S. H. D. (2017). Quantification of bioluminescence from the surface to the deep sea demonstrates its predominance as an ecological trait. *Scientific Reports*, 7(1) :45750.

- Martini, S., Kuhnz, L., Mallefet, J., and Haddock, S. H. D. (2019). Distribution and quantification of bioluminescence as an ecological trait in the deep sea benthos. *Scientific Reports*, 9(1) :14654.
- Mastail, M. and Battaglia, A. (1978). Amélioration de la conservation des pigments du zooplancton.
- McClain, C. R., Fougerolle, M. F., Rex, M. A., and Welch, J. (2001). MOCNESS estimates of the size and abundance of a pelagic gonostomatid fish *Cyclothone pallida* off the Bahamas. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 81(5) :869–871.
- McIntosh, E. J., Chapman, S., Kearney, S. G., Williams, B., Althor, G., Thorn, J. P. R., Pressey, R. L., McKinnon, M. C., and Grenyer, R. (2018). Absence of evidence for the conservation outcomes of systematic conservation planning around the globe : a systematic map. *Environmental Evidence*, 7(1) :22.
- McMahon, C. R., Hindell, M. A., Charrassin, J.-B., Corney, S., Guinet, C., Harcourt, R., Jonsen, I., Trebilco, R., Williams, G., and Bestley, S. (2019). Finding mesopelagic prey in a changing Southern Ocean. *Scientific Reports*, 9(1) :19013.
- McWilliams, J. C. (2016). Submesoscale currents in the ocean. *Proceedings of the Royal Society A : Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 472(2189) :20160117.
- Morley, S. A., Abele, D., Barnes, D. K. A., Cárdenas, C. A., Cotté, C., Gutt, J., Henley, S. F., Höfer, J., Hughes, K. A., Martin, S. M., Moffat, C., Raphael, M., Stammerjohn, S. E., Suckling, C. C., Tulloch, V. J. D., Waller, C. L., and Constable, A. J. (2020). Global Drivers on Southern Ocean Ecosystems : Changing Physical Environments and Anthropogenic Pressures in an Earth System. *Frontiers in Marine Science*, 7 :547188.
- Morrow, R., Fu, L.-L., Arduin, F., Benkiran, M., Chapron, B., Cosme, E., d'Ovidio, F., Farrar, J. T., Gille, S. T., Lapeyre, G., et al. (2019). Global observations of fine-scale ocean surface topography with the surface water and ocean topography (swot) mission. *Frontiers in Marine Science*, 6 :232.
- Moseley, H. N. (1880). Deep-sea dredging and life in the deep sea. *Nature*, 21 :591–593.
- Motoda, S. (1959). Devices of simple plankton apparatus.
- Muntoni, M., Devillers, R., and Koen-Alonso, M. (2019). Science should not be left behind during the design of a marine protected area : meeting conservation priorities while integrating stakeholder interests. *Facets*, 4(1) :472–492.
- Murphy, E. J., Johnston, N. M., Hofmann, E. E., Phillips, R. A., Jackson, J. A., Constable, A. J., Henley, S. F., Melbourne-Thomas, J., Trebilco, R., Cavanagh, R. D., Tarling, G. A., Saunders, R. A., Barnes, D. K. A., Costa, D. P., Corney, S. P., Fraser, C. I., Höfer, J., Hughes, K. A., Sands, C. J., Thorpe, S. E., Trathan, P. N., and Xavier, J. C. (2021). Global Connectivity of Southern Ocean Ecosystems. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9 :624451.
- Murray and Hjort (1912). The depths of the oceans.
- Murray, T. S., Elston, C., Parkinson, M. C., Filmlalter, J. D., and Cowley, P. D. (2022). A Decade of South Africa's Acoustic Tracking Array Platform : An Example of a Successful Ocean Stewardship Programme. *Frontiers in Marine Science*, 9 :886554.
