



HAL
open science

Évaluation des performances d'acquisition et des types de proies consommées par les femelles éléphants de mer de la Péninsule Valdés et des Îles Kerguelen

Nolwenn Dameron

► **To cite this version:**

Nolwenn Dameron. Évaluation des performances d'acquisition et des types de proies consommées par les femelles éléphants de mer de la Péninsule Valdés et des Îles Kerguelen. Sciences de l'environnement. 2020. dumas-03038305

HAL Id: dumas-03038305

<https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-03038305v1>

Submitted on 3 Dec 2020

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.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0 International License



AGROCAMPUS OUEST

CFR Angers CFR Rennes

Année universitaire : 2019 - 2020	Mémoire de fin d'études <input checked="" type="checkbox"/> d'Ingénieur de l'Institut Supérieur des Sciences agronomiques, agroalimentaires, horticoles et du paysage <input type="checkbox"/> de Master de l'Institut Supérieur des Sciences agronomiques, agroalimentaires, horticoles et du paysage <input type="checkbox"/> d'un autre établissement (étudiant arrivé en M2)
Spécialité :	
Génie de l'Environnement	
Spécialisation (et option éventuelle) : PAM-EQ	

Evaluation des performances d'acquisition et des types de proies consommées par les femelles éléphants de mer de la Péninsule Valdés et des Îles Kerguelen

Par : Nolwenn DAMERON

Soutenu à RENNES, le 18/09/2020

Devant le jury composé de :

Président : Ivan BERNEZ, enseignant-chercheur à Agrocampus Ouest

Maître de stage : Christophe GUINET, DR CEBC CNRS

Enseignant référent : Manuel PLANTEGENEST, enseignant-chercheur à Agrocampus Ouest

Autres membres du jury (Nom, Qualité) :

Sami Hassani, Directeur Centre Conservation Faune Aquatique et Coordinateur Réseau Echouage Atlantique, Océanopolis

Les analyses et les conclusions de ce travail d'étudiant n'engagent que la responsabilité de son auteur et non celle d'AGROCAMPUS OUEST

Ce document est soumis aux conditions d'utilisation «Paternité-Pas d'Utilisation Commerciale-Pas de Modification 4.0 France» disponible en ligne <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/deed.fr>



Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier chaleureusement mon maître de stage, Christophe Guinet, directeur du CEBC, de m'avoir permis de réaliser ce stage au sein de l'équipe « Prédateurs Marins ». Merci beaucoup d'avoir partagé avec moi ta passion pour les éléphants de mer et tes connaissances en biologie polaire.

Je remercie aussi mon tuteur de stage, Manuel Plantegenest, pour ces conseils et corrections tout au long de mon stage et lors de la rédaction de ce rapport de stage.

Je tiens aussi à remercier Baptiste Picard pour m'avoir aidée et conseillée lors du traitement des données, notamment sur MATLAB. Merci d'avoir été présent malgré la distance causée par le confinement lorsque je me perdais dans les scripts. Merci aussi pour les relectures qui m'ont aidée à clarifier ce rapport.

Un grand merci aussi à Julie Mestre et Martin Tournier pour leurs précieux conseils lors de l'analyse statistique des données et de la rédaction de ce rapport. Merci aussi pour l'agréable ambiance dans le bureau.

Merci aussi à Maëlle Oberlin, Mathilde Chevallay et Erwan Piot pour leur aide avec R tout au long du stage et les bons moments passés ensemble.

Merci à mes extraordinaires colocataires et amis Mathias, Sydney, Léopold, Aésane et Nicolas. Merci pour tous ces instants, plus ou moins sérieux, partagés qui ont rendu cette expérience dans l'univers chizéen inoubliable. Merci de m'avoir appris à lâcher prise dans tous les sens du terme.

Enfin, je remercie tous les stagiaires, doctorants et l'ensemble du personnel du CEBC pour la bonne ambiance au sein du laboratoire.

Avant-propos

Islande, août 2018. Terre ancestrale où vécurent les vikings, guerriers des océans. Je pose le pied sur cette île qui m'a tant fait rêver. L'énergie de cette île me fait ressentir un bien-être infini. Je vais rester sur cette terre magique pendant quatre mois. Une expérience merveilleuse, presque irréelle. Quatre mois en mer où je navigue aux côtés des géants des mers. Quatre mois où je pense pouvoir à mon humble niveau participer à approfondir les connaissances sur les cétacés de la baie de Skjálfandi. Je crois même espérer faire une découverte unique qui me propulsera loin dans la recherche en biologie marine. Un rêve bien illusoire. Pourtant, je crois bien avoir fait la plus belle des découvertes sur cette terre de glace et de feu. Je me suis découverte moi-même. Intérieurement. Emotionnellement. Spirituellement. Trop longtemps cachée derrière un masque, c'est au nord de ce monde glacial que j'ai trouvé en moi un feu alors inconnu.

Ma première rencontre avec une baleine restera à jamais gravée dans ma mémoire. Surexcitée, je ne prends pas la peine d'ouvrir mes valises et je cours embarquer sur le beau Garðar, un ancien navire de pêche reconverti en bateau de whale-watching. Ce grand vaisseau m'emmène loin au large des côtes de Húsavík. Ce jour-ci, ni le soleil ni les baleines ne sont au rendez-vous. Pourtant, après plus d'une heure de recherche en mer, elle apparaît. Un souffle gigantesque jaillit du fond de l'océan. Au fur et à mesure que diminue la distance qui me sépare de ce géant des mers, je distingue son corps se dessiner sous la surface. J'aperçois le haut de son dos, sa nageoire dorsale puis ses grandes ailes blanches qui lui servent de nageoires. Un ange dans l'océan. Une puissante vague d'amour m'envahit. Un amour profond et sans fin pour cette nature qui continue de m'émerveiller davantage chaque jour. Pendant quatre mois, je n'ai cessé de tomber chaque jour un peu plus amoureuse de cet océan mystérieux. J'ai su à cet instant que je ne pourrais jamais vivre loin de lui. J'ai su à cet instant que je voulais œuvrer et participer activement à la préservation de ce monde aquatique et de ses gardiens.

Le retour à une vie urbaine fut difficile mais je suis rapidement repartie vivre près du grand bleu. Un été entier sur l'archipel des Glénan où j'ai pu partager avec les jeunes et les adultes mon amour pour l'océan et la nature. Après avoir commencé à croire en moi en Islande, la vie en communauté sur ces îles bretonnes m'a aidée à retrouver la foi en l'humain. Peut-être est-ce idéaliste, je ne sais pas mais je veux croire qu'il y a du bon en chacun de nous et que la solidarité est une vraie force. Sur ces îles au large des côtes bretonnes, la solidarité, la bienveillance et le respect sont les grandes valeurs qui guident les navigateurs. Que ce soit

en cuisine ou en mer, chaque personne a son utilité et permet ainsi au groupe d'avancer dans la bonne direction. J'ai appris au cours de l'été 2019 que même face à une tempête, nous pouvons nous en sortir si seulement nous savons demander de l'aide et se serrer les coudes tous ensemble. En mer, faire confiance à ses équipiers n'est pas une question de choix. La vie est si fragile, une vague un peu plus forte que les autres peut suffire à noyer le plus solide marin.

Tout naturellement, j'ai cherché à allier ma passion pour l'océan à mes études scientifiques. Je voulais voyager, partir loin et j'ai ainsi postulé auprès de tous les centres de recherche en biologie et écologie marine en Nouvelle Calédonie et Polynésie Française. Après avoir reçu autant de réponses négatives que de candidatures envoyées, j'ai décidé d'envoyer ma candidature au Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, plus particulièrement à Christophe Guinet, scientifique passionné par l'océan, les milieux polaires et les éléphants de mer. Quelques jours après, j'avais une réponse de sa part et un stage dans l'équipe « Prédateurs marins ». Et me voilà en route pour un voyage scientifique au cœur des îles Kerguelen et de la Péninsule Valdés pour essayer de comprendre les performances de pêches d'éléphants de mer de ces deux colonies géographiquement éloignées. En cette période si particulière où nous devons nous confiner pour mieux nous protéger et protéger les autres, j'ai compris que le voyage n'était pas une question de mobilité géographique mais d'ouverture d'esprit. Garder un esprit ouvert afin d'apprendre, découvrir et aimer chaque jour davantage. J'ai beaucoup voyagé au cours de ces 6 mois de stage et je suis remplie de gratitude pour cette expérience unique qui m'a permis de grandir et d'évoluer sur de nombreux points. Je vais arrêter ici ce partage d'expérience et je vous laisse avec cette citation de Sylvia Earle qui résonne beaucoup en moi et je l'espère, en vous aussi :

“With every drop of water you drink, every breath you take, you're connected to the sea. No matter where on Earth you live.”

Liste des abréviations

EMS : Eléphant de mer

KER : Kerguelen

PV : Péninsule Valdés

TCP : Tentative de captures de proies

T_{200} : Température de l'eau mesurée à 200 m de profondeur

L_{150}/L_0 : Différence d'intensité lumineuse entre la surface et la profondeur 150 m

Liste des illustrations

Figures

Figure 1 : Cycle annuel des éléphants de mer femelles

Figure 2 : Localisation des sites d'étude et des fronts océaniques dans l'océan austral

Figure 3 : (A) Représentation schématique d'une plongée de dérive et (B) exemple d'une série temporelle de taux de dérive

Figure 4 : Trajets parcourus par les éléphants de mer femelles originaires des Îles Kerguelen (A) et par les éléphants de mer femelles originaires de la Péninsule Valdés (B) en 2018 et 2019

Figure 5 : Répartition des plongées en fonction des périodes de la journée et des classes de températures

Figure 6 : Taux de dérive au départ, taux de dérive au retour et variation du taux de dérive en fonction de la localité des individus

Tableaux

Table 1 : Récapitulatif des individus équipés et des balises posées en 2018 et 2019 aux Îles Kerguelen et en Péninsule Valdés

Table 2 : Durées et profondeurs de plongées moyennes en fonction de la localité et de la phase de la journée

Table 3 : Effet de la localité, T_{200} et L_{150}/L_0 sur la profondeur maximale de plongée

Table 4 : Durées moyennes de la phase de fond en fonction de la localité et de la phase de la journée

Table 5 : Effet de la localité, T_{200} , L_{150}/L_0 , la profondeur de plongée, la durée de la phase de fond et le nombre de TCP en phase de fond sur l'effort de nage en phase de fond

Table 6 : Effet de la localité, T_{200} , L_{150}/L_0 , la profondeur de plongée, la durée de la phase de fond et l'effort de nage en phase de fond sur le nombre de TCP en phase de fond

Table des matières

I. Introduction	1
1.1. Définition du bio-logging	1
1.2. Interactions entre prédateurs et proies : comprendre la distribution des ressources marines.....	2
1.3. Taux de dérive : estimation de la condition corporelle des animaux en mer	3
1.4. Objectifs de l'étude.....	4
II. Matériel et méthode	5
2.1. Modèle d'étude : l'éléphant de mer du Sud	5
2.2. Sites d'étude	6
2.3. Déploiement des balises sur le terrain.....	7
2.3.1. <i>Déclaration éthique</i>	7
2.3.2. <i>Manipulation des animaux et déploiement des balises</i>	8
2.4. Traitement et analyse des données.....	10
2.4.1. <i>Profils de plongées et données environnementales</i>	10
2.4.2. <i>Estimation du nombre de tentatives de captures de proies</i>	11
2.4.3. <i>Estimation de l'effort de nage</i>	11
2.4.4. <i>Estimation du taux de dérive et lien avec la densité des individus</i>	12
2.5. Analyses statistiques.....	13
III. Résultats	15
3.1. Statistiques descriptives	15
3.2. Profondeur et durée de la plongée	17
3.3. Phase de fond et tentatives de captures de proies	17
3.4. Taux de dérive et condition corporelle des EMS.....	20
IV. Discussion	21
4.1. Comportement de plongée	21
4.2. Tentatives de captures de proies et succès de pêche	23
4.3. Variation de la condition corporelle et nature des proies	25
4.4. Identification des proies : les apports des microsonars embarqués	26
4.5. Perspectives de recherche : suivi de la condition corporelle des animaux en mer ..	27
V. Conclusion	30

I. Introduction

1.1. Définition du bio-logging

Les études sur les prédateurs marins ont longtemps été limitées à l'analyse de leur répartition spatiale, ces animaux se rendant dans des zones difficiles d'accès pour les scientifiques (Guinet *et al.*, 2001). Le bio-logging est défini comme l'utilisation d'appareils miniaturisés portés par les animaux afin d'enregistrer et/ou transmettre des données comportementales, écophysiologiques et/ou environnementales. Cela permet d'étudier les prédateurs marins tels que les pinnipèdes (Biuw *et al.*, 2003; Burns *et al.*, 2004; Bailleul *et al.*, 2007; Guinet *et al.*, 2014), les cétacés (Miller *et al.*, 2016; Narazaki *et al.*, 2018) et les oiseaux marins (Mendez *et al.*, 2016; Austin *et al.*, 2019) dans leur habitat naturel sans perturbation humaine (Rutz and Hays, 2009). La capacité de ces animaux à se rendre des lieux difficiles d'accès à l'homme tels que les milieux hauturiers ou polaires, fait de ces espèces de formidables source d'acquisition de données océanographiques. Actuellement, ces appareils permettent une approche biologique et océanographique des écosystèmes explorés par les animaux bio-échantillonneurs.

Le bio-logging permet de collecter en même temps des données comportementales (e.g. profondeur et durée de plongée, effort de nage investi au cours d'une plongée, nombre de tentatives de captures de proies) et des données environnementales (e.g. température, pression/profondeur, salinité, intensité lumineuse) (Bailleul *et al.*, 2007; Vacquié-Garcia *et al.*, 2012; Cazau *et al.*, 2017). Cela permet de constituer des bases de données permettant de déterminer le comportement des animaux sous la surface de l'océan et de comprendre comment ce comportement varie en fonction des conditions environnementales (Burns *et al.*, 2004; Bailleul *et al.*, 2007; Rodríguez *et al.*, 2013; Thums *et al.*, 2013a; Guinet *et al.*, 2014).

L'une des principales activités des animaux en mer est l'alimentation. La distribution et l'abondance des ressources marines sont fortement influencées par les paramètres océanographiques tels que la température, la salinité et la lumière. Ces paramètres peuvent donc modifier directement ou indirectement le comportement de pêche des prédateurs marins. Par exemple, les myctophidés, ou poissons lanternes, sont chassés par les prédateurs marins tels que les éléphants de mer. Ces poissons bioluminescents (Vacquié-Garcia *et al.*, 2012) sont sensibles aux variations de l'intensité lumineuse et effectuent des migrations nyctémérales : la nuit, ils ont tendance à remonter dans la colonne d'eau et à s'y enfoncer dans la journée (Watanabe *et al.*, 1999; Catul *et al.*, 2011). La migration nyctémérale est considérée comme l'un des plus grands flux de biomasse quotidien sur terre et en mer (Brierley, 2014). L'extension de cette migration dépend des facteurs environnementaux (température, lumière, oxygène dissous) et écologiques tels que le risque de prédation. Les

prédateurs des poissons lanternes ont donc tendance à plonger moins profondément la nuit (Guinet *et al.*, 2014). Etudier le lien entre le comportement de pêche des prédateurs marins et les variables environnementales permet ainsi de déduire l'effet de ces variables sur les niveaux trophiques intermédiaires, en particulier le micronecton (i.e. poissons et calamars) mésopélagique, et sur les prédateurs bio-échantillonneurs eux-mêmes.

