



**HAL**  
open science

# Stratégies d'adaptation et personnalité des éléphants de mer austraux (*Mirounga leonina*)

Caroline Rocher

► **To cite this version:**

Caroline Rocher. Stratégies d'adaptation et personnalité des éléphants de mer austraux (*Mirounga leonina*). Médecine vétérinaire et santé animale. 2024. dumas-04808899v2

**HAL Id: dumas-04808899**

**<https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-04808899v2>**

Submitted on 16 Dec 2024

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

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



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

Année 2024

# STRATÉGIES D'ADAPTATION ET PERSONNALITÉ DES ÉLÉPHANTS DE MER AUSTRaux (*MIROUNGA LEONINA*)

## THÈSE

pour obtenir le diplôme d'État de

## DOCTEUR VÉTÉRINAIRE

présentée et soutenue publiquement devant

la Faculté de Médecine de Créteil (UPEC)

le 27 septembre 2024

par

**Caroline, Marie-Louise, Émilienne ROCHER**

sous la direction de

**Caroline GILBERT**

### JURY

<b>Président du jury :</b>	<b>M. Grégory JOUVION</b>	Professeur à l'EnvA
<b>Directrice de thèse :</b>	<b>Mme Caroline GILBERT</b>	Professeure à l'EnvA
<b>Examineur :</b>	<b>M. Pascal ARNÉ</b>	Maître de Conférences à l'EnvA
<b>Membre invité :</b>	<b>M. Guillaume LE LOC'H</b>	Maître de Conférences à l'EnvT

Liste des enseignants intervenant dans l'encadrement des thèses de Doctorat vétérinaire

version mai 2024



Liste des Professeurs et Maîtres de conférences titulaires de l'HDR

M	Adjou	Karim	Professeur	DPASP
M	Audigié	Fabrice	Professeur	DEPEC
M	Bellier	Sylvain	Professeur	DSBP
Mme	Benckroun	Ghita	Maître de conférences HDR	DEPEC
M	Blaga	Radu	Professeur	DSBP
M	Blot	Stéphane	Professeur	DEPEC
M	Boulouis	Henri-Jean	Professeur émérite	DSBP
Mme	Chahory	Sabine	Professeur	DEPEC
Mme	Chastant	Sylvie	Professeur	DPASP
M	Chateau	Henry	Professeur	DSBP
Mme	Chetboul	Valerie	Professeur	DEPEC
Mme	Crepeaux	Guillemette	Maître de conférences HDR	DSBP
Mme	Crevier-Denoix	Nathalie	Professeur	DSBP
M	Degueurce	Christophe	Professeur	DSBP
M	Denoix	Jean-Marie	Professeur	DEPEC
M	Desquilbet	Loïc	Professeur	DSBP
Mme	Dufour	Barbara	Professeur émérite	DPASP
M	Fayolle	Pascal	Professeur émérite	DEPEC
M	Federighi	Michel	Professeur	DPASP
M	Fontbonne	Alain	Professeur	DEPEC
Mme	Gilbert	Caroline	Professeur	DSBP
M	Grandjean	Dominique	Professeur	DEPEC
Mme	Grimard-Ballif	Bénédicte	Professeur	DPASP
Mme	Haddad-Hoang Xuan	Nadia	Professeur	DPASP
M	Jouvion	Gregory	Professeur	DSBP
M	Kohlhauer	Matthias	Professeur	DSBP
Mme	Le Poder	Sophie	Professeur	DSBP
Mme	Le Roux	Delphine	Maître de conférences HDR	DSBP
M	Manassero	Mathieu	Professeur	DEPEC
Mme	Maurey-Guéneç	Christelle	Professeur	DEPEC
M	Millemann	Yves	Professeur	DPASP
M	Ponter	Andrew	Professeur	DPASP
Mme	Risco-Castillo	Véronica	Maître de conférences HDR	DSBP
Mme	Rivière	Julie	Professeur	DPASP
Mme	Robert	Céline	Professeur	DSBP
M	Tiret	Laurent	Professeur	DSBP
M	Tissier	Renaud	Professeur	DSBP
M	Verwaerde	Patrick	Professeur	DEPEC
Mme	Viateau	Véronique	Professeur	DEPEC