- Naik, R. K., George, J., Soares, M., Anilkumar, N., Mishra, R., Roy, R., Bhaskar, P., Sivadas, S., Murukesh, N., Chacko, R., et al. (2020). Observations of surface water phytoplankton community in the Indian Ocean : A transect from tropics to polar latitudes. *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*, 178 :104848.
- Nelson, D. R., McKibben, J. N., Strong, W. R., Lowe, C. G., Sisneros, J. A., Schroeder, D. M., and Lavenberg, R. J. (1997). An acoustic tracking of a megamouth shark, *Megachasma pelagios* : a crepuscular vertical migrator. *Environmental Biology of Fishes*, 49(4) :389–399.

- Nerini, D., Monestiez, P., and Manté, C. (2010). Cokriging for spatial functional data. *Journal of Multivariate Analysis*, 101(2) :409–418.
- O’Leary, B. C. and Roberts, C. M. (2017). The structuring role of marine life in open ocean habitat : importance to international policy. *Frontiers in Marine Science*, 4 :268.
- O’Leary, B. C., Winther-Janson, M., Bainbridge, J. M., Aitken, J., Hawkins, J. P., and Roberts, C. M. (2016). Effective coverage targets for ocean protection. *Conservation Letters*, 9(6) :398–404.
- Olivar, M. P., Hulley, P. A., Castellón, A., Emelianov, M., López, C., Tuset, V. M., Contreras, T., and Molí, B. (2017). Mesopelagic fishes across the tropical and equatorial Atlantic : Biogeographical and vertical patterns. *Progress in Oceanography*, 151 :116–137.
- Orsi, A. H., Whitworth, T., and Nowlin, W. D. (1995). On the meridional extent and fronts of the Antarctic Circumpolar Current. *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers*, 42(5) :641–673.
- O’Sullivan, D. (1983). *A guide to the Pelagic Tunicates of the Southern Ocean and Adjacent Waters*. Number 8 in Anare Research Notes. Department of Science and Technology, Antarctic Division, Kingston, Australia.
- O’Hara, C. C., Frazier, M., and Halpern, B. S. (2021). At-risk marine biodiversity faces extensive, expanding, and intensifying human impacts. *Science*, 372(6537) :84–87.
- Pagniez, C., Fournier, S., Verdier, A.-G., Guéné, M., Hoarau, F., Allibert, S., and Lustenberger, F. (2021). Extension de la réserve naturelle nationale des terres australes françaises. Technical report.
- Pagès, J. (2002). Analyse factorielle multiple appliquée aux variables qualitatives et aux données mixtes. page 34.
- Pakhomov, E., Perissinotto, R., and McQuaid, C. (1994). Comparative structure of the macrozooplankton/ micronekton communities of the Subtropical and Antarctic Polar Fronts. *Marine Ecology Progress Series*, 111 :155–169.
- Park, Y., Park, T., Kim, T., Lee, S., Hong, C., Lee, J., Rio, M., Pujol, M., Ballarotta, M., Durand, I., and Provost, C. (2019). Observations of the Antarctic Circumpolar Current Over the Udintsev Fracture Zone, the Narrowest Choke Point in the Southern Ocean. *Journal of Geophysical Research : Oceans*, 124(7) :4511–4528.
- Parra, S. M., Greer, A. T., Book, J. W., Deary, A. L., Soto, I. M., Culpepper, C., Hernandez, F. J., and Miles, T. N. (2019). Acoustic detection of zooplankton diel vertical migration behaviors on the northern Gulf of Mexico shelf. *Limnology and Oceanography*, 64(5) :2092–2113.
- Pauly, D. and Christensen, V. (1995). Primary production required to sustain global fisheries. *Nature*, 374(6519) :255–257.
- Pauthenet, E., Roquet, F., Madec, G., Guinet, C., Hindell, M., McMahon, C. R., Harcourt, R., and Nerini, D. (2018). Seasonal Meandering of the Polar Front Upstream of the Kerguelen Plateau. *Geophysical Research Letters*, 45(18) :9774–9781.