1.2. Interactions entre prédateurs et proies : comprendre la distribution des ressources marines

Les animaux marins plongeurs tels que les oiseaux et les pinnipèdes plongent dans l'océan principalement pour se nourrir. L'identification et la quantification des événements de prise alimentaire par les prédateurs peut se faire par différents moyens. La mesure de la température dans l'œsophage ou dans l'estomac constitue l'un d'entre eux. En effet, lors de l'ingestion de proies ectothermiques par des endothermes, en particulier dans les milieux tempérés ou froids, les capteurs enregistrent une diminution de température au niveau de ces organes (Kato *et al.*, 1996; Charrassin *et al.*, 2001). Cependant, dans le cas des sondes de températures stomacales, lorsqu'un prédateur ingère plusieurs proies successivement, il se peut que les rapides variations de température ne soient pas toutes détectées (Ropert-Coudert and Kato, 2006). L'utilisation d'accéléromètres posés sur la mâchoire ou la tête des prédateurs est une autre méthode permettant l'identification des tentatives de captures de proies par les prédateurs. Ces accéléromètres mesurent l'accélération à haute fréquence sur les trois axes (longitudinal, vertical et latéral). Un mouvement rapide de la tête ou de la mâchoire se traduit par de fortes accélérations concomitantes sur les trois axes et est interprété comme une tentative de capture de proie (Sato *et al.*, 2008; Viviant *et al.*, 2010; Gallon *et al.*, 2013; Guinet *et al.*, 2014; Heerah *et al.*, 2019). Les données des accéléromètres permettent aussi de calculer l'effort de nage des animaux au cours des différentes plongées et d'estimer ainsi l'énergie dépensée lors de la recherche alimentaire. En connaissant la localisation en surface entre deux plongées et la profondeur de plongée d'un individu à l'instant où il capture une proie, il est possible de mieux comprendre la répartition spatio-temporelle et l'abondance des proies dans les zones explorées par les animaux. Ces informations permettent aussi de déterminer les zones d'alimentation, les stratégies de pêche des prédateurs étudiés et les paramètres environnementaux associés en surface et dans la colonne d'eau (Bailleul *et al.*, 2010; Dragon *et al.*, 2010; Nordstrom *et al.*, 2013; Guinet *et al.*, 2014; Le Bras *et al.*, 2016; Mendez *et al.*, 2016; Arthur *et al.*, 2017). Les principaux facteurs environnementaux susceptibles d'impacter la distribution des proies sont la température de l'eau, la vitesse du vent, la concentration en chlorophylle (traduisant la teneur en phytoplancton), la profondeur

des thermoclines ainsi que leur gradient en surface. Ces gradients de température permettent notamment de caractériser la présence de fronts océaniques connus pour constituer des habitats de pêche particulièrement favorables (Guinet *et al.*, 2001; Bost *et al.*, 2009; Dragon *et al.*, 2010).

Afin de maximiser la survie et la reproduction d'un individu, il est nécessaire de maintenir un équilibre entre l'énergie acquise par la nourriture et l'énergie nécessaire au fonctionnement du métabolisme et au mouvement (Boggs, 1992). Selon la distribution des proies dans le milieu et la variation des conditions environnementales, les animaux marins plongeurs sont susceptibles de modifier leur comportement de plongée afin d'optimiser le nombre de captures et donc le gain énergétique au cours des différentes plongées (Guinet *et al.*, 2014; Richard *et al.*, 2014; Aoki *et al.*, 2017).

1.3. Taux de dérive : estimation de la condition corporelle des animaux en mer

La condition corporelle des animaux dépend de l'équilibre entre l'assimilation des proies et l'effort nécessaire pour les capturer. La flottabilité des animaux marins plongeurs est définie comme la capacité d'un individu à flotter dans l'océan et permet d'évaluer la condition corporelle des animaux (Richard *et al.*, 2014). Elle est principalement influencée par la densité de l'animal, déterminée par le rapport entre les graisses et les autres composants tissulaires (Crocker *et al.*, 1997; Biuw *et al.*, 2003).

Lors des plongées, les mammifères ou les oiseaux marins utilisent l'oxygène accumulé en surface pour se déplacer, s'alimenter et maintenir leur métabolisme. Afin de se reposer sans avoir besoin de rentrer à terre, des phoques tels que les éléphants de mer effectuent des plongées dites dérives passives (Crocker *et al.*, 1997). Au cours de ces plongées, les animaux cessent toute activité natatoire pendant des périodes de plusieurs minutes et se laissent dériver dans la colonne d'eau. Cela permet aux animaux de se reposer en profondeur. Ce comportement est interprété comme une réponse anti-prédateur, diminuant ainsi le risque de prédation en cas d'immobilité à la surface (Crocker *et al.*, 1997). Une plongée de dérive passive se décompose de la manière suivante : 1) une phase de descente rapide au cours de laquelle l'animal descend activement dans la colonne d'eau, 2) une phase de dérive passive au cours de laquelle l'animal cesse toute activité natatoire et bascule généralement ventre en l'air, 3) une phase de remontée en nage active afin de rejoindre la surface (Crocker *et al.*, 1997). Webb *et al.* (Webb *et al.*, 1998) ont montré que les individus gras et présentant une flottabilité positive avaient tendance à remonter lors des phases de dérive passive tandis que

les animaux maigres présentent une flottabilité négative et ont tendance à couler.

La vitesse verticale (profondeur en fonction du temps) à laquelle l'animal dérive lors de la phase de dérive passive est déterminée par la flottabilité de l'individu et est appelée taux de dérive (Crocker *et al.*, 1997; Biuw *et al.*, 2003; Mitani *et al.*, 2010; Arce *et al.*, 2019). Au cours d'un trajet en mer de plusieurs semaines faisant suite à une période de jeune à terre en période de reproduction, l'animal s'alimente et reconstitue ses réserves, notamment en graisses. Plus le ratio des graisses composant son corps s'accroît, plus sa densité diminue, plus sa flottabilité augmente et moins il dérive rapidement. Dans certains cas, la flottabilité peut même devenir positive et l'individu a alors tendance à remonter vers la surface lors de la phase de dérive passive. Le gain énergétique, la condition corporelle et donc le taux de dérive varient ainsi plus ou moins rapidement selon les zones d'alimentation, les proies ingérées et les stratégies de pêche adoptées (Richard *et al.*, 2016). Suivre les variations du taux de dérive permet donc d'estimer la condition corporelle des animaux marins plongeurs au cours de leur séjour en mer et d'évaluer le succès net de pêche, c'est-à-dire la différence entre l'énergie allouée à l'acquisition des proies (recherche et capture) ainsi qu'au maintien du métabolisme et le gain absolu d'énergie lié à l'ingestion des proies.

1.4. Objectifs de l'étude

En utilisant les données comportementales et environnementales bio-échantillonnées par deux colonies d'éléphants de mer géographiquement éloignées (Kerguelen / Péninsule Valdés), l'objectif de ce stage est d'effectuer une analyse comparative sur le comportement de plongée et les performances de pêche entre ces deux populations qui présentent des tendances démographiques contrastées. La population de la Péninsule Valdés augmente rapidement alors que la population de Kerguelen est en très légère augmentation.

En utilisant les données issues des accéléromètres, le but de ce travail est de déterminer les différences et les ressemblances entre les deux populations d'éléphants de mer en termes de comportement de pêche. Les éléphants de mer plongent à différentes profondeurs selon les proies chassées et les différentes zones de répartition de ces dernières. La première hypothèse est une différence de nature ou de taille de proies entraînant un nombre de captures différent entre les colonies des Îles Kerguelen et de la Péninsule Valdés. Une autre hypothèse envisagée est la suivante : si les animaux passent moins de temps en profondeur ou investissent moins d'énergie dans la recherche alimentaire, cela signifie que les proies sont plus faciles à capturer. Pour répondre à ces questions, les variables suivantes sont étudiées :

1) la profondeur maximale de plongée, 2) la durée de la phase de fond (phase de la plongée où l'animal reste en profondeur et cherche activement ses proies), 3) le nombre de tentatives de captures de proies lors de la phase de fond et 4) l'effort de nage moyen lors de la phase de fond. Cette analyse vise à comprendre si, pour une même masse d'eau (zone aux propriétés physico-chimiques homogènes), les deux populations présentent des comportements similaires ou non.

II. Matériel et méthode

Dans cette étude, deux populations de femelles éléphant de mer ont été étudiées. La colonie des Îles Kerguelen (KER) est étudiée à l'aide du bio-logging depuis 2003 par le Centre d'Etude Biologique de Chizé. L'autre colonie est, quant à elle, étudiée depuis 2018 et se situe au niveau de la Péninsule Valdés (PV) en Argentine.

2.1. Modèle d'étude : l'éléphant de mer du Sud

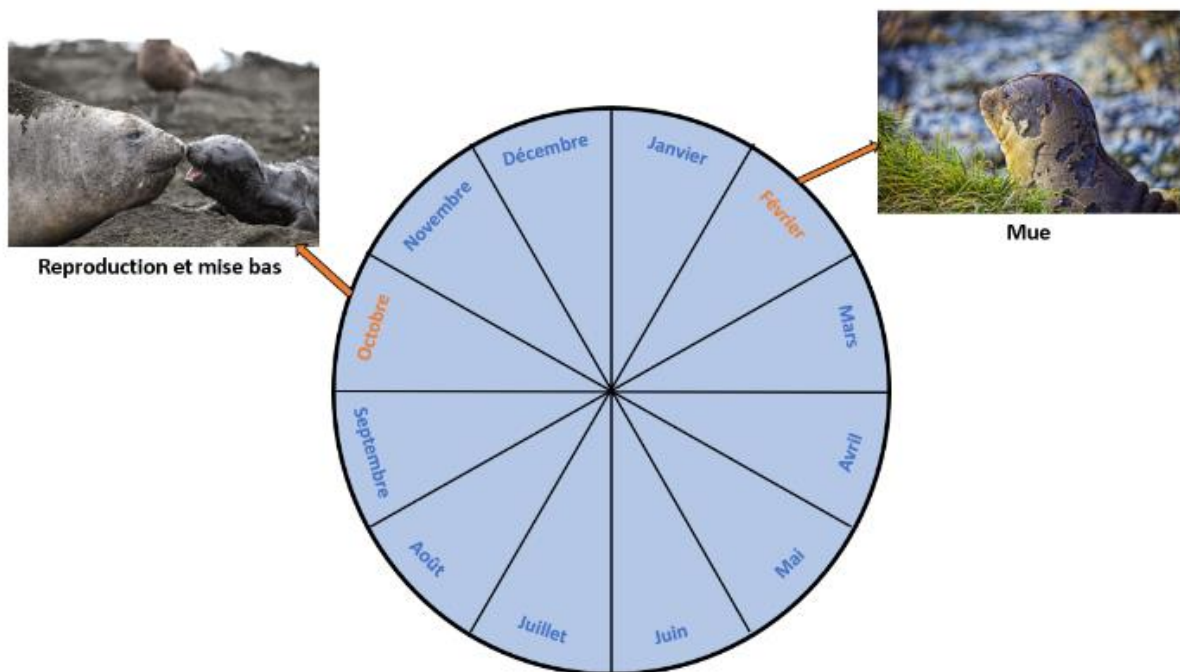


Figure 1 : Cycle annuel des éléphants de mer femelles. En orange, les périodes à terre (mue et reproduction) ; en bleu, les périodes en mer (recherche de nourriture)

L'éléphant de mer austral ou éléphant de mer du Sud (EMS), *Mirounga leonina* (Linnaeus 1758), est le plus grand représentant de la famille des Phocidés, l'une des trois familles de l'ordre des Pinnipèdes. Il passe la plus grande partie de son temps en mer et ne revient à terre que deux fois par an, pour muer et se reproduire (Hindell *et al.*, 1991) (Fig.1). Solitaires en mer, ces phoques se regroupent dans des colonies de plusieurs milliers d'individus lors des périodes de reproduction à terre et reviennent obligatoirement à terre pour effectuer une mue qualifiée de catastrophique. Une fois en mer, et ce pour une période de 3 à 8 mois, les EMS plongent longuement, en continu (environ 60 plongées par jour) et profondément (entre 200 m et plus de 1000 m). Ils ne remontent à la surface que pour respirer pour des durées généralement inférieures à trois minutes entre chaque plongée, tout en se déplaçant sur d'immenses distances (80 km parcourus par jour en moyenne) (Le Boeuf *et al.*, 1988; Hindell *et al.*, 1991). Au cours des plongées, les femelles recherchent leurs proies, principalement constituées de poissons mésopélagiques appartenant pour l'essentiel à la famille des myctophidés (Cherel *et al.*, 2008). Le comportement des EMS est étudié par le moyen de balises collées sur la tête des individus afin de maximiser les chances de localisation lorsqu'ils reviennent à la surface tout en permettant l'enregistrement en continue de données comportementales et environnementales.

2.2. Sites d'étude

Les Îles Kerguelen (49°20'S – 69°20'E – Port-aux-Français) (Fig. 2) forment un archipel français situé au cœur de l'océan austral, constitué d'une île principale, Grande Terre, et de plusieurs îles annexes. D'une superficie totale de 7215 km², cet archipel est l'un des cinq territoires des Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF). Les îles Kerguelen sont baignées par le puissant Courant Circumpolaire Antarctique (Webb, 1993). Au sein de l'océan austral, différentes masses d'eau sont identifiées : la zone subtropicale, la zone subantarctique et la zone antarctique (Orsi *et al.*, 1995). Ces structures homogènes, déterminées par des propriétés physico-chimiques spécifiques, sont séparées les unes des autres par des fronts océaniques (Fig. 2). Grâce à l'apport de nutriments en provenance de l'archipel, les eaux du plateau continental de Kerguelen présentent une forte productivité primaire et constituent des zones d'alimentation pour de nombreux prédateurs marins tels que les éléphants de mer austraux, *Mirounga leonina*, les otaries de Kerguelen, *Arctocephalus gazella* et les manchots royaux, *Aptenodytes patagonicus* (Dragon *et al.*, 2012; Roquet *et al.*, 2009; Tynan, 1997). Cet archipel abrite l'une des plus grandes colonies d'éléphants de mer austraux (Guinet *et al.*, 1999).

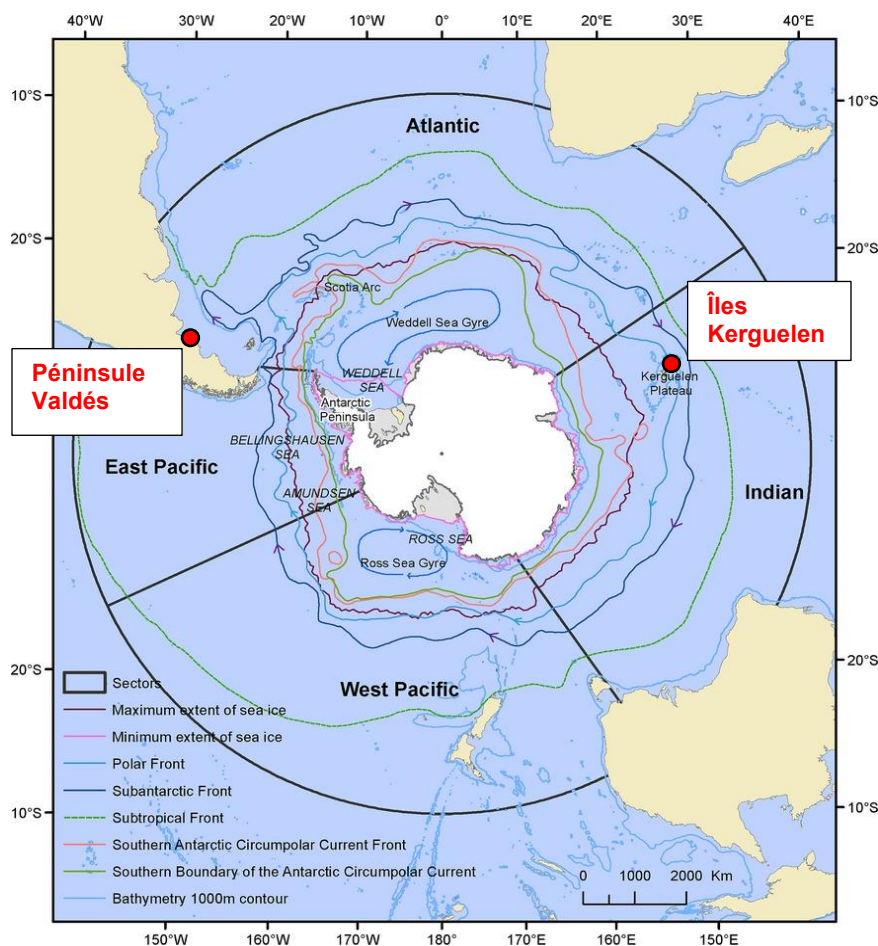


Figure 2 : Localisation des sites d'étude (points rouges : Péninsule Valdés et Îles Kerguelen) et des fronts océaniques dans l'océan austral (Constable *et al.*, 2014)

D'une superficie totale de 3600 km², le site de la Péninsule Valdés (42°31'S – 63°52'W) (Fig. 2) se situe en Argentine. Les eaux froides atlantiques bordant la péninsule présentent des concentrations en phytoplancton équivalent aux grands systèmes d'upwelling côtiers (Pérou, Namibie...) et forment une grande zone d'alimentation permettant à de nombreuses espèces de se nourrir (D'Agostino *et al.*, 2018). Ce site abrite une colonie d'EMS dont le nombre d'individus a fortement augmenté depuis 1975 (Campagna and Lewis, 1992).

2.3. Déploiement des balises sur le terrain

2.3.1. Déclaration éthique

Les travaux menés sur les EMS par l'équipe Prédateurs Marins du Centre d'Etudes Biologiques de Chizé – CNRS sont validés par le comité d'éthique de l'Institut Polaire Français (Institut Paul Emile Victor – IPEV). Le poids des balises n'excède jamais 0.2 % du poids de l'animal. Ce poids est largement en dessous du seuil de 3% autorisé par les comités d'éthique.

Le port des balises ne génère pas de dérangement chez les EMS et n'impacte aucunement la survie, la reproduction, la capacité de nage et le succès de pêche de ces animaux (McMahon *et al.*, 2008).

2.3.2. Manipulation des animaux et déploiement des balises

Au cours des mois d'octobre et novembre 2018 et 2019, des femelles EMS ont été capturées à l'aide d'une capuche en fin de période de lactation. Un anesthésiant est alors injecté en intraveineuse dans le sinus péridural (McMahon *et al.*, 2000). Alternativement, les EMS étaient endormis en injectant l'anesthésiant directement en intramusculaire au moyen d'un système d'injection déporté composé d'une seringue, une tubulure en plastique de 2 mm de diamètre et de 2 m de long et une aiguille, en s'approchant discrètement de l'animal sans capture préalable. Dans les deux cas, les femelles EMS sont anesthésiées avec une injection intraveineuse d'une combinaison 50/50 de tiletamine et zolazepam (Zoletil 100), sur une base ajustable de 0.8 ml pour 100 kg (McMahon *et al.*, 2000). Les femelles ont toutes été mesurées (± 1 cm) mais seules celles de Kerguelen ont été pesées (± 0.5 kg).

Les animaux peuvent être équipés simultanément de plusieurs balises. L'ensemble des individus a été équipé de des balises CTD-SRDL (Conductivity-temperature-depth satellite-relay data logger) réalisées par le SMRU (Unité de Recherche Mammifère Marin – Université de St-Andrews – Ecosse). Ces balises permettent de suivre les déplacements des animaux (latitude et longitude), de reconstituer les profils de plongée « résumés » en 4 points (début de la phase de descente, début et fin de la phase de fond, fin de la phase de remontée) (méthode broken-stick, Roquet *et al.*, 2011) et les profils océanographiques résumés (température et salinité) grâce à une transmission quasi-instantanée des données via le système satellitaire Argos (Argos 1996). Ces données sont transmises via le système Argos sont qualifiées de « données basses fréquences » (BF).

Ces balises permettent, en outre, l'échantillonnage et l'archivage de données hautes fréquences de température (-40 à $+60^{\circ}\text{C}$, $\pm 0.02^{\circ}\text{C}$), salinité (± 0.03 PSU), pression et lumière (5×10^{-2} à 5×10^{-12} $\text{W}\cdot\text{cm}^{-2}$ dans la longueur d'onde bleue) à 1 Hz ainsi que des données d'accélération sur les trois axes. L'accélération est mesurée à la fois sur les axes 1) longitudinal, 2) vertical et 3) latéral afin de pouvoir analyser l'accélération induite par les mouvements de la tête ou du corps de l'animal. L'accélération est échantillonnée à une fréquence de 12 Hz (soit 12 mesures par seconde). Ces données hautes fréquences (HF) sont stockées dans la mémoire interne des appareils. Il est primordial de récupérer les balises afin de pouvoir télécharger les données HF depuis leur mémoire interne. Une fois les données

récupérées, elles donnent accès aux profils de plongées et aux données environnementales associées à fine échelle.

Certains individus ont aussi été équipés avec des balises SPOT (Wildlife Computers™). Elles possèdent une grande autonomie et permettent de transmettre les données de localisation via le système satellitaire Argos à chaque émergence de la balise. Ces balises ont moins de chance de cesser d'émettre avant le retour à terre des EMS, ce qui augmente les chances de retrouver les animaux et les balises qu'ils portent. Ce double marquage Argos permet aussi d'estimer la mortalité en mer des animaux (i.e. les deux balises cessent d'émettre quasi-simultanément) (Cox *et al.*, 2020).

Localité	Eléphant de mer	Date d'équipement	Date de récupération	CTD-SRDL	SPOT	Accélération
KER	2018-32	19/10/2018	12/01/2019	X	X	X
KER	2018-33	19/10/2018	15/01/2019	X	X	X
KER	2018-34	19/10/2018	10/01/2019	X	X	X
KER	2018-35	19/10/2018	04/01/2019	X	X	X
KER	2018-37	20/10/2018	15/01/2019	X		X
KER	2018-38	20/10/2018	07/01/2019	X		X
KER	2018-39	20/10/2018	10/01/2019	X		X
KER	2018-40	20/10/2018	07/01/2019	X		X
KER	2018-41	21/10/2018	05/01/2019	X		X
KER	2019-3	13/10/2019	02/01/2020	X	X	X
KER	2019-4	14/10/2019	04/01/2020	X	X	X
KER	2019-5	15/10/2019	03/01/2020	X	X	X
KER	2019-10	21/10/2019	29/12/2019	X	X	
KER	2019-12	22/10/2019	08/01/2020	X	X	X
KER	2019-14	24/10/2019	04/01/2020	X		X
KER	2019-15	25/10/2019	07/01/2020	X	X	X
PV	2018-44	21/10/2018	29/12/2018	X	X	X
PV	2018-45	21/10/2018	23/02/2018	X		X
PV	2018-46	22/10/2018	29/12/2018	X	X	X
PV	2018-48	23/10/2018	11/01/2019	X	X	X
PV	2018-49	25/10/2018	14/01/2019	X		X
PV	2018-50	25/10/2018	19/01/2019	X		X
PV	2018-51	25/10/2018	02/01/2018	X		X
PV	2019-17	16/10/2019	01/01/2020	X	X	X
PV	2019-19	17/10/2019	01/01/2020	X		X
PV	2019-20	17/10/2019	01/01/2020	X	X	X
PV	2019-21	18/10/2019	01/01/2020	X		X
PV	2019-23	18/10/2019	01/01/2020	X	X	X

Table 1 : Récapitulatif des individus équipés et des balises posées en 2018 et 2019 aux Îles Kerguelen et en Péninsule Valdés

Au total, 30 femelles ont été équipées aux Kerguelen et 19 femelles ont été équipées en Argentine en 2018 et 2019. Le taux de récupération des balises est respectivement de 83% et

100% pour les Îles Kerguelen et pour l'Argentine. Parmi les balises CTD-SRDL récupérées, seulement 60% et 63% étaient fonctionnelles et permettent l'exploitation de l'ensemble des paramètres nécessaires à l'analyse comparative des performances de pêche. Par conséquent, le jeu de donnée est constitué de l'ensemble des plongées de 16 individus originaires des Îles Kerguelen (KER) et de 12 individus originaires de la Péninsule Valdés (PV). Les individus utilisés dans ce travail ainsi que les balises posées sont résumés en Table 1.

2.4. Traitement et analyse des données

Les données HF sont utilisées dans l'intégralité de ce travail. L'ensemble des données HF a été traité et mis en forme sur MATLAB version R2018a (The MathWorks, Natick, MA, USA) en utilisant des codes spécifiques pour les besoins de l'étude. La mise en forme du jeu de données ainsi que les analyses statistiques ont été réalisées sur le logiciel R Studio version 3.6.1 (R Core Team, 2019).

2.4.1. Profils de plongées et données environnementales

Les données HF permettent d'avoir accès aux profils de plongées et aux profils océanographiques à fine échelle. Les plongées inférieures à 15 m de profondeur ne sont pas considérées comme des plongées mais comme une phase durant laquelle l'animal reste proche de la surface pour respirer. A chaque plongée correspond une date, une longitude et une latitude permettant une localisation spatio-temporelle des individus.

Chaque plongée est divisée en trois phases : une phase de descente, une phase de fond et une phase de remontée. Ces phases sont déterminées à l'aide d'un code MATLAB en utilisant la vitesse verticale (variation de la profondeur en fonction du temps) (Dragon *et al.*, 2012; Le Bras *et al.*, 2016). Les phases de descente et de remontée sont caractérisées par des vitesses verticales élevées avec une variation rapide de la profondeur, contrairement à la phase de fond au cours de laquelle la profondeur varie peu en fonction du temps. A chaque plongée est associée une profondeur maximale de plongée, la température à 200 m et la lumière en surface et à 150 m (pris comme limite de la couche inférieure euphotique).

Enfin, chaque plongée est associée à une période de la journée : jour, nuit, aube et crépuscule. Grâce à un programme adapté sur MATLAB, ces périodes sont déterminées à partir de la valeur de l'angle solaire. Pour un angle solaire supérieur à 0°, le soleil est considéré au-dessus de l'horizon donc la phase est diurne. Au contraire, lorsque l'angle solaire est inférieur à -6°

(6° au-dessous de l'horizon), la plongée se fait durant la nuit. Entre 0 et -6°, il s'agit de l'aube et du crépuscule.

Pour constituer le jeu de données utilisé pour l'étude comparative des performances de pêche, chaque plongée est caractérisée par différents paramètres utilisés par la suite pour comparer les populations des Îles Kerguelen et de la Péninsule Valdés. Les paramètres environnementaux sont les suivants : 1) la température à 200 m (T_{200}), 2) l'atténuation de la lumière sur les 150 premiers mètres (soit la différence entre l'intensité lumineuse en surface et à 150 m de profondeur) (L_{150}/L_0), 3) la localité des individus (KER ou PV) et 4) la phase de la journée. Les paramètres comportementaux sont les suivants : 1) la durée totale de la plongée, 2) la durée de la phase de fond, 3) la profondeur moyenne de plongée, 4) l'effort de nage en phase de fond et 5) le nombre de tentatives de captures de proies en phase de fond.

2.4.2. Estimation du nombre de tentatives de captures de proies

Les accéléromètres permettent d'analyser la prise alimentaire des EMS. Les données des accéléromètres sont traitées grâce à un code MATLAB spécifique et permettent d'identifier les tentatives de captures de proies (TCP) (Viviant *et al.*, 2010; Vacquié-Garcia *et al.*, 2015a). Après traitement de l'accélération par un filtre passe-haut ($f > 2.64$ Hz), une TCP est identifiée lorsque les trois axes de l'accélération présentent une valeur élevée. Deux TCP sont considérées distinctes si elles sont séparées d'une seconde ou plus.

A partir de ces données, le nombre de TCP est ensuite estimé pour : 1) l'ensemble de la plongée et 2) la phase de fond de la plongée. Bien qu'il ait été démontré que les EMS pouvaient capturer des proies lors des phases de descente et de remontée, la phase de fond est considérée comme la phase au cours de laquelle la majorité des proies (75% des proies capturées en phase de fond) et ainsi de l'énergie est acquise (Guinet *et al.*, 2014). Dans le cas de cette étude, les TCP et l'effort de nage sont analysés pour la phase de fond uniquement afin de comparer les stratégies de pêche des femelles aux Îles Kerguelen et en Péninsule Valdés.

2.4.3. Estimation de l'effort de nage

Les données des accéléromètres sont traitées grâce à la méthode développée par Viviant *et al.* (Viviant *et al.*, 2010) et Gallon *et al.* (Gallon *et al.*, 2013). L'axe latéral, traduisant le mouvement de gauche à droite, est utilisé afin de déterminer le nombre et l'amplitude des coups de nageoire caudale. Les données de cet axe sont filtrées avec un filtre passe bande afin d'extraire l'activité des palmures arrières. Le nombre de pics présent sur le spectre de fréquence de l'accélération latérale permet d'estimer le nombre de coups de nageoire (Aoki *et*

al., 2011). L'intensité de l'effort de nage est calculée en sommant les valeurs absolues des pics identifiés. L'effort de nage par coup de nageoire a ensuite été calculé afin de pouvoir comparer les deux populations d'éléphants de mer.

2.4.4. Estimation du taux de dérive et lien avec la densité des individus

Le taux de dérive est utilisé pour estimer la densité des individus. Il a été estimé grâce aux données HF, c'est-à-dire à partir des données obtenues par l'accéléromètre (12Hz). Il est primordial d'identifier les plongées de dérive afin d'estimer les taux de dérive (Fig. 3). L'effort de nage est calculé comme précédemment pour chaque seconde de la plongée. Si l'effort de nage instantané fourni par l'animal est inférieur à $0.2 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ pendant 300 secondes au minimum, la plongée est qualifiée de « plongée de dérive ». Il est alors possible de déterminer la vitesse de descente de cette plongée soit le taux de dérive ($\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$).