- Pauthenet, E., Roquet, F., Madec, G., and Nerini, D. (2017). A Linear Decomposition of the Southern Ocean Thermohaline Structure. *Journal of Physical Oceanography*, 47(1) :29–47.
- Pauthenet, E., Roquet, F., Madec, G., Sallée, J.-B., and Nerini, D. (2019). The Thermohaline Modes of the Global Ocean. *Journal of Physical Oceanography*, 49(10) :2535–2552.
- Pauthenet, E., Sallée, J.-B., Schmidtko, S., and Nerini, D. (2021). Seasonal Variation of the Antarctic Slope Front Occurrence and Position Estimated from an Interpolated Hydrographic Climatology. *Journal of Physical Oceanography*, 51(5) :1539–1557.

- Pearre, S. (2003). Eat and run? the hunger/satiation hypothesis in vertical migration : history, evidence and consequences. *Biological Reviews*, 78(1) :1–79.
- Peña, M., Olivar, M. P., Balbín, R., López-Jurado, J. L., Iglesias, M., and Miquel, J. (2014). Acoustic detection of mesopelagic fishes in scattering layers of the balearic sea (western mediterranean). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 71(8) :1186–1197.
- Perrot, Y., Brehmer, P., Habasque, J., Roudaut, G., Behagle, N., Sarré, A., and Lebourges-Dhaussy, A. (2018). Matecho : An Open-Source Tool for Processing Fisheries Acoustics Data. *Acoustics Australia*, 46(2) :241–248.
- Phillips, R. A., Gales, R., Baker, G., Double, M., Favero, M., Quintana, F., Tasker, M. L., Weimerskirch, H., Uhart, M., and Wolfaardt, A. (2016). The conservation status and priorities for albatrosses and large petrels. *Biological Conservation*, 201 :169–183.
- Pielke, R. and Ritchie, J. (2021). Distorting the view of our climate future : The misuse and abuse of climate pathways and scenarios. *Energy Research & Social Science*, 72 :101890.
- Polovina, J. J., Howell, E. A., and Abecassis, M. (2008). Ocean’s least productive waters are expanding. *Geophysical Research Letters*, 35(3).
- Pressey, R. L. and Bottrill, M. C. (2009). Approaches to landscape-and seascape-scale conservation planning : convergence, contrasts and challenges. *Oryx*, 43(4) :464–475.
- Proud, R., Cox, M., Le Guen, C., and Brierley, A. (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., Cox, M. J., and Brierley, A. S. (2017). Biogeography of the Global Ocean’s Mesopelagic Zone. *Current Biology*, 27(1) :113–119.
- Proud, R., Handegard, N. O., Kloser, R. J., Cox, M. J., and Brierley, A. S. (2019). From siphonophores to deep scattering layers : uncertainty ranges for the estimation of global mesopelagic fish biomass. *ICES Journal of Marine Science*, 76(3) :718–733.
- Prowe, A. F., Visser, A. W., Andersen, K. H., Chiba, S., and Kiørboe, T. (2019). Biogeography of zooplankton feeding strategy. *Limnology and Oceanography*, 64(2) :661–678.
- Péron, C., Weimerskirch, H., and Bost, C.-A. (2012). Projected poleward shift of king penguins’ (*Aptenodytes patagonicus*) foraging range at the Crozet Islands, southern Indian Ocean. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, 279(1738) :2515–2523.
- Quere, C. L., Harrison, S. P., Colin Prentice, I., Buitenhuis, E. T., Aumont, O., Bopp, L., Claustre, H., Cotrim Da Cunha, L., Geider, R., Giraud, X., et al. (2005). Ecosystem dynamics based on plankton functional types for global ocean biogeochemistry models. *Global Change Biology*, 11(11) :2016–2040.