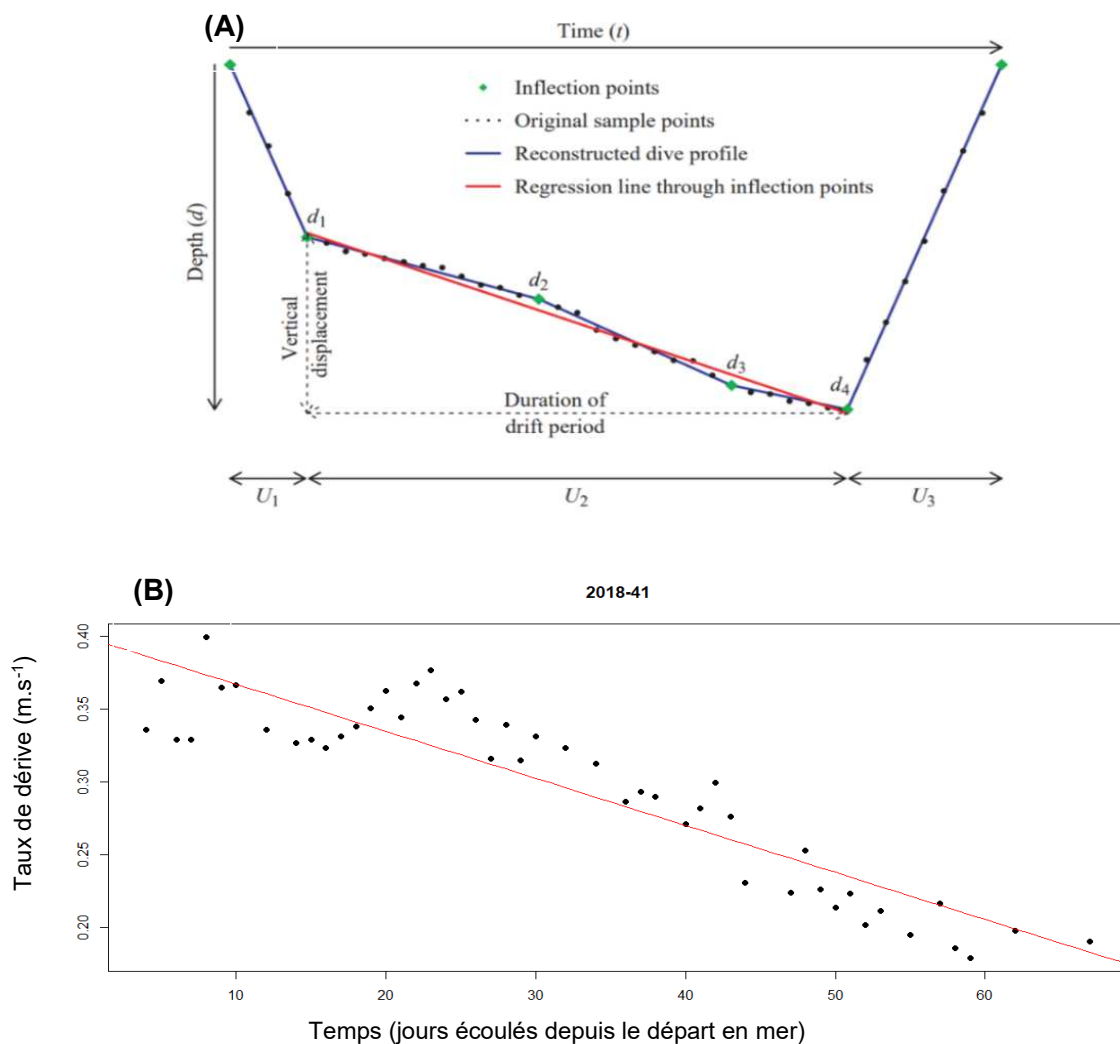


Figure 3 : (A) Représentation schématique d'une plongée de dérive. Ici, le taux de dérive correspond au coefficient directeur de la pente $((d_4-d_1)/(t_4-t_1))$ (Biuw et al., 2003) et (B) exemple d'une série temporelle de taux de dérive (individu KER 2018-41)

$$\text{Taux de dérive} = \frac{\Delta P}{\Delta t}$$

Avec : ΔP (m), l'intervalle de profondeur de la phase de dérive passive et Δt (s), la durée de la phase de dérive passive (Fig. 3).

Le taux de dérive est ensuite relié à la densité via la formule suivante (Richard *et al.*, 2014) :

$$\rho(EMS) = \rho(eau) + \frac{U(\text{dérive})^2 * Cd * \rho(eau)}{2g} * \frac{S(EMS)}{V(EMS)}$$

Avec : $\rho(EMS)$, la densité de l'éléphant de mer ; $U(\text{dérive})$, la vitesse verticale moyenne des plongées de dérive estimée sur une journée (sous condition d'observer au moins une plongée de dérive) ; Cd , le coefficient de dérive ($Cd = 0.69$) (Biuw *et al.*, 2003; Aoki *et al.*, 2011) ; $\rho(eau)$, la densité de l'eau de mer ($\rho(sw) = 1.027 \text{ g.L}^{-1}$), $V(EMS)$, le volume de l'éléphant de mer ; $S(EMS)$, la surface totale de l'éléphant de mer et g , l'accélération de la pesanteur ($g = 9.81 \text{ m.s}^{-2}$). Le volume d'un phoque est assimilé au volume de deux cônes. Le rapport surface sur volume d'un EMS est calculé par la formule suivante :

$$\frac{S(EMS)}{V(EMS)} = \frac{\sqrt{1 + \frac{L^2}{3R^2}} + \sqrt{1 + \frac{2L^2}{3R^2}}}{L}$$

Avec : R , le rayon de la base formant les deux cônes et L , la longueur (m) de l'animal avant son départ en mer. Le rayon n'est pas mesuré sur le terrain. Il peut être déduit à partir de la masse m (kg) lorsque celle-ci a été mesurée (uniquement pour KER dans cette étude) avec la formule suivante :

$$R^2 = \frac{m}{45.7 * L * 4 * \pi^2}$$

2.5. Analyses statistiques

L'ensemble des analyses statistiques a été réalisé sur le logiciel RStudio version 3.6.1. (R Core Team, 2019). L'ensemble des plongées des 28 individus a été analysé. Les données d'accélération étant manquantes pour une des femelles de Kerguelen, les analyses des TCP et de l'effort de nage sont réalisées sur 27 individus.

Pour ce travail (analyse comparative des performances de pêche KER/PV), les hypothèses suivantes ont été définies : 1) la profondeur de plongée augmente en fonction de T_{200} (jour et nuit) et de L_{150}/L_0 uniquement le jour (Guinet *et al.*, 2014), 2) les EMS consomment différents types de proies entre les deux localités et adoptent des stratégies de pêche différentes. Les relations suivantes ont été analysées grâce à des modèles linéaires mixtes (package nlme sur R, R Core Team, 2019) : 1) la profondeur maximale de plongée en fonction de la localité, T_{200} et L_{150}/L_0 , 2) la durée de la phase de fond en fonction de la localité, T_{200} et L_{150}/L_0 , 3) le nombre de TCP en phase de fond en fonction de la localité, T_{200} , L_{150}/L_0 , la profondeur maximale, la durée et l'effort de nage en phase de fond et 4) l'effort de nage en phase de fond en fonction de la localité, T_{200} , L_{150}/L_0 , la profondeur de plongée, la durée et du nombre de TCP en phase de fond.

La profondeur et la durée totale de la plongée étant très positivement corrélées (Guinet *et al.*, 2014), seule la profondeur de plongée a été considérée dans les modèles linéaires mixtes. L'effet significatif de la phase de la journée sur la profondeur de plongée et sur le nombre de TCP a déjà été étudié (Guinet *et al.*, 2014; Vacquié-Garcia *et al.*, 2015b). L'effet de la phase de la journée a été testé sur l'ensemble des paramètres étudiés, profondeur et nombre de TCP compris. Lorsque l'effet de la phase de la journée (jour, nuit, aube et crépuscule) était significatif, les relations ont été étudiées séparément pour les différentes phases de la journée. Concernant l'analyse des données à l'aube et au crépuscule, l'atténuation de la lumière n'a pas été prise en compte du fait de la forte variabilité de la lumière à cette période de la journée. Lorsque l'effet de la localité était significatif, des modèles linéaires mixtes ont été réalisés pour les deux localités (KER et PV), en plus de la période de la journée.

Quels que soient les modèles linéaires mixtes réalisés, la variable « individu » a été mise en effet aléatoire afin de tenir compte de la variabilité inter-individuelle. Les variables ont été centrées réduites afin d'améliorer la convergence des modèles. Cette étape permet aussi une comparaison de la contribution des différentes variables dans les modèles (Zuur *et al.*, 2009). Afin de modéliser la corrélation temporelle entre les plongées successives d'un même individu, une structure d'autocorrélation a été intégrée dans les modèles linéaires mixtes (cor AR1 dans R) (Zuur *et al.*, 2009). Pour obtenir les modèles finaux, la méthode « backward » a été appliquée. A partir des modèles généraux comportant l'ensemble de n variables à tester, la variable la moins significative (p -value > 0.05) a été retirée et un nouveau modèle a été lancé avec $n-1$ variables. Les modèles finaux ont été obtenus lorsque l'ensemble des variables explicatives étaient significatives. Pour valider les modèles, l'homogénéité de la variance ainsi que la normalité des résidus ont été validées. Les résidus du modèle ont été tracés en fonction des valeurs estimées par ce modèle afin d'identifier une hétérogénéité de variance (graphique

non uniforme). Un histogramme des résidus a été réalisé afin de vérifier la normalité des résidus (Zuur *et al.*, 2009). Les moyennes sont données de la manière suivante : moyenne \pm écart-type.

III. Résultats

3.1. Statistiques descriptives

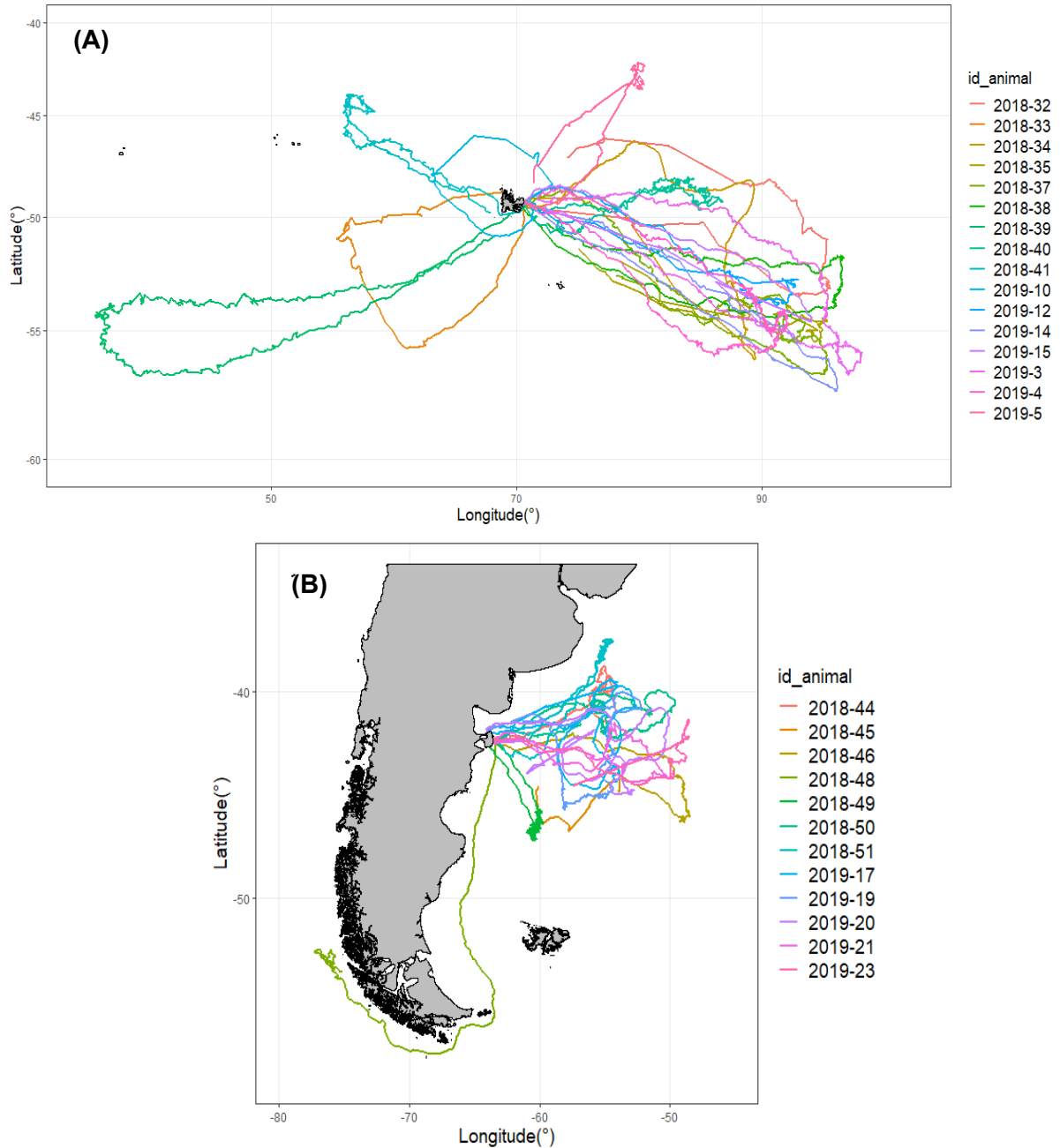


Figure 4 : Trajets parcourus par les éléphants de mer femelles originaires des Îles Kerguelen (A) et par les éléphants de mer femelles originaires de la Péninsule Valdés (B) en 2018 et 2019

Grâce aux balises posées sur 28 femelles en période post-reproduction, un jeu de données comportant un total de 82261 plongées d'individus originaires des Îles Kerguelen et 53663 plongées d'individus originaires de la Péninsule Valdés a été composé. Ces plongées ont été réparties selon la période de la journée et selon les classes de températures (Fig. 5). Les trajets parcourus par l'ensemble des individus sont présentés sur la figure 4.

	KERGUELEN	ARGENTINE
<i>Nombre total de plongées</i>	80940	45310
<i>Jour</i>	61,9 %	55,3 %
<i>Nuit</i>	30,5 %	38,9 %
<i>Aube</i>	3,7 %	2,9 %
<i>Crépuscule</i>	3,8 %	2,9 %

Les 16 femelles KER et les 12 femelles PV dont les jeux de données complets ont été récupérés ont une longueur moyenne significativement différente (KER : 230.1 ± 17.5 cm ; PV : 262.8 ± 12.2 cm) (t-test, p-value < 0.001). Les femelles KER présentent une masse

moyenne de 286.3 ± 84.1 kg. En moyenne, les durées des trajets en mer ne sont pas significativement différentes (KER : 73.1 ± 5.7 jours ; PV : 71.8 ± 8.9 jours) (t-test, p-value > 0.05). Le signal GPS de certaines balises a cessé de fonctionner sur une partie du trajet. Par conséquent, il n'a été possible d'estimer la distance totale parcourue que pour 15 femelles KER et 8 femelles PV. La distance totale moyenne parcourue s'élève à 3542.3 ± 788.0 km pour KER et 3126.8 ± 763.4 km pour PV. La distance moyenne parcourue par jour est obtenue en divisant les distances totales parcourues sur l'ensemble du trajet par la durée totale du trajet en mer. Les femelles KER parcourent en moyenne 49.3 ± 32.3 km par jour et les femelles PV parcourent en moyenne 43.6 ± 31.5 km par jour. La température moyenne à 200 m est de 2.6 ± 2.2 °C pour les plongées aux Îles Kerguelen et de 6.0 ± 2.4 °C pour les plongées réalisées en Péninsule Valdés.

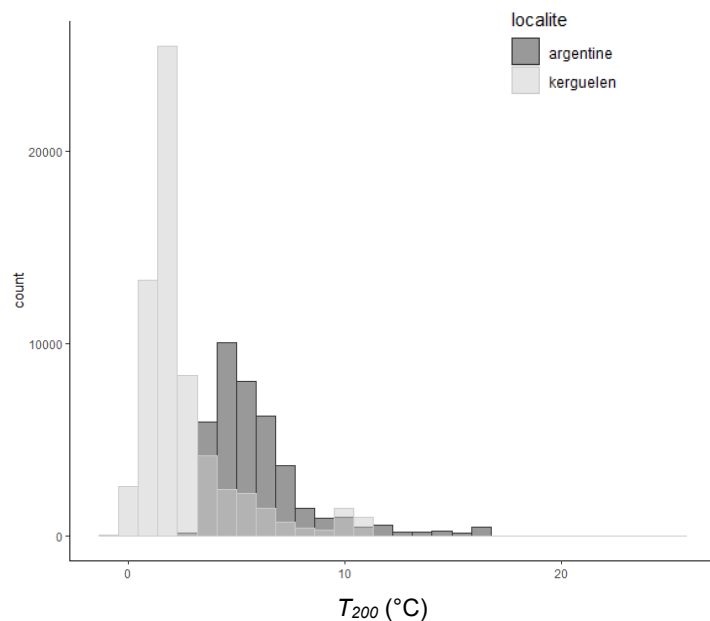


Figure 5 : Répartition des plongées en fonction des périodes de la journée et des classes de températures

3.2. Profondeur et durée de la plongée

	NUIT	JOUR	AUBE	CREPUSCULE
<i>Durée totale de plongée (min)</i>				
KER	16.1 ± 4.7	19.2 ± 5.9	17.1 ± 5.0	16.7 ± 4.3
PV	16.2 ± 5.1	21.4 ± 6.6	19.1 ± 5.3	18.0 ± 5.0
<i>Profondeur de plongée (m)</i>				
KER	327.7 ± 173.4	418.9 ± 214.5	339.1 ± 170.6	310.6 ± 167.8
PV	283.9 ± 186.9	509.0 ± 287.1	426.2 ± 226.4	372.8 ± 213.4

Table 2 : Durées et profondeurs de plongées moyennes en fonction de la localité et de la phase de la journée

Les durées moyennes et profondeurs moyennes de plongée en fonction des localités et des phases de la journée sont données en Table 2. L'effet de la période de la journée est significatif sur la profondeur de plongée (p -value < 0.05). La profondeur maximale de plongée augmente significativement de jour et diminue la nuit. La température à 200 m semble aussi avoir un effet significatif sur la profondeur de plongée : plus la température augmente, plus la profondeur de plongée augmente. La corrélation entre la profondeur et la durée de la plongée est supérieure ou égale à 0.50 quelle que soit la période de la journée.

Profondeur de plongée	NUIT		JOUR		AUBE		CREPUSCULE	
	Estimate	t	Estimate	t	Estimate	t	Estimate	t
<i>Localité</i>	NS	-	NS	-	NS	-	NS	-
T_{200}	33.32	12.75 ***	92.66	48.98 ***	NS	-	33.89	3.14 **
L_{150}/L_0	-4.39	-4.22 ***	-21.38	-14.55 ***	NA	-	NA	-

Table 3 : Effet de la localité, T_{200} et L_{150}/L_0 sur la profondeur maximale de plongée. NS : non significatif. NA : non applicable. * : p -value < 0.001, ** : p -value < 0.01, * : p -value < 0.05**

La profondeur de plongée augmente significativement le jour et la nuit avec T_{200} et diminue significativement avec L_{150}/L_0 . Aucune variable ne ressort significative pour l'aube tandis que la profondeur de plongée augmente significativement avec T_{200} au crépuscule. Quelle que soit la période de la journée, l'effet de la localité n'est pas significatif (p -value > 0.05) (Table 3). Autrement dit, il n'y a pas de différence significative entre les individus des Îles Kerguelen et ceux de la Péninsule Valdés en termes de profondeur de plongée.

3.3. Phase de fond et tentatives de captures de proies

L'effet de la phase de la journée est significatif sur la durée de la phase de fond, l'effort de nage et le nombre de TCP en phase de fond (p -value < 0.05). Les durées moyennes de la phase de fond sont données en Table 4.

	NUIT	JOUR	AUBE	CREPUSCULE
<i>Durée de la phase de fond (min)</i>				
KER	9.8 ± 4.4	11.3 ± 4.6	11.0 ± 5.0	11.0 ± 4.2
PV	9.5 ± 5.3	9.9 ± 6.1	9.9 ± 6.1	10.1 ± 5.5

Table 4 : Durées moyennes de la phase de fond en fonction de la localité et de la phase de la journée

Un total de 655505 TCP a été mesuré à KER contre 166294 en PV. Concernant le nombre total de TCP par jour (nombre total de TCP divisé par la durée du séjour en mer), les femelles KER réalisent en moyenne 583.1 ± 189.3 TCP par jour tandis que les femelles PV en réalisent en moyenne 190 ± 44.1 par jour, soit environ 3 fois plus de TCP à KER qu'à PV. Au cours de l'intégralité d'une plongée (phase de descente, phase de fond et remontée), on observe 8.0 ± 7.9 TCP pour les individus KER et 2.9 ± 3.5 TCP pour les individus PV. Au cours de la phase de fond uniquement, on observe 5.4 ± 6.2 TCP pour les individus KER et 1.6 ± 2.6 TCP pour les individus PV. Soit en moyenne 67.5 % et 55.2 % des TCP réalisées au cours de la phase de fond pour les éléphants de mer des Îles Kerguelen et celles de la Péninsule Valdés. Le nombre de coups de nageoire par seconde ainsi que l'effort de nage moyen par seconde s'élèvent respectivement à 0.70 ± 0.05 coups de nageoire par seconde et 0.088 ± 0.05 m/s² pour les femelles KER et 0.66 ± 0.06 coups de nageoire par seconde et 0.084 ± 0.05 m/s² pour les femelles PV.

		NUIT		JOUR		AUBE		CREPUSCULE	
		Estimate	t	Estimate	t	Estimate	t	Estimate	t
Durée de la phase de fond	<i>Localité</i>	NS	-	NS	-	NS	-	NS	-
	<i>T₂₀₀</i>	-67.08	-16.94 ***	-60.34	-14.21 ***	-60.63	-2.52 **	-65.70	-3.24 **
	<i>L₁₅₀/L₀</i>	20.84	9.63 ***	14.59	5.22 ***	NS	-	NS	-
Effort de nage en phase de fond	<i>Localité</i>	NS	-	NS	-	NS	-	NS	-
	<i>T₂₀₀</i>	-	-	0.0029	4.89 ***	NS	-	NS	-
	<i>L₁₅₀/L₀</i>	-	-	-0.0033	-8.12 ***	NA	-	NA	-
	<i>Profondeur de plongée</i>	-	-	NS	-	0.0029	2.56 *	-0.0022	-2.11 *
	<i>Durée de la phase de fond</i>	-	-	-0.0048	-23.63 ***	-0.0065	-5.58 ***	-0.0055	-4.61 ***
	<i>Nombre de TCP en phase de fond</i>	-	-	0.0070	39.68 ***	0.0066	4.90 ***	0.0036	3.24 **

Table 5 : Effet de la localité, T_{200} , L_{150}/L_0 , la profondeur de plongée, la durée de la phase de fond et le nombre de TCP en phase de fond sur l'effort de nage en phase de fond.

*NS : non significatif. NA : non applicable. *** : p-value < 0.001, ** : p-value < 0.01, * : p-value < 0.05*

La durée de la phase de fond diminue avec T_{200} et augmente avec L_{150}/L_0 pour la nuit et le jour, autrement dit, la durée de la phase de fond diminue avec la profondeur de plongée. De

même, la durée de la phase de fond diminue avec la température à l'aube et au crépuscule (Table 5). L'effet de la localité n'est pas significatif sur la durée de la phase de fond quelle que soit la période de la journée étudiée. L'effort de nage en phase de fond ne varie pas non plus significativement en fonction de la localité (p -value > 0.5). Le jour, l'effort de nage pendant la phase de fond augmente significativement avec T_{200} , L_{150}/L_0 , la durée de la phase de fond et le nombre de TCP en phase de fond. Pour l'aube, l'effort de nage en phase de fond augmente significativement avec la profondeur de plongée et le nombre de TCP en phase de fond mais diminue significativement avec la durée de la phase de fond. Au crépuscule, l'effort de nage en phase de fond augmente avec le nombre de TCP en phase de fond mais diminue avec la profondeur de plongée et la durée de la phase de fond de manière significative.

Nombre de TCP en phase de fond	NUIT		JOUR		AUBE		CREPUSCULE	
	Estimate	t	Estimate	t	Estimate	t	Estimate	t
MODELE GENERAL								
<i>Localité (KER)</i>	1.36	14.26 ***	1.20	3.53 **	NS	-	2.68	5.26 ***
T_{200}	-0.40	-8.62 ***	NS	-	-0.58	-3.35 ***	NS	-
L_{150}/L_0	0.28	9.05 ***	0.37	2.48 *	NA	-	NA	-
<i>Profondeur de plongée</i>	-0.23	-7.03 ***	-0.45	-2.82 **	-0.69	-3.30 ***	-0.77	-4.09 ***
<i>Durée de la phase de fond</i>	0.95	30.59	1.25	7.73 ***	0.97	6.36 ***	1.34	5.90 ***
<i>Effort de nage en phase de fond</i>	0.46	5.42	1.23	3.92 ***	0.99	3.65	0.55	3.37 ***
MODELES PAR LOCALITE								
KERGUELEN								
T_{200}	NS	-	-0.39	-7.28 ***	-0.53	-2.31 *	NS	-
L_{150}/L_0	0.39	3.00 **	0.40	8.85 ***	NA	-	NA	-
<i>Profondeur de plongée</i>	NS	-	-0.78	-18.85 ***	-0.89	-2.86 **	-1.01	-4.12 ***
<i>Durée de la phase de fond</i>	1.27	8.46 ***	1.51	43.81 ***	1.14	5.50 ***	1.63	5.43 ***
<i>Effort de nage en phase de fond</i>	0.65	3.61 ***	1.10	34.43 ***	1.41	3.19 **	0.82	4.01 ***
PENINSULE VALDES								
T_{200}	NS	-	NS	-	NS	-	NS	-
L_{150}/L_0	NS	-	0.41	2.66 **	NA	-	NA	-
<i>Profondeur de plongée</i>	-0.24	-2.47 *	NS	-	-0.35	-2.37 *	NS	-
<i>Durée de la phase de fond</i>	0.67	8.83 ***	0.65	8.47 ***	0.61	2.91 **	0.93	6.21 ***
<i>Effort de nage en phase de fond</i>	0.50	3.21 **	0.35	3.56 ***	0.35	2.59 **	NS	-

Table 6 : Effet de la localité, T_{200} , L_{150}/L_0 , la profondeur de plongée, la durée de la phase de fond et l'effort de nage en phase de fond sur le nombre de TCP en phase de fond.

NS : non significatif. NA : non applicable. * : p -value < 0.001, ** : p -value < 0.01, * : p -value < 0.05**

La phase de la journée a un effet très significatif sur le nombre de TCP de proies (p -value < 0.001 peu importe la période de la journée). La localité a un effet très significatif sur le nombre de TCP en phase de fond pour le jour, la nuit et le crépuscule (p -value << 0.001). Selon le

modèle général (localité en variable explicative) (Table 6), le nombre de TCP en phase de fond augmente significativement avec la localité KER, L_{150}/L_0 , la durée de la phase de fond ainsi que l'effort de nage en phase de fond et diminue significativement avec T_{200} et la profondeur de plongée. Le jour, le modèle général indique une augmentation significative des TCP avec la localité KER, L_{150}/L_0 , la durée et l'effort de nage de la phase de fond ainsi qu'une diminution significative avec la profondeur de plongée. Concernant l'aube et le crépuscule, les TCP augmentent significativement aussi avec la localité KER, la durée et l'effort de nage de la phase de fond et diminuent avec la profondeur de plongée.

Le modèle « KERGUELEN » donne les résultats suivants (Table 6). La nuit, les TCP augmentent significativement avec L_{150}/L_0 , la durée et l'effort de nage de la phase fond. T_{200} n'a pas d'effet significatif sur le nombre de TCP à KER. Le jour, les TCP augmentent significativement avec L_{150}/L_0 , la durée et l'effort de nage de la phase de fond mais diminuent de manière significative avec T_{200} et la profondeur de plongée. Pour l'aube spécifiquement, le nombre de TCP diminue aussi significativement avec T_{200} .

Le modèle « PENINSULE VALDES » donne les résultats suivants (Table 6). La nuit à PV, le nombre de TCP augmente significativement avec la durée et l'effort de nage de la phase de fond mais diminue significativement avec la profondeur de plongée. Le jour, les TCP augmentent significativement avec L_{150}/L_0 , la durée et l'effort de nage de la phase de fond.

3.4. Taux de dérive et condition corporelle des EMS

Le taux de dérive au départ est significativement différent entre les deux localités (KER : $0.36 \pm 0.06 \text{ m.s}^{-1}$; PV : $0.33 \pm 0.07 \text{ m.s}^{-1}$) (t-test, p-value < 0.05). Le taux de dérive au retour (taux de dérive sur les 10 derniers jours) s'élève à $0.22 \pm 0.06 \text{ m.s}^{-1}$ et $0.23 \pm 0.07 \text{ m.s}^{-1}$ respectivement pour les individus de Kerguelen et ceux de la Péninsule Valdés. La variation du taux de dérive au cours du temps est de $-0.002 \pm 0.001 \text{ m.s}^{-1}.\text{j}^{-1}$ pour les individus de Kerguelen ainsi que pour ceux de la Péninsule Valdés (Fig. 6). Le taux de dérive décroît pour tous les individus étudiés. L'effet de la localité n'est significatif ni sur la vitesse de variation du taux de dérive, ni sur la valeur du taux de dérive au retour à terre (t-test, p-value > 0.05).

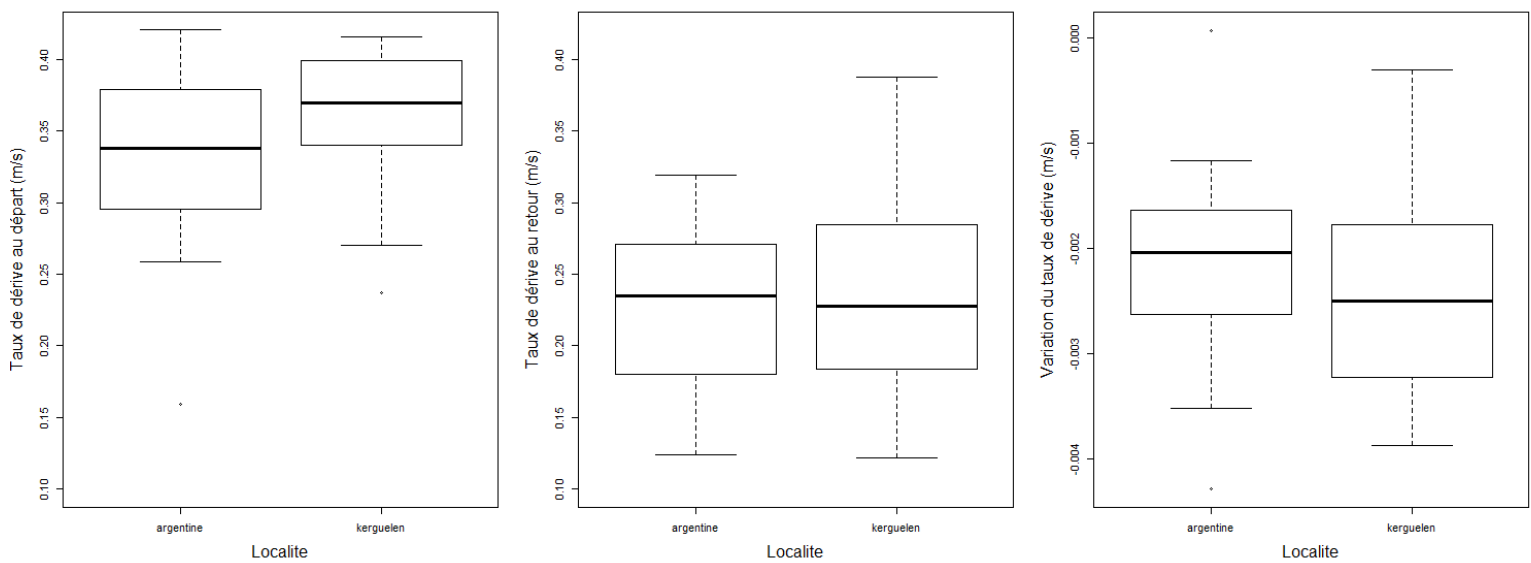


Figure 6 : De gauche à droite, taux de dérive au départ, taux de dérive au retour et variation du taux de dérive en fonction de la localité des individus

IV. Discussion

4.1. Comportement de plongée

Les résultats présentés dans cette étude démontrent l'effet des variables environnementales et comportementales sur les performances de pêche des deux colonies d'EMS étudiées en période post-reproduction. Les femelles PV sont en moyenne plus grandes que les femelles KER. Il serait intéressant de pouvoir peser les individus PV afin de pouvoir comparer les masses des EMS mais il est très probable qu'elles soient plus lourdes selon la relation allométrique taille/masse existant chez cette espèce. Ceci est d'autant plus probable que les femelles PV repartent en mer en meilleure condition corporelle que les femelle KER. La condition corporelle des animaux dépend en effet de la taille mais aussi de la masse relative. Cependant, la mesure ou tout au moins l'estimation de la masse permettrait de comparer la condition corporelle des deux populations d'EMS étudiées. Une méthode permettant d'estimer le poids et la condition corporelle des individus à partir de photos et d'un télémètre sur le terrain est actuellement en cours d'élaboration au Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (CEBC – CNRS – Equipe Prédateurs Marins). Depuis le début des travaux du laboratoire, les femelles équipées ont été prises en photo lors de la pose et du retrait des balises. Il serait donc possible d'avoir accès au poids des animaux à leur départ en mer et à leur retour à terre grâce à cette méthode. Un travail rétrospectif pourrait être envisagé afin de suivre l'évolution du poids de l'ensemble des individus équipés. Enfin cette méthode pourrait permettre de valider les

variations du taux de dérive au cours du voyage des EMS. Connaissant le nombre de TCP au cours du trajet, il sera possible d'évaluer l'impact des captures sur la masse des animaux.