- Raclot, T., Groscolas, R., and Cherel, Y. (1998). Fatty acid evidence for the importance of myctophid fishes in the diet of king penguins, aptenodytes patagonicus. *Marine Biology*, 132 :523–533.
- Ramsay, J. O. and Silverman, B. W. (2005). *Functional data analysis*. Springer series in statistics. Springer, New York, 2nd ed edition.
- Raymond, B. (2014). 10.2. pelagic regionalisation. *The Biogeographic Atlas of the Southern Ocean*, pages 418–421.
- Receveur, A., Kestenare, E., Allain, V., Ménard, F., Cravatte, S., Lebourges-Dhaussy, A., Lehodey, P., Mangeas, M., Smith, N., Radenac, M.-H., and Menkes, C. (2020a). Micronekton distribution in the southwest Pacific (New Caledonia) inferred from shipboard-ADCP backscatter data. *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers*, 159 :103237.

- Receveur, A., Menkes, C., Allain, V., Lebourges-Dhaussy, A., Nerini, D., Mangeas, M., and Ménard, F. (2020b). Seasonal and spatial variability in the vertical distribution of pelagic forage fauna in the Southwest Pacific. *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*, 175 :104655.
- Reisinger, R. R., Corney, S., Raymond, B., Lombard, A. T., Bester, M. N., Crawford, R. J. M., Davies, D., Bruyn, P. J. N., Dilley, B. J., Kirkman, S. P., Makhado, A. B., Ryan, P. G., Schoombie, S., Stevens, K. L., Tosh, C. A., Wege, M., Whitehead, T. O., Sumner, M. D., Wotherspoon, S., Friedlaender, A. S., Cotté, C., Hindell, M. A., Ropert-Coudert, Y., and Pistorius, P. A. (2022). Habitat model forecasts suggest potential redistribution of marine predators in the southern Indian Ocean. *Diversity and Distributions*, 28(1) :142–159.
- Reygondeau, G., Guidi, L., Beaugrand, G., Henson, S. A., Koubbi, P., MacKenzie, B. R., Sutton, T. T., Fioroni, M., and Maury, O. (2018). Global biogeochemical provinces of the mesopelagic zone. *Journal of Biogeography*, 45(2) :500–514.
- Reygondeau, G., Longhurst, A., Martinez, E., Beaugrand, G., Antoine, D., and Maury, O. (2013). Dynamic biogeochemical provinces in the global ocean : DYNAMIC BIOGEOCHEMICAL PROVINCES. *Global Biogeochemical Cycles*, 27(4) :1046–1058.
- Richardson, P. L. (1980). Gulf stream ring trajectories. *Journal of Physical Oceanography*, 10(1) :90–104.
- Riera, A., Pilkington, J. F., Ford, J. K., Stredulinsky, E. H., and Chapman, N. R. (2019). Passive acoustic monitoring off vancouver island reveals extensive use by at-risk resident killer whale (orcinus orca) populations. *Endangered Species Research*, 39 :221–234.
- Roberson, L. A., Beyer, H. L., O’Hara, C., Watson, J. E., Dunn, D. C., Halpern, B. S., Klein, C. J., Frazier, M. R., Kuempel, C. D., Williams, B., et al. (2021). Multinational coordination required for conservation of over 90% of marine species. *Global Change Biology*, 27(23) :6206–6216.
- Roberts, C. M., O’Leary, B. C., McCauley, D. J., Cury, P. M., Duarte, C. M., Lubchenco, J., Pauly, D., Sáenz-Arroyo, A., Sumaila, U. R., Wilson, R. W., Worm, B., and Castilla, J. C. (2017). Marine reserves can mitigate and promote adaptation to climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(24) :6167–6175.
- Robinson, C., Steinberg, D. K., Anderson, T. R., Aristegui, J., Carlson, C. A., Frost, J. R., Ghigliione, J.-F., Hernández-León, S., Jackson, G. A., Koppelman, R., Quéguiner, B., Ragueneau, O., Rassoulzadegan, F., Robison, B. H., Tamburini, C., Tanaka, T., Wishner, K. F., and Zhang, J. (2010). Mesopelagic zone ecology and biogeochemistry – a synthesis. *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*, 57(16) :1504–1518.