La localité ne semble pas avoir d'effet sur la profondeur maximale de plongée lorsque l'on étudie les phases de la journée séparément. L'intensité lumineuse mesurée en profondeur dépend à la fois de la quantité de lumière en surface ainsi que de l'atténuation de la lumière. La quantité de lumière en surface varie en fonction de la couverture nuageuse ainsi que de la phase de la journée. La différence d'intensité lumineuse entre la surface et 150 m (pris comme limite de la couche inférieure euphotique) est un indicateur de la présence de particules dans la couche euphotique. En zone océanique, cette différence est directement reliée à la concentration en phytoplancton (Jaud *et al.*, 2012; Bayle *et al.*, 2015). Plus la lumière est atténuée, plus la concentration de phytoplancton est forte et moins l'animal plonge profondément pour pêcher (Morel, 1988; Dragon *et al.*, 2010; Jaud *et al.*, 2012; Guinet *et al.*, 2014). Lorsque l'atténuation de l'intensité lumineuse augmente, les proies auraient donc tendance à remonter vers la surface. Les EMS plongent plus profondément le jour que la nuit révélant ainsi des migrations nyctémérales des proies. Les résultats montrent aussi que les EMS KER et PV plongent plus profondément lorsque la température à 200m augmente pour le jour, la nuit et le crépuscule. Selon Biuw *et al.* (Biuw *et al.*, 2007), l'accessibilité des proies diminue lorsque les eaux se réchauffent. Les proies auraient donc tendance à descendre en profondeur lorsque la température de l'eau augmente demandant un effort plus important aux prédateurs pour les atteindre.

Selon les phases de la journée, la durée de la phase de fond varie. En journée, les EMS descendent plus en profondeur du fait des migrations nyctémérales de leurs proies. Ils dépensent plus d'énergie dans les phases de descente et de remontée le jour et, en conséquence, doivent limiter leur temps de résidence au fond, contrairement à la nuit où les plongées sont moins profondes. Aucun effet localité n'est observé sur la durée de la phase de fond, les EMS KER et PV restent en moyenne la même durée en phase de fond. La durée de cette phase augmente avec la durée totale de la plongée mais diminue avec la profondeur de plongée (Guinet *et al.*, 2014). En effet, pour atteindre des profondeurs plus importantes, l'animal doit investir davantage d'énergie lors des phases de descente et de remontée. L'oxygène alloué à la phase de fond est donc moindre et l'animal doit rester moins longtemps en profondeur. Dans cette étude, l'effet de la température à 200m et de l'atténuation de la lumière ont été testés. Peu importe la phase de la journée, les EMS KER et PV restent plus longtemps en phase de fond lorsque la température de l'eau diminue et lorsque l'atténuation de la lumière augmente, ce qui révèlent que les proies sont plus abondantes et plus accessibles lorsque les eaux se refroidissent et lorsque la concentration de phytoplancton

augmente. Les prédateurs marins plongent moins profondément, investissent moins d'énergie aux phases de descente et remontée et peuvent ainsi allouer une quantité d'oxygène plus importante à l'activité de pêche.

Aucun effet de la localité n'est observé sur l'effort de nage pour les différentes phases de la journée. L'effort de nage pour la phase de fond uniquement semble diminuer lorsque l'atténuation de la lumière augmente le jour, autrement dit lorsque la concentration en phytoplancton sur les 150 premiers mètres augmente. La disponibilité et/ou abondance des proies augmentant, l'animal semble fournir moins d'effort pour les capturer. L'augmentation de la durée de la phase de fond entraîne une diminution de l'effort de nage. Lorsque la durée de la plongée et notamment la durée de la phase de fond augmentent, l'animal consomme davantage d'oxygène et investit moins d'énergie dans la nage. Enfin, l'effort de nage augmente lorsque le nombre de TCP augmente. Plusieurs stratégies de pêche existent chez les femelles EMS selon l'abondance, la disponibilité, le type, la taille et le comportement des proies (Le Bras *et al.*, 2016; Jouma'a *et al.*, 2017). Pour capturer des petits myctophidés dont la distribution est inégale et qui adopteraient un comportement léthargique en journée, les femelles EMS ont tendance à fournir un effort de nage important et compensent l'énergie dépensée lors de la plongée en capturant le plus de proies possible. Une technique de pêche passive est aussi observée chez les femelles EMS : lorsque la flottabilité de l'animal est négative (i.e. flottabilité négative lors du trajet en mer post-reproduction), l'animal peut se laisser couler sur les proies et les capturer à la dérobée, minimisant ainsi son effort de nage (Della Penna *et al.*, 2015; Jouma'a *et al.*, 2017). Connaissant les types et les comportements des proies en fonction des variables environnementales, il serait intéressant de savoir s'il est possible d'identifier un effort de nage en fonction de ces variables et d'utiliser ces informations pour caractériser les proies des EMS. Le modèle linéaire mixte pour la nuit n'a jamais convergé malgré l'augmentation du nombre d'itérations.

4.2. Tentatives de captures de proies et succès de pêche

Le nombre de TCP est trois fois plus élevé chez les femelles EMS originaires des Îles Kerguelen par rapport à celles originaires de la Péninsule Valdés. En posant l'hypothèse que le nombre de TCP est un bon indicateur du nombre réel de capture, la population de Kerguelen pêche donc beaucoup plus que celle de la Péninsule Valdés. L'un des points importants à observer est le nombre de TCP réalisé en phase de fond. Selon Guinet *et al.* (Guinet *et al.*, 2014), 27% des TCP sont réalisées lors des phases de descente et de remontée à KER. Les femelles étudiées dans cette étude pêchent en moyenne 32.5 % et 44.8% lors des phases de

descente et de remontée, respectivement pour KER et PV. Les femelles originaires de la Péninsule Valdés semblent donc profiter tout autant des phases de descente et de remontée pour pêcher que de la phase de fond.

Dans le modèle général (variable localité incluse dans le modèle) et dans les deux modèles réalisés respectivement pour KER et PV, le nombre de TCP en phase de fond augmente lorsque la durée ainsi que l'effort en phase de fond augmentent, quelle que soit la phase de la journée. Les animaux passent davantage de temps au fond et augmentent ainsi leur chance de rencontrer et capturer des proies. De même, les probabilités de captures sont augmentées lorsque les EMS investissent davantage d'énergie à la capture des proies. Les EMS adaptent le temps passé en phase de fond ainsi que l'énergie investie en fonction de la densité et accessibilité des proies. Dans le modèle général, l'augmentation de la profondeur de plongée semble diminuer le nombre de TCP en phase de fond. En effet, lorsque la profondeur de plongée augmente, l'animal investit davantage d'énergie dans le déplacement lors des phases de descente et de remontée diminuant ainsi l'énergie disponible pour les captures en phase de fond. Quelle que soit la localité d'origine des EMS, le nombre de TCP en phase de fond augmente lorsque l'atténuation de la lumière augmente, traduisant une plus grande concentration de proies. La température impacte la distribution verticale des proies et peut donc impacter le comportement de pêche des animaux (Guinet *et al.*, 2014). A Kerguelen uniquement, la température à 200m semble avoir un effet non négligeable sur le nombre de TCP : l'augmentation de la température entraîne une diminution du nombre de TCP en phase de fond. Contrairement aux eaux de la Péninsule Valdés, la température de l'eau de la région de Kerguelen est plus hétérogène du fait de la présence des fronts océaniques. Par conséquent, l'effet de la température peut être plus significatif à Kerguelen qu'en Péninsule Valdés.

Les résultats trouvés dans cette étude concordent avec celle de Guinet *et al.* (Guinet *et al.*, 2014) déterminant les effets des variables environnementales sur les performances de pêche des EMS de Kerguelen. Les EMS des deux populations semblent plonger à des profondeurs similaires. Aucune différence n'a été identifiée pour la durée de la phase de fond et l'effort de nage en phase de fond pour les quatre phases de la journée. Cependant, le nombre de TCP est trois fois plus élevées chez les femelles originaires de Kerguelen par rapport à celles de la Péninsule Valdés pour des profondeurs, des durées de phase de fond et des efforts de nage en phase de fond similaires. Deux hypothèses sont envisageables : 1) la densité des proies est plus importante à Kerguelen qu'en Péninsule Valdés et les femelles KER pêchent plus facilement et 2) les proies chassées en Péninsule Valdés sont plus riches / plus grandes que celles capturées à Kerguelen et les femelles en Péninsule Valdés capturent moins de proies

pour couvrir leurs besoins énergétiques. Les communautés de myctophidés sont sensibles aux variations de température et il existe donc des limites biogéographiques entre les différentes espèces de myctophidés (Reygondeau and Beaugrand, 2011). Selon les zones de pêche délimitées par les fronts océaniques à Kerguelen, les femelles EMS pêchent différents types de myctophidés (Ansorge *et al.*, 1999; Koubbi *et al.*, 2011; Guinet *et al.*, 2014; Vacquié-Garcia *et al.*, 2015b). Les eaux de la Péninsule Valdés étant plus chaudes et plus homogènes que celles des Îles Kerguelen, il est donc probable que les proies chassées en Péninsule Valdés soit des espèces différentes que celles pêchées à Kerguelen.

4.3. Variation de la condition corporelle et nature des proies

Le taux de dérive moyen au départ de la colonie est plus élevé chez les femelles originaires des Îles Kerguelen que celles originaires de la Péninsule Valdés. Les EMS de KER ont une densité plus faible que ceux de PV et sont donc en moins bonne condition corporelle à la fin de la période de reproduction à terre.

Lors de la période de reproduction, l'animal utilise ses réserves de graisses puis de muscles afin de mettre bas, allaiter et s'accoupler. Une fois en mer, la nourriture ingérée lors des deux premières semaines en mer est donc allouée essentiellement à la reconstruction musculaire et non pas à la constitution de réserves sous forme de graisse. Le muscle étant plus dense que l'eau, le taux de dérive a donc tendance à augmenter au cours de cette période (Richard *et al.*, 2014). Malgré la variabilité inter-individuelle, le taux de dérive diminue après les premières semaines du séjour en mer chez l'ensemble des femelles étudiées, preuve que les animaux s'engraissent et augmentent ainsi leur densité corporelle. Le taux de dérive reste positif donc les animaux ne franchissent pas le seuil de la flottabilité neutre. Lorsque la flottabilité neutre est atteinte, l'animal minimise la dépense énergétique allouée au déplacement (Miller *et al.*, 2012; Richard *et al.*, 2014). Le temps de trajet étant relativement court (environ 3 mois), il est peu probable que les animaux arrivent à reconstituer toutes leurs réserves et atteignent ce seuil (Biuw *et al.*, 2003; Miller *et al.*, 2012; Richard *et al.*, 2014). Le taux de dérive varie à la même vitesse entre les deux localités. Le taux de dérive moyen à la fin du trajet en mer étant similaire pour les femelles KER et PV, il pourrait exister une densité optimale à atteindre avant de rentrer à terre pour muer. Les réserves alors constituées vont permettre aux animaux de rester à jeun pendant la période de mue (1 mois à terre).

L'hypothèse de différentes espèces de proies pêchées entre KER et PV est d'autant plus probable que, pour un nombre de tentatives de captures trois fois inférieure à celui observé à

KER, les EMS de PV augmentent leur condition corporelle aussi rapidement qu'à KER. Les femelles PV étant plus grandes et pêchant trois fois moins que les femelles KER, on pourrait s'attendre à voir leur taux de dérive varier plus lentement. Or cette analyse montre le contraire. Compte tenu de la taille plus importante des EMS à PV, cela signifie que, pour une même variation en pourcentage de la proportion de lipides, le gain de masse absolue de tissus adipeux des femelles en Péninsule Valdés est supérieur à celui observé à Kerguelen. De plus, lors des plongées dans les eaux plus chaudes telles que celles de la Péninsule Valdés, les animaux utilisent moins d'énergie pour la thermorégulation et ont donc moins besoin de capturer de proies pour constituer leurs réserves d'énergie. Ce résultat vient appuyer l'hypothèse avancée précédemment : les proies pêchées en Péninsule Valdés sont plus riches et/ou de nature différentes et/ou plus faciles à attraper que les proies pêchées à Kerguelen.

4.4. Identification des proies : les apports des microsonars embarqués

Identifier les proies chassées par les éléphants de mer est un des défis actuels afin de mieux connaître l'écologie de ces prédateurs marins. Certains prédateurs marins (e.g. odontocètes) utilisent l'écholocalisation pour repérer leurs proies. L'utilisation d'hydrophones embarqués par ces animaux permet d'analyser l'écho reçu à la suite de l'émission d'un clic et ainsi analyser la distribution des différents organismes rencontrés au cours d'une plongée (Gannon *et al.*, 2005). Inspiré par ce système de communication, un sonar biomimétique miniaturisé a récemment été testé sur des prédateurs n'utilisant pas l'écholocalisation (e.g. éléphants de mer) (Goulet *et al.*, 2019). L'appareil émet une onde sonore qui est réfléchié si un organisme est présent dans l'environnement proche de l'animal bio-échantillonneur. Ce système est une véritable avancée technologique et devrait, dans de futures études, permettre une identification plus fine de la densité et des types de proies rencontrées par les prédateurs marins (Goulet *et al.*, 2019). En effet, à partir des échogrammes obtenus, il est possible d'identifier avec précision les captures réelles (et non seulement les tentatives) et d'estimer la taille des proies capturées.

Selon la nature des proies, le signal acoustique réfléchi peut être sensiblement différent. Les travaux de Mathilde Chevallay réalisés lors de son stage de M2 en parallèle de cette étude montrent que la taille acoustique des proies ne diffère pas selon la zone d'étude ou selon la phase de la journée. Les résultats obtenus par mes travaux et ceux de Mathilde Chevallay sont paradoxaux et demandent à être approfondis. Les eaux atlantiques argentines abritent la plus grande pêcherie mondiale de calamars. Nous pourrions émettre l'hypothèse que ce sont ces proies qui sont privilégiées en Argentine et que, comparés aux myctophidés, leur signature

acoustique est plus faible. Alternativement, les myctophidés sont privilégiés dans les deux localités mais ceux présent en Argentine sont de plus grande taille et n'ont pas de vessie natatoire (ou de petite dimension), ce qui pourrait fortement diminuer leur taille acoustique. Seule la réalisation d'images sous-marines simultanément à la mesure des tentatives de captures de proies permettra de résoudre ce paradoxe apparent.

La petite taille des proies estimée à partir des échogrammes semble correspondre à la taille des myctophidés. Les proies de Kerguelen sont plus réactives dans les eaux froides contrairement à celle de la Péninsule Valdés qui sont plus réactives dans les eaux chaudes (Chevallay, 2020). Ce résultat vient confirmer l'hypothèse de différentes espèces de proies chassées par les deux populations d'éléphants de mer étudiées.