- Roman, J., Estes, J. A., Morissette, L., Smith, C., Costa, D., McCarthy, J., Nation, J., Nicol, S., Pershing, A., and Smetacek, V. (2014). Whales as marine ecosystem engineers. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 12(7) :377–385.
- Roquet, F., Park, Y.-H., Guinet, C., Bailleul, F., and Charrassin, J.-B. (2009). Observations of the Fawn Trough Current over the Kerguelen Plateau from instrumented elephant seals. *Journal of Marine Systems*, 78(3) :377–393.
- Ross, J. (1819). A voyage of discovery, made under the orders of the admiralty, in his majesty’s ships isabella and alexander, for the purpose of exploring baffin’s bay, and enquiring into the probability of a north-west passage. (*No Title*).
- Ryan, T. E., Downie, R. A., Kloser, R. J., and Keith, G. (2015). Reducing bias due to noise and attenuation in open-ocean echo integration data. *ICES Journal of Marine Science*, 72(8) :2482–2493.
- Saba, G. K., Burd, A. B., Dunne, J. P., Hernández-León, S., Martin, A. H., Rose, K. A., Salisbury, J., Steinberg, D. K., Trueman, C. N., Wilson, R. W., et al. (2021). Toward a better understanding of fish-based contribution to ocean carbon flux. *Limnology and Oceanography*, 66(5) :1639–1664.

- Sabine, C. L., Feely, R. A., Gruber, N., Key, R. M., Lee, K., Bullister, J. L., Wanninkhof, R., Wong, C., Wallace, D. W., Tilbrook, B., et al. (2004). The oceanic sink for anthropogenic CO_2 . *science*, 305(5682) :367–371.
- Sala, E. and Giakoumi, S. (2018). No-take marine reserves are the most effective protected areas in the ocean. *ICES Journal of Marine Science*, 75(3) :1166–1168.
- Sallée, J.-B. (2018). Southern Ocean Warming. *Oceanography*, 31(2).
- Sarmiento-Lezcano, A. N., Olivar, M. P., Caballero, M. J., Couret, M., Hernández-León, S., Castellón, A., and Peña, M. (2023). Swimbladder properties of *Cyclothone* spp. in the northeast Atlantic Ocean and the Western Mediterranean Sea. *Frontiers in Marine Science*, 10 :1093982.
- Saunders, R. A., Collins, M. A., Stowasser, G., and Tarling, G. A. (2017). Southern ocean mesopelagic fish communities in the scotia sea are sustained by mass immigration. *Marine Ecology Progress Series*, 569 :173–185.
- Schlüter, L., Henriksen, P., Nielsen, T. G., and Jakobsen, H. H. (2011). Phytoplankton composition and biomass across the southern Indian Ocean. *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers*, 58(5) :546–556.
- Schott, F. A., Xie, S.-P., and McCreary, J. P. (2009). Indian Ocean circulation and climate variability. *Reviews of Geophysics*, 47(1) :RG1002.
- Schwalm, C. R., Glendon, S., and Duffy, P. B. (2020). RCP8.5 tracks cumulative CO_2 emissions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(33) :19656–19657.
- Schwarz, G. (1978). Estimating the dimension of a model.
- Scrucca, L., Fop, M., Murphy, Brendan, T., and Raftery, E., A. (2016). mclust 5 : Clustering, Classification and Density Estimation Using Gaussian Finite Mixture Models. *The R Journal*, 8(1) :289.
- Selig, E. R., Turner, W. R., Troëng, S., Wallace, B. P., Halpern, B. S., Kaschner, K., Lascelles, B. G., Carpenter, K. E., and Mittermeier, R. A. (2014). Global priorities for marine biodiversity conservation. *PloS one*, 9(1) :e82898.
- Sergi, S. (2021). *Nutrient input from seamounts and hydrothermal vents in the Southern Ocean : impacts on the pelagic ecosystems and implications for conservation*. PhD thesis, Sorbonne Université.
- Sergi, S., Baudena, A., Cotté, C., Ardyna, M., Blain, S., and d’Ovidio, F. (2020). Interaction of the Antarctic Circumpolar Current With Seamounts Fuels Moderate Blooms but Vast Foraging Grounds for Multiple Marine Predators. *Frontiers in Marine Science*, 7 :416.
- Simmonds, J. and MacLennan, D. N. (2008). *Fisheries acoustics : theory and practice*. John Wiley & Sons.
- Spilhaus, A. F. (1942). Maps of the whole world ocean. *Geographical Review*, 32(3) :431–435.
- St. John, M. A., Borja, A., Chust, G., Heath, M., Grigorov, I., Mariani, P., Martin, A. P., and Santos, R. S. (2016). A Dark Hole in Our Understanding of Marine Ecosystems and Their Services : Perspectives from the Mesopelagic Community. *Frontiers in Marine Science*, 3.
- Standal, D. and Grimaldo, E. (2021). Lost in translation? Practical- and scientific input to the mesopelagic fisheries discourse. *Marine Policy*, 134 :104785.
- Steinberg, D. K. and Landry, M. R. (2017). Zooplankton and the ocean carbon cycle. *Annual review of marine science*, 9 :413–444.

- Strzepek, R. F., Maldonado, M. T., Hunter, K. A., Frew, R. D., and Boyd, P. W. (2011). Adaptive strategies by southern ocean phytoplankton to lessen iron limitation : Uptake of organically complexed iron and reduced cellular iron requirements. *Limnology and Oceanography*, 56(6) :1983–2002.
- Sund, O. (1935). Echo sounding in fishery research. *Nature*, 135(3423) :953–953.
- Sutton, T., Porteiro, F., Heino, M., Byrkjedal, I., Langhelle, G., Anderson, C., Horne, J., Søyland, H., Falkenhaus, T., Godø, O., et al. (2008). Vertical structure, biomass and topographic association of deep-pelagic fishes in relation to a mid-ocean ridge system. *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*, 55(1-2) :161–184.
- 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(6) :1508–1527.
- Sutton, T. T., Clark, M. R., Dunn, D. C., Halpin, P. N., Rogers, A. D., Guinotte, J., Bograd, S. J., Angel, M. V., Perez, J. A. A., Wishner, K., Haedrich, R. L., Lindsay, D. J., Drazen, J. C., Vereshchaka, A., Piatkowski, U., Morato, T., Błachowiak-Samołyk, K., Robison, B. H., Gjerde, K. M., Pierrot-Bults, A., Bernal, P., Reygondeau, G., and Heino, M. (2017). A global biogeographic classification of the mesopelagic zone. *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers*, 126 :85–102.
- Swart, N. C., Gille, S. T., Fyfe, J. C., and Gillett, N. P. (2018). Recent southern ocean warming and freshening driven by greenhouse gas emissions and ozone depletion. *Nature Geoscience*, 11(11) :836–841.
- Tanet, L., Martini, S., Casalot, L., and Tamburini, C. (2020). Reviews and syntheses : Bacterial bioluminescence–ecology and impact in the biological carbon pump. *Biogeosciences*, 17(14) :3757–3778.
- Tanhua, T., Pouliquen, S., Hausman, J., O'brien, K., Bricher, P., De Bruin, T., Buck, J. J., Burger, E. F., Carval, T., Casey, K. S., et al. (2019). Ocean fair data services. *Frontiers in Marine Science*, 6 :440.
- Team, R. C. (2022). R : A language and environment for statistical computing.
- Thiers, L., Delord, K., Barbraud, C., Phillips, R. A., Pinaud, D., and Weimerskirch, H. (2014). Foraging zones of the two sibling species of giant petrels in the indian ocean throughout the annual cycle : implication for their conservation. *Marine Ecology Progress Series*, 499 :233–248.