L'utilisation des microsonars permet aussi de déterminer le succès de pêche réel des EMS et non uniquement les tentatives de captures de proies. Connaissant l'effort de nage, il est donc possible d'évaluer l'efficacité de pêche réelle des EMS. Les femelles de KER semblent capturer 3 fois plus que les femelles PV mais cela ne signifie pas qu'elles sont plus efficaces. Les proies étant plus réactives et agiles à Kerguelen, les femelles peuvent avoir plus de mal à les capturer et tenter de les capturer à plusieurs reprises (d'où un nombre de TCP plus élevé à KER). Elles dépensent donc plus d'énergie pour la prédation et leur condition corporelle s'améliore moins rapidement. Le rapport entre le nombre de tentatives de captures de proies et le nombre réel de capture va permettre d'évaluer le coût de la prédation selon les différentes localités.

4.5. Perspectives de recherche : suivi de la condition corporelle des animaux en mer

Dans cette étude, le taux de dérive a été utilisé comme un indicateur de la densité et donc de la condition corporelle des éléphants de mer (Aoki et al., 2011; Biuw et al., 2003). Suivre le taux de dérive nécessite que l'animal réalise des plongées de dérive. Or ces plongées de dérive représentent seulement 6% des plongées totales et sont peu présentes les 20 premiers jours en mer (Crocker *et al.*, 1997; Richard *et al.*, 2014). Ces données ne permettent donc pas de suivre en continu la condition corporelle des animaux en mer et de déterminer les zones préférentielles d'alimentation. De plus, pour estimer les taux de dérive à partir des plongées de dérive, il faut récupérer les enregistreurs afin d'avoir accès aux données haute fréquence. Enfin, estimer les taux de dérive à partir de cette méthode nécessite que les animaux étudiés réalisent des plongées de dérive, ce qui n'est pas le cas pour certains prédateurs marins tels que les phoques de Weddell, *Leptonychotes weddellii*, ou bien les mâles éléphants de mer

austraux. De faibles changements de densité (mesurées via le taux de dérive) ont un effet sur le comportement en mer des éléphants de mer (Beck *et al.*, 2000; Biuw *et al.*, 2007; Thums *et al.*, 2013b; Richard *et al.*, 2014). Par exemple, une variation de 1% de la densité au cours du temps induit une variation de 20% de l'effort de nage chez les femelles EMS et a donc des conséquences directes sur la durée de plongée (Miller *et al.*, 2012; Richard *et al.*, 2014). Richard *et al.* (Richard *et al.*, 2014) ont montré qu'il était possible de suivre la densité des animaux à partir de l'effort de nage lors de la remontée ou bien à partir de la vitesse absolue de descente.

Au cours de ce stage, un deuxième travail a été réalisé et a consisté en un axe de recherche méthodologique avec la recherche de nouvelles méthodes permettant de s'affranchir des plongées de dérive afin d'estimer la condition corporelle des éléphants de mer à partir de la prise en compte de nouveaux paramètres de plongée et de déplacement en surface au cours d'une journée. L'une des méthodes consiste à évaluer le taux de dérive (et donc la densité) à partir de la vitesse verticale de la phase de descente et de la vitesse horizontale. Ces deux variables peuvent être estimées à partir des données hautes et/ou basses fréquences.

Tant que la flottabilité des EMS est négative, ils descendent en se laissant couler. La vitesse absolue de la phase de descente dépend de la densité des animaux, la vitesse verticale de descente (rapport profondeur ΔP / temps Δt) et de l'angle de plongée qui peut être estimé à partir de l'accéléromètre. Plus cet angle est important et plus la vitesse verticale est élevée (Richard *et al.*, 2014). Cependant, de très nombreuses balises ne disposent que de la vitesse verticale ($\Delta P/\Delta t$). L'analyse des angles de plongée montre que les maximales des vitesses verticales de descente sont observées pour moins de 20 % des plongées. Le reste du temps, les animaux privilégient des angles de descente relativement faibles afin de favoriser les déplacements sur la composante horizontale et ainsi rechercher des zones d'alimentation. Les angles de plongées les plus élevés sont observés lorsque les EMS adoptent un comportement de recherche alimentaire en zone restreinte. Dans ces conditions, ils favorisent les déplacements sur la composante verticale au détriment de la composante horizontale. Par conséquent, la sélection du quantile 10 % des plongées présentant les vitesses verticales les plus élevées pour une journée permet de s'assurer que les EMS descendent à la verticale en se laissant planer. Pour tenir compte de l'effet de la composante horizontale, la distance horizontale parcourue quotidiennement est incluse dans le modèle (Jonsen *et al.*, 2018).

Selon le modèle obtenu (non présenté dans les résultats), le taux de dérive augmente significativement lorsque la vitesse verticale et la vitesse horizontale augmentent. En effet, lorsque la vitesse verticale en phase de descente augmente, l'animal coule plus rapidement. Cela traduit un taux de dérive élevé et donc une densité élevée donc un animal peu gras. En

revanche, s'il coule plus lentement, cela signifie que sa densité diminue et que le ratio des graisses augmente. Lorsque la vitesse horizontale augmente, l'animal parcourt de plus grandes distances sur une journée, passe moins de temps à s'alimenter et dépense ses réserves d'énergie dans le déplacement. Par conséquent, si la vitesse horizontale augmente, le taux de dérive augmente aussi, traduisant une diminution de la condition corporelle des animaux.

Le modèle obtenu a été réalisé à partir des vitesses verticale et horizontale calculées à partir des données haute fréquence. Dans la continuité de cette étude, il serait intéressant de réaliser un modèle permettant d'estimer le taux de dérive à partir des mêmes variables calculées à partir des données basse fréquence obtenues par transmission satellitaire (i.e. profils de plongée résumés en 4 points). En sachant où et quand l'animal améliore sa condition corporelle et en tenant compte du décalage temporel entre la capture des proies et la variation de la densité (Richard *et al.*, 2016), cela pourrait permettre de déterminer les zones d'alimentation des prédateurs marins. Cette méthode pourrait être utilisée pour suivre la condition corporelle des prédateurs marins ne réalisant pas de plongée de dérive. Dans le cas des éléphants de mer, utiliser les données basse fréquence pourrait permettre d'évaluer les zones d'alimentation en période post-mue.

Réaliser un tel modèle pourrait permettre de suivre la condition corporelle des animaux quelles que soient leur localisation et la période d'échantillonnage. Les données basse fréquence existent pour l'intégralité de la période post-mue, soit 8 mois au cours desquels les EMS mâles et femelles restent en mer. Aucune batterie ne permet actuellement de fournir suffisamment d'énergie pour échantillonner à haute fréquence les données environnementales et comportementales sur cette période. Seuls des appareils échantillonnant à basse fréquence l'environnement et le comportement des animaux sont posés sur les éléphants de mer. En cas de perte de l'appareil, les données ont déjà été transmises via le système Argos. Ces données sont disponibles au CEBC depuis 2003 pour les EMS mâles et femelles. Il serait intéressant d'analyser les variations de la condition corporelle des animaux aux cours des différentes années en fonction des paramètres océanographiques et déterminer si certaines années et/ou certaines zones d'alimentation ont été plus favorables aux EMS.

Enfin, les mâles EMS sont plus difficiles à étudier que les femelles. Contrairement aux femelles, ils se nourrissent plutôt en Antarctique à des profondeurs plus importantes et consomment plutôt des calmars (Hindell *et al.*, 1991; Bailleul *et al.*, 2007). Les comportements de pêche et les proies capturées étant différentes entre les mâles et les femelles EMS, il est probable que leur condition corporelle (mesurée par le taux de dérive ou la densité) varie différemment. Or le taux de récupération des balises posées chez les mâles EMS est quasi

nul et ne permet donc pas la récupération des données haute fréquence. Utiliser les données basse fréquence transmises via le système satellitaire Argos pourrait donc permettre de mieux comprendre le comportement des mâles et identifier les zones d'alimentation préférentielles en Antarctique.

V. Conclusion

Le développement technique des deux dernières décennies ont permis d'améliorer l'étude de l'écologie en mer des prédateurs marins et des différents champs biologiques des écosystèmes océaniques. L'utilisation d'accéléromètre permet la collecte de données sur le comportement de plongée et la condition corporelle des animaux via l'estimation du taux de dérive. Ces données permettent aussi d'estimer le nombre de tentatives de captures de proies par les prédateurs marins. Cette étude est l'une des premières visant à comparer les comportements de pêche des populations d'éléphants de mer de la Péninsule Valdés et ceux des Îles Kerguelen. Les résultats obtenus au cours de ce travail sont les suivants : 1) les femelles de Kerguelen présentent trois fois plus de tentatives de capture que les femelles de la Péninsule Valdés, 2) il n'y a pas de différence significative en termes de profondeur de plongée, de durée de la phase de fond et de l'effort de nage fourni pendant la phase de fond entre les deux populations étudiées, 3) les femelles de Kerguelen partent en moins bonne condition corporelle que les femelles de la Péninsule Valdés, 4) le gain de masse absolue de tissus adipeux des femelles en Péninsule Valdés est supérieur à celui observé à Kerguelen. Cette étude montre que malgré un nombre de tentatives de captures de proies significativement inférieur à celui des femelles de Kerguelen, les femelles de la Péninsule Valdés améliorent leur condition corporelle plus rapidement que les femelles de Kerguelen. Ces résultats suggèrent que les proies chassées par les femelles de Kerguelen et celles de la Péninsule Valdés appartiennent à différentes espèces. Cette hypothèse est d'autant plus probable que les conditions environnementales diffèrent entre les deux sites d'études, notamment en termes de température de l'eau, et il est connu que les espèces de myctophidés chassés par les éléphants de mer sont sensibles aux variations de température. Dans de futures études, l'utilisation de caméras embarquées et de microsonars pourra permettre d'identifier avec plus de précision les espèces de proies chassées et évaluer l'efficacité des stratégies de pêche adoptées par les femelles éléphant de mer de ces deux colonies.

Bibliographie

- Ansorge, I. J., Froneman, P. W., Pakhomov, E. A., Lutjeharms, J. R. E., Perissinotto, R., and Van Ballegooyen, R. C. 1999. Physical-biological coupling in the waters surrounding the Prince Edward Islands (Southern Ocean). *Polar Biology*, 21: 135–145.
- Aoki, K., Watanabe, Y. Y., Crocker, D. E., Robinson, P. W., Biuw, M., Costa, D. P., Miyazaki, N., Fedak, M. A., and Miller, P. J. O. 2011. Northern elephant seals adjust gliding and stroking patterns with changes in buoyancy: Validation of at-sea metrics of body density. *Journal of Experimental Biology*, 214: 2973–2987.
- Aoki, K., Sato, K., Isojunno, S., Narazaki, T., and Miller, P. J. O. 2017. High diving metabolic rate indicated by high-speed transit to depth in negatively buoyant long-finned pilot whales. *Journal of Experimental Biology*, 220: 3802–3811.
- Arce, F., Bestley, S., Hindell, M. A., McMahon, C. R., and Wotherspoon, S. 2019. A quantitative, hierarchical approach for detecting drift dives and tracking buoyancy changes in southern elephant seals. *Scientific Reports*, 9: 1–13.
- Arthur, B., Hindell, M., Bester, M., De Bruyn, P. J. N., Trathan, P., Goebel, M., and Lea, M. A. 2017. Winter habitat predictions of a key Southern Ocean predator, the Antarctic fur seal (*Arctocephalus gazella*). *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 140: 171–181.
- Austin, R. E., De Pascalis, F., Arnould, J. P., Haakonsson, J., Votier, S. C., Ebanks-Petrie, G., Austin, T., Morgan, G., Bennet, G., and Green, J. A. 2019. A sex-influenced flexible foraging strategy in the magnificent frigatebird *Fregata magnificens*. *Marine Ecology Progress Series*, 611: 203–214.
- Bailleul, F., Charrassin, J. B., Ezraty, R., Girard-Arduin, F., McMahon, C. R., Field, I. C., and Guinet, C. 2007. Southern elephant seals from Kerguelen Islands confronted by Antarctic Sea ice. Changes in movements and in diving behaviour. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 54: 343–355.
- Bailleul, F., Cotté, C., and Guinet, C. 2010. Mesoscale eddies as foraging area of a deep-diving predator, the southern elephant seal. *Marine Ecology Progress Series*, 408: 251–264.
- Bayle, S., Monestiez, P., Guinet, C., and Nerini, D. 2015. Moving toward finer scales in oceanography: Predictive linear functional model of Chlorophyll a profile from light data. *Progress in Oceanography*, 134: 221–231.
- Beck, C. A., Bowen, W. D., and Iverson, S. J. 2000. Seasonal changes in buoyancy and diving behaviour of adult grey seals. *Journal of Experimental Biology*, 203: 2323–2330.
- Biuw, M., McConnell, B., Bradshaw, C. J. A., Burton, H., and Fedak, M. 2003. Blubber and buoyancy: Monitoring the body condition of free-ranging seals using simple dive characteristics. *Journal of Experimental Biology*, 206: 3405–3423.
- Biuw, M., Boehme, L., Guinet, C., Hindell, M., Costa, D., Charrassin, J. B., Roquet, F., Bailleul, F., Meredith, M., Thorpe, S., Tremblay, Y., McDonald, B., Park, Y. H., Rintoul, S. R., Bindoff, N., Goebel, M., Crocker, D., Lovell, P., Nicholson, J., Monks, F., and Fedak, M.A. 2007. Variations in behavior and condition of a Southern Ocean top predator in relation to in situ oceanographic conditions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104: 13705–13710.
- Boggs, C. L. 1992. Resource Allocation: Exploring Connections between Foraging and Life History. *Functional Ecology*, 6: 508–518
- Bost, C. A., Cotté, C., Bailleul, F., Cherel, Y., Charrassin, J. B., Guinet, C., Ainley, D. G., and Weimerskirsh, H.