- Thomson, C. W. (1873). *The Depths of the Sea : An Account of the General Results of the Dredging Cruises of HMSS" Porcupine" and" Lightning" During the Summers of 1868, 1869, and 1870...* Macmillan.
- Thomson, C. W. (1878). *The Voyage of the" Challenger." : The Atlantic ; a Preliminary Account of the General Results of the Exploring Voyage of HMS" Challenger" During the Year 1873 and the Early Part of the Year 1876*, volume 1. Harper & Brothers.
- Tollefson, J. (2020). Enter the twilight zone : scientists dive into the oceans' mysterious middle. *Nature*.
- Torterotot, M., Béseau, J., Perrier de la Bathie, C., and Samaran, F. (2022). Assessing marine mammal diversity in remote Indian Ocean regions, using an acoustic glider. *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*, 206 :105204.
- Tournier, M., Goulet, P., Fonvielle, N., Nerini, D., Johnson, M., and 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.
- Trebilco, R., Melbourne-Thomas, J., and Constable, A. J. (2020). The policy relevance of Southern Ocean food web structure : Implications of food web change for fisheries, conservation and carbon sequestration. *Marine Policy*, 115 :103832.

- Trenkel, V., Ressler, P., Jech, M., Giannoulaki, M., and Taylor, C. (2011). Underwater acoustics for ecosystem-based management : state of the science and proposals for ecosystem indicators. *Marine Ecology Progress Series*, 442 :285–301.
- Trenkel, V. M. and Berger, L. (2013). A fisheries acoustic multi-frequency indicator to inform on large scale spatial patterns of aquatic pelagic ecosystems. *Ecological Indicators*, 30 :72–79.
- Truong, C., Oudre, L., and Vayatis, N. (2020). Selective review of offline change point detection methods. *Signal Processing*, 167 :107299.
- Tsang-Hin-Sun, E., Royer, J.-Y., and Leroy, E. C. (2015). Low-frequency sound level in the southern indian ocean. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 138(6) :3439–3446.
- Turnbull, J. W., Johnston, E. L., and Clark, G. F. (2021). Evaluating the social and ecological effectiveness of partially protected marine areas. *Conservation Biology*, 35(3) :921–932.
- Turner (2015). Zooplankton fecal pellets, marine snow, phytodetritus and the ocean’s biological pump. *Progress in Oceanography*, 130(5) :205–248.
- Tzortzis, R., Doglioli, A. M., Barrillon, S., Petrenko, A. A., d’Ovidio, F., Izard, L., Thyssen, M., Pascual, A., Barceló-Llull, B., Cyr, F., et al. (2021). Impact of moderately energetic fine-scale dynamics on the phytoplankton community structure in the western mediterranean sea. *Biogeosciences*, 18(24) :6455–6477.
- Tzortzis, R., Doglioli, A. M., Messié, M., Barrillon, S., Petrenko, A. A., Izard, L., Zhao, Y., d’Ovidio, F., Dumas, F., and Gregori, G. (2023). The contrasted phytoplankton dynamics across a frontal system in the southwestern mediterranean sea. *Biogeosciences*, 20(16) :3491–3508.
- Uitz, J., Claustre, H., Griffiths, F. B., Ras, J., Garcia, N., and Sandroni, V. (2009). A phytoplankton class-specific primary production model applied to the kerguelen islands region (southern ocean). *Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers*, 56(4) :541–560.
- Underwood, M. J., García-Seoane, E., Klevjer, T. A., Macaulay, G. J., and Melle, W. (2020). An acoustic method to observe the distribution and behaviour of mesopelagic organisms in front of a trawl. *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography*, 180 :104873.
- UNESCO (2009). Global open oceans and deep seabed (goods) - biogeographic classification. *UNESCO-IOC. (IOCTechnical Series)*, 84.