2009. The importance of oceanographic fronts to marine birds and mammals of the southern oceans. *Journal of Marine Systems*, 78: 363–376.
- Brierley, A. S. 2014, November 17. Diel vertical migration. *Current Biology*, 24: R1074-R1076.
- Burns, J. M., Costa, D. P., Fedak, M. A., Hindell, M. A., Bradshaw, C. J. A., Gales, N. J., McDonald, B., Trumble, S. J., and Crocker, D. E. 2004. Winter habitat use and foraging behavior of crabeater seals along the Western Antarctic Peninsula. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 51: 2279–2303.
- Campagna, C., and Lewis, M. 1992. Growth and distribution of a southern elephant seal colony. *Marine Mammal Science*, 8: 387–396.
- Catul, V., Gauns, M., and Karuppasamy, P. K. 2011. A review on mesopelagic fishes belonging to family *Myctophidae*. *Review in Fish Biology and Fisheries*, 21: 339–354.
- Cazau, D., Bonnel, J., Jouma'A, J., Le Bras, Y., and Guinet, C. 2017. Measuring the marine soundscape of the Indian Ocean with southern elephant seals used as acoustic gliders of opportunity. *Journal of Atmospheric and Oceanic Technology*, 34: 207–223.
- Charrassin, J. B., Kato, A., Handrich, Y., Sato, K., Naito, Y., Ancel, A., Bost, C. A., Gauthier-Clerc, M., Ropert-Coudert, Y., and Le Maho, Y. 2001. Feeding behaviour of free-ranging penguins determined by oesophageal temperature. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 268: 151–157.
- 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.
- Chevallay, M. 2020. A head-mounted miniature echosounder for characterising fine-scale predator-prey interactions in Southern elephant seals (*Mirounga leonina*). Master Thesis, Institut Universitaire Européen de la Mer.
- 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, 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., Swalding, K. M., Takahashi, K. T., Trathan, P. N., Welsford, D. C., Weimerskirsh, H., Wetwood, K. J., Wienecke, B. C., Wolf-Gladrow, D., Wright, S. W., Xavier, S. W., and Ziegler, P. 2014. Climate change and Southern Ocean ecosystems I: how changes in physical habitats directly affect marine biota. *Global Change Biology*, 20: 3004–3025.
- Cox, S. L., Authier, M., Orgeret, F., Weimerskirch, H., and Guinet, C. 2020. High mortality rates in a juvenile free-ranging marine predator and links to dive and forage ability. *Ecology and Evolution*, 10: 410–430.
- Crocker, D. E., Le Boeuf, B. J., and Costa, D. P. 1997. Drift diving in female northern elephant seals: implications for food processing. *Canadian Journal of Zoology*, 75: 27–39.
- D'Agostino, V. C., Degradi, M., Santinelli, N., Sastre, V., Dans, S. L., and Hoffmeyer, M. S. 2018. The seasonal dynamics of plankton communities relative to the foraging of the southern right whale (*Eubalaena australis*) in northern Patagonian gulfs, Península Valdés, Argentina. *Continental Shelf Research*, 164: 45–57.
- 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: 1–10.
- Dragon, A. C., Monestiez, P., Bar-Hen, A., and Guinet, C. 2010. Linking foraging behaviour to physical

- oceanographic structures: Southern elephant seals and mesoscale eddies east of Kerguelen Islands. *Progress in Oceanography*, 87: 61–71.
- Dragon, A. C., Bar-Hen, A., Monestiez, P., and Guinet, C. 2012. Horizontal and vertical movements as predictors of foraging success in a marine predator. *Marine Ecology Progress Series*, 447: 243–257.
- Gallon, S., Bailleul, F., Charrassin, J. B., Guinet, C., Bost, C. A., Handrich, Y., and Hindell, M. 2013. Identifying foraging events in deep diving southern elephant seals, *Mirounga leonina*, using acceleration data loggers. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 88–89: 14–22.
- Gannon, D. P., Barros, N. B., Nowacek, D. P., Read, A. J., Waples, D. M., and Wells, R. S. 2005. Prey detection by bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*: An experimental test of the passive listening hypothesis. *Animal Behaviour*, 69: 709–720.
- 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.
- Guinet, C., Jouventin, P., and Weimerskirch, H. 1999. Recent population change of the southern elephant seal at Iles Crozet and Iles Kerguelen: The end of the decrease? *Antarctic Science*, 11: 193–197.
- Guinet, C., Dubroca, L., Lea, M. A., Goldsworthy, S., Cherel, Y., Duhamel, G., Bonadonna, F., and Donnay, J. P. 2001. Spatial distribution of foraging in female antarctic fur seals *Arctocephalus gazella* in relation to oceanographic variables: A scale-dependent approach using geographic information systems. *Marine Ecology Progress Series*, 219: 251–264.
- Guinet, C., Vacquié-Garcia, J., Picard, B., Bessigneul, G., Lebras, Y., Dragon, A. C., Viviant, M., Arnould, J. P. Y., 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.
- Heerah, K., Cox, S. L., Blevin, P., Guinet, C., and Charrassin, J. B. 2019. Validation of dive foraging indices using archived and transmitted acceleration data: The case of the weddell seal. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7: 1–15.
- Hindell, M. A., Slip, D. J., and Burton, H. R. 1991. The diving behaviour of adult male and female southern elephant seals, *Mirounga leonina* (Pinnipedia: Phocidae). *Australian Journal of Zoology*, 39: 499–508.
- Jaud, T., Dragon, A. C., Garcia, J. V., and Guinet, C. 2012. Relationship between Chlorophyll a Concentration, Light Attenuation and Diving Depth of the Southern Elephant Seal *Mirounga leonina*. *PLoS ONE*, 7: e47444.
- Jonsen, I. D., McMahon, C. R., Patterson, T. A., Auger-Méthé, M., Harcourt, R., Hindell, M. A., and Bestley, S. 2018. Movement behaviour responses to environment: fast inference of individual variation with a mixed effects model. *bioRxiv*: 314690.
- Jouma'a, J., Bras, Y. Le, Picard, B., and Guinet, C. 2017. Three-dimensional assessment of hunting strategies in a deep diving predator, southern elephant seal *Mirounga leonina*. *Marine Ecology Progress Series*, 573: 255–268.
- Kato, A., Naito, Y., Watanuki, Y., and Shaughnessy, P. D. 1996. Diving pattern and stomach temperatures of foraging King Cormorants at subantarctic Macquarie Island. *The Condor*, 98: 844–848.
- 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: 170–180.

- Le Boeuf, B. J., Costa, D. P., Huntley, A. C., and Feldkamp, S. D. 1988. Continuous, deep diving in female northern elephant seals, *Mirounga angustirostris*. *Canadian Journal of Zoology*, 66: 446–458.
- Le Bras, Y., Jouma'a, J., Picard, B., and Guinet, C. 2016. How elephant seals (*Mirounga leonina*) adjust their fine scale horizontal movement and diving behaviour in relation to prey encounter rate. *PLoS ONE*, 11: e0167226.
- McMahon, C. R., Burton, H., Mclean, S., Slip, D., and Bester, M. 2000. Field immobilisation of southern elephant seals with intravenous tiletamine and zolazepam. *Veterinary Record*, 146: 251–254.
- McMahon, C. R., Field, I. C., Bradshaw, C. J. A., White, G. C., and Hindell, M. A. 2008. Tracking and data-logging devices attached to elephant seals do not affect individual mass gain or survival. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 360: 71–77.
- Mendez, L., Cotté, C., Prudor, A., and Weimerskirch, H. 2016. Variability in foraging behaviour of red-footed boobies nesting on Europa Island. *Acta Oecologica*, 72: 87–97.
- Miller, P., Narazaki, T., Isojunno, S., Aoki, K., Smout, S., and Sato, K. 2016. Body density and diving gas volume of the northern bottlenose whale (*Hyperoodon ampullatus*). *Journal of Experimental Biology*, 219: 2458–2468.
- Miller, P. J. O., Biuw, M., Watanabe, Y. Y., Thompson, D., and Fedak, M. A. 2012. Sink fast and swim harder! Round-trip cost-of-transport for buoyant divers. *Journal of Experimental Biology*, 215: 3622–3630.
- Mitani, Y., Andrews, R. D., Sato, K., Kato, A., Naito, Y., and Costa, D. P. 2010. Three-dimensional resting behaviour of northern elephant seals: Drifting like a falling leaf. *Biology Letters*, 6: 163–166.
- Morel, A. 1988. Optical modeling of the upper ocean in relation to its biogenous matter content (case I waters). *Journal of Geophysical Research*, 93: 10749–10768.
- Narazaki, T., Isojunno, S., Nowacek, D. P., Swift, R., Friedlaender, A. S., Ramp, C., Smout, S., Aoki, K., Deecke, V. B., Sato, K., and Miller, P. J. O. 2018. Body density of humpback whales (*Megaptera novaengliae*) in feeding aggregations estimated from hydrodynamic gliding performance. *PLoS ONE*, 13: 1–23.
- Nordstrom, C. A., Battaile, B. C., Cotté, C., and Trites, A. W. 2013. Foraging habitats of lactating northern fur seals are structured by thermocline depths and submesoscale fronts in the eastern Bering Sea. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 88: 78–96.
- 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*, 42: 641–673.
- Reygondeau, G., and Beaugrand, G. 2011. Water column stability and *Calanus finmarchicus*. *Journal of Plankton Research*, 33: 119–136.
- Richard, G., Vacquie-Garcia, J., Jouma'a, J., Picard, B., Génin, A., Arnould, J. P. Y., Bailleul, F. and Guinet, C. 2014. Variation in body condition during the post-moult foraging trip of southern elephant seals and its consequences on diving behaviour. *Journal of Experimental Biology*, 217: 2609–2619.
- Richard, G., Cox, S. L., Picard, B., Vacquie-Garcia, J., and Guinet, C. 2016. Southern elephant seals replenish their lipid reserves at different rates according to foraging habitat. *PLoS ONE*, 11: e0166747.
- Rodríguez, D. H., Dassis, M., Ponce de León, A., Barreiro, C., Farenga, M., Bastida, R. O., and Davis, R. W. 2013. Foraging strategies of Southern sea lion females in the La Plata River Estuary (Argentina-Uruguay). *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 88–89: 120–130.
- Ropert-Coudert, Y., and Kato, A. 2006. Are stomach temperature recorders a useful tool to determine feeding

- activity? *Polar Bioscience*, 20: 63–72.
- 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: 377–393.
- Roquet, F., Charrassin, J. B., Marchand, S., Boehme, L., Fedak, M., Reverdin, G., and Guinet, C. 2011. Delayed-mode calibration of hydrographic data obtained from animal-borne satellite relay data loggers. *Journal of Atmospheric and Oceanic Technology*, 28: 787–801.
- Rutz, C., and Hays, G. C. 2009. New frontiers in biologging science. *Biology Letters*, 5: 289–292.
- Sato, K., Daunt, F., Watanuki, Y., Takahashi, A., and Wanless, S. 2008. A new method to quantify prey acquisition in diving seabirds using wing stroke frequency. *Journal of Experimental Biology*, 211: 58–65.
- Thums, M., Whiting, S. D., Reisser, J. W., Pendoley, K. L., Pattiaratchi, C. B., Harcourt, R. G., McMahon, C. R., and Meekan, M. G. 2013a. Tracking sea turtle hatchlings - A pilot study using acoustic telemetry. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 440: 156–163.
- Thums, M., Bradshaw, C. J. A., Sumner, M. D., Horsburgh, J. M., and Hindell, M. A. 2013b. Depletion of deep marine food patches forces divers to give up early. *Journal of Animal Ecology*, 82: 72–83.
- Tynan, C. T. 1997. Cetacean distributions and oceanographic features near the Kerguelen Plateau. *Geophysical Research Letters*, 24: 2793–2796.
- Vacquié-Garcia, J., Royer, F., Dragon, A. C., Viviant, M., Bailleul, F., and Guinet, C. 2012. Foraging in the Darkness of the Southern Ocean: Influence of Bioluminescence on a Deep Diving Predator. *PLoS ONE*, 7: e43565.
- Vacquié-Garcia, J., Guinet, C., Dragon, A. C., Viviant, M., Ksabi, N. El, and Bailleul, F. 2015a. Predicting prey capture rates of southern elephant seals from track and dive parameters. *Marine Ecology Progress Series*, 541: 265–277.
- Vacquié-Garcia, J., Guinet, C., Laurent, C., and Bailleul, F. 2015b. 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.
- Viviant, M., Trites, A. W., Rosen, D. A. S., Monestiez, P., and Guinet, C. 2010. Prey capture attempts can be detected in Steller sea lions and other marine predators using accelerometers. *Polar Biology*, 33: 713–719.
- Watanabe, H., Moku, M., Kawaguchi, K., Ishimaru, K., and Ohno, A. 1999. Diel vertical migration of myctophid fishes (Family myctophidae) in the transitional waters of the western North Pacific. *Fisheries Oceanography*, 8: 115–127.
- Webb, D. J. 1993. A simple model of the effect of the kerguelen plateau on the strength of the antarctic circumpolar current. *Geophysical & Astrophysical Fluid Dynamics*, 70: 57–84.
- Webb, P. M., Crocker, D. E., Blackwell, S. B., Costa, D. P., and Le Boeuf, B. J. 1998. Effects of buoyancy on the diving behavior of northern elephant seals. *Journal of Experimental Biology*, 201: 2349–2358.
- Zuur, A. F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A., and Smith, G.M. 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R. Springer, New York.

	Diplôme : Ingénieur Agronome Spécialité : Génie de l'Environnement Spécialisation / option : Préservation et Aménagement des Milieux – Ecologie Quantitative Enseignant référent : Didier Le Coeur
Auteur(s) : Nolwenn Dameron Date de naissance* : 30/12/1997 Nb pages : 42 Annexe(s) : 0 Année de soutenance : 2020	Organisme d'accueil : Centre d'Etudes Biologiques de Chizé – CNRS Adresse : 405 route de Prissé La Charrière 79360 Villiers-en-Bois Maître de stage : Christophe Guinet
Titre français : Evaluation des performances d'acquisition et des types de proies consommées par les femelles éléphants de mer de la Péninsule Valdes et des Îles Kerguelen Titre anglais : Evaluation of the foraging performance and types of prey consumed by female elephant seals in the Valdes Peninsula and the Kerguelen Islands	
Résumé (1600 caractères maximum) : La distribution et l'abondance des ressources marines sont soumises aux variations des paramètres environnementaux. La capacité des prédateurs marins tels que les éléphants de mer austraux (EMS), <i>Mirounga leonina</i> , à pêcher efficacement détermine leur gain net d'énergie. Dans cette étude, 16 femelles EMS originaires des Îles Kerguelen (KER) et 12 femelles EMS originaires de la Péninsule Valdés (PV) ont été équipées avec de time-depth recorder (TDR) et d'accéléromètres afin de comparer les performances de pêche et les types de proies consommées par ces deux colonies géographiquement éloignées. Les données des accéléromètres permettent d'estimer le nombre de tentatives de captures de proies (TCP) et la condition corporelle des animaux à partir du taux de dérive. Les paramètres comportementaux suivant ont été étudiés en fonction de la localité, de la température à 200 m et de la différence d'intensité lumineuse entre la surface et 150 m à l'aide de modèles linéaires mixtes : 1) la profondeur de plongée, 2) la durée de la phase de fond, 3) l'effort de nage en phase de fond et 4) le nombre de TCP en phase de fond. Les résultats obtenus ne montrent pas de différence de profondeur de plongée, de durée de la phase de fond et d'effort de nage en phase de fond entre les deux populations. Cependant, les individus KER présentent un nombre de TCP trois fois plus élevé que les individus PV. De plus, les femelles KER partent en mer en moins bonne condition physique que les femelles PV et améliorent moins vite leur condition corporelle que les femelles PV. Ces résultats suggèrent que les proies pêchées par ces deux populations d'EMS sont différentes. Des études complémentaires devraient viser à identifier avec plus de précision les proies consommées par les éléphants de mer et évaluer le succès net de pêche afin de comparer l'efficacité des performances de pêche de ces deux colonies.	
Abstract (1600 caractères maximum) : The distribution and abundance of marine resources are subject to variations in environmental parameters. The ability of marine predators, such as the southern elephant seals (SES), <i>Mirounga leonina</i> , to forage efficiently can determine their net energy gain. In this study, 16 SES females from the Kerguelen Islands (KER) and 12 SES females from the Valdes Peninsula (VP) were equipped with time-depth recorders (TDRs) and accelerometers to compare the foraging performance and types of prey consumed by these two geographically distant colonies. Data from the accelerometers allow for the number of prey capture attempts (PCAs) and the body condition of the animals to be estimated from the drift rate. The following behavioural parameters were studied as a function of the locations, the temperature at 200 m, and the difference in light intensity between the surface and 150 m, using linear mixed models: 1) the depth of the dive, 2) the duration of the bottom phase, 3) the swimming effort in the bottom phase and 4) the number of PCAs in the bottom phase. The results obtained do not show any difference in dive depth, bottom phase duration, or bottom phase swimming effort between the two populations. However, KER individuals have three times the number of PCAs than VP individuals. In addition, KER females leave for the ocean in poorer physical condition than VP females and improve their body condition slower than VP females. These results suggest that the prey caught by these two populations of SES are different. Future studies should aim to more accurately identify the prey consumed by elephant seals and assess their net foraging success, in order to compare the foraging performance of these two colonies.	
Mots-clés : éléphant de mer, <i>Mirounga leonina</i> , comportement de plongée, succès de pêche, proies, taux de dérive, densité, Péninsule Valdés, Kerguelen Key Words: elephant seal, <i>Mirounga leonina</i> , diving behaviour, foraging success, prey, drift rate, density, Valdes Peninsula, Kerguelen	

* Élément qui permet d'enregistrer les notices auteurs dans le catalogue des bibliothèques universitaires