- Urmy, S. S. and Benoit-Bird, K. J. (2021). Fear dynamically structures the ocean’s pelagic zone. *Current Biology*, 31(22) :5086–5092.e3.
- Urmy, S. S., Horne, J. K., and Barbee, D. H. (2012). Measuring the vertical distributional variability of pelagic fauna in Monterey Bay. *ICES Journal of Marine Science*, 69(2) :184–196.
- Vacquié-Garcia, J., Guinet, C., Laurent, C., and Bailleul, F. (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.
- Valinassab, T., Pierce, G. J., and Johannesson, K. (2007). Lantern fish (*Benthosema pterotum*) resources as a target for commercial exploitation in the Oman Sea. *Journal of Applied Ichthyology*, 23(5) :573–577.
- Vecchione, M., Falkenhaus, T., Sutton, T., Cook, A., Gislason, A., Hansen, H. O., Heino, M., Miller, P. I., Piatkowski, U., Porteiro, F., Sjøiland, H., and Bergstad, O. A. (2015). The effect of the North Atlantic Subpolar Front as a boundary in pelagic biogeography decreases with increasing depth and organism size. *Progress in Oceanography*, 138 :105–115.
- Vereshchaka, A. L., Lunina, A. A., and Mikaelyan, A. S. (2022). Surface chlorophyll concentration as a mesoplankton biomass assessment tool in the southern ocean region. *Global Ecology and Biogeography*, 31(3) :405–424.

- Wang, J.-L., Chiou, J.-M., and Müller, H.-G. (2016). Functional data analysis. *Annual Review of Statistics and its application*, 3 :257–295.
- Ward Jr, J. H. and Hook, M. E. (1963). Application of an hierarchical grouping procedure to a problem of grouping profiles. *Educational and Psychological Measurement*, 23(1) :69–81.
- Warren, J. (2001). In situ measurements of acoustic target strengths of gas-bearing siphonophores. *ICES Journal of Marine Science*, 58(4) :740–749.
- Warren, J. D. (2012). Counting critters in the sea using active acoustics. *Acoust. Today*, 8 :25–34.
- Webb, T. J., Vanden Berghe, E., and O’Dor, R. (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(8) :e10223.
- Weimerskirch, H., Le Bouard, F., Ryan, P. G., and Bost, C. (2018). Massive decline of the world’s largest king penguin colony at Ile aux Cochons, Crozet. *Antarctic Science*, 30(4) :236–242.
- Weston, D. E. (1967). Sound propagation in the presence of bladder fish. *Underwater acoustics*, 2 :55–88.
- Wiebe, P. H., Chu, D., Kaartvedt, S., Hundt, A., Melle, W., Ona, E., and Batta-Lona, P. (2010). The acoustic properties of *Salpa thompsoni*. *ICES Journal of Marine Science*, 67(3) :583–593.
- Willis, J. (2014). Whales maintained a high abundance of krill ; both are ecosystem engineers in the southern ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 513 :51–69.
- Woods, B. L., Van De Putte, A. P., Hindell, M. A., Raymond, B., Saunders, R. A., Walters, A., and Trebilco, R. (2023). Species distribution models describe spatial variability in mesopelagic fish abundance in the Southern Ocean. *Frontiers in Marine Science*, 9 :981434.
- Yasuma, H., Yamamura, O., and Pakhomov, E. (2010). Comparison between acoustic estimates. *Report of the Advisory Panel on Micronekton Sampling Inter-Calibration Experiment*, pages 51–57.
- Young, R. E., Roper, C. F., and Walters, J. (1979). Eyes and extraocular photoreceptors in mid-water cephalopods and fishes : their roles in detecting downwelling light for counterillumination. *Marine Biology*, 51 :371–380.
- Youngbluth, M. J. (1975). The vertical distribution and diel migration of euphausiids in the central waters of the eastern South Pacific. *Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts*, 22(8) :519–536.