Liste des Maîtres de conférences et Ingénieurs de recherche DMV

M	Arné	Pascal	Maître de conférences	DPASP
Mme	Barassin	Isabelle	Maître de conférences	DPASP
Mme	Barbarino	Alix	Ingénieur de recherche (DMV)	DEPEC
M	Béguin	Jérémy	Maître de conférences	DEPEC
Mme	Bertoni	Leïa	Maître de conférences	DEPEC
Mme	Canonne-Guibert	Morgane	Maître de conférences	DEPEC
Mme	Chevallier	Lucie	Maître de conférences	DSBP
Mme	Cochet-Faivre	Noëlle	Maître de conférences	DEPEC
Mme	Cordonnier-Lefort	Nathalie	Maître de conférences	DSBP
Mme	Coudry	Virginie	Ingénieur de recherche (DMV)	DEPEC
M	Crozet	Guillaume	Maître de conférences	DPASP
Mme	De Paula Reis	Alline	Maître de conférences	DPASP
M	Delsart	Maxime	Maître de conférences	DPASP
Mme	Denis	Marine	Ingénieur de recherche (DMV)	DPASP
M	Deshuillers	Pierre	Maître de conférences	DSBP
M	Gauthier	Michel	Maître de conférences associé	DPASP
Mme	Guérin	Virginie	Maître de conférences	DSBP
Mme	Guétin-Poirier	Valentine	Maître de conférences	DPASP
Mme	Jacquet	Sandrine	Ingénieur de recherche (DMV)	DEPEC
M	Kurtz	Maxime	Ingénieur de recherche (DMV)	DEPEC
Mme	Lagrée	Anne-Claire	Maître de conférences	DSBP
Mme	Le Dudal	Marine	Ingénieur de recherche (DMV)	DSBP
Mme	Legrand	Chantal	Maître de conférences associé	DSBP
M	Mammeri	Mohamed	Maître de conférences	DSBP
Mme	Manguin	Estelle	Maître de conférences	DEPEC
Mme	Marignac	Genevieve	Maître de conférences	DSBP
Mme	Marotto	Stéphanie	Ingénieur de recherche (DMV)	DEPEC
Mme	Maurice	Emeline	Ingénieur de recherche (DMV)	DEPEC
Mme	Mespoules-Rivière	Céline	Ingénieur de recherche (DMV)	DEPEC
M	Mortier	Jérémy	Maître de conférences associé	DEPEC
Mme	Mitimet	Narjès	Maître de conférences	DPASP
M	Nudelmann	Nicolas	Maître de conférences	DEPEC
M	Pignon	Charly	Ingénieur de recherche (DMV)	DEPEC
M	Polack	Bruno	Maître de conférences	DSBP
Mme	Quéré	Émilie	Ingénieur de recherche (DMV)	DEPEC
M	Radière	Guéric	Maître de conférences associé	DSBP
Mme	Ravary-Plumioën	Bérandère	Ingénieur de recherche (DMV)	DPASP
M	Reyes-Gomez	Edouard	Maître de conférences	DSBP
Mme	Rose	Hélène	Maître de conférences associé	DSBP
M	Tanquerel	Ludovic	Maître de conférences	DEPEC

# Remerciements

**Au Président du Jury de cette thèse, Monsieur Grégory JOUVION, Professeur à l'EnvA,**

Je vous adresse mes sincères remerciements pour l'honneur que vous me faites en présidant cette thèse, pour avoir éveillé mon attrait pour l'anatomopathologie, ainsi que pour avoir compris et partagé ma passion pour la faune sauvage. Avec toute ma gratitude.

**À la Directrice de cette thèse, Mme Caroline GILBERT, Professeure à l'EnvA,**

Parce que le destin fait bien les choses en me permettant d'intégrer Alfort après mon séjour dans les TAAF, et de faire cette rencontre professionnelle précieuse. Merci de m'avoir fait confiance depuis la toute première année, d'avoir partagé ma passion des pôles et de me faire l'honneur d'être ma Directrice de thèse. Merci d'être une Caroline et de comprendre. Je suis persuadée que d'autres aventures nous attendent. Merci infiniment.

**À l'examineur de cette thèse Monsieur Pascal ARNÉ, Maître de Conférences à l'EnvA,**

Depuis notre première rencontre au CEDAF où vous avez cru en moi, bien avant mon admission à Alfort, jusqu'à votre bienveillance et votre soutien constant tout au long de ces années de reconversion. C'est un véritable honneur pour moi de vous avoir comme examinateur. Je vous exprime mes sincères remerciements. Je suis convaincue que nos chemins continueront de se croiser.

**Au membre invité de cette thèse, Monsieur Guillaume LE LOC'H, Maître de Conférences à l'EnvT,**

Je tiens à te remercier sincèrement de m'avoir offert l'opportunité de vivre une dernière année étudiante exceptionnelle, où je me suis enfin sentie à ma place. Ta présence pour ma thèse m'honore profondément. Ta bienveillance, ta compréhension face à ma soif d'aventure, ainsi que la confiance que tu m'as accordée pour débiter dans le domaine de la faune sauvage en tant que Diplôme d'École, tout en bénéficiant de ton soutien précieux, sont inestimables. Je t'en suis profondément reconnaissante.

**À Monsieur Christophe GUINET, Directeur adjoint au CEBC, Directeur en océanologie Université Aix-Marseille 2, Directeur de recherche au CNRS, Centre d'Études Biologiques de Chizé**

D'avoir pris le temps de comprendre ma détermination à être un jour au plus près des éléphants de mer, d'avoir toujours répondu rapidement à mes demandes et d'avoir partagé des informations précieuses sur la vie de ces incroyables mammifères marins. Je tiens à vous remercier vivement.



# Table des matières

---

<b>Liste des figures</b> .....	<b>3</b>
<b>Liste des tableaux</b> .....	<b>5</b>
<b>Liste des abréviations</b> .....	<b>6</b>
<b>Introduction</b> .....	<b>7</b>
<b>Première partie : bibliographie</b> .....	<b>9</b>
1. L'éléphant de mer : sujet d'étude .....	9
A. <i>Présentation de l'espèce</i> .....	9
a. Classification et distribution géographique.....	9
b. Morphologie.....	12
B. <i>Cycle de vie</i> .....	14
a. En mer .....	15
b. À terre.....	16
2. Variabilités des stratégies d'adaptation .....	21
A. <i>Adaptations physiologiques chez les éléphants de mer austraux</i> .....	21
a. Adaptation à la recherche en mer .....	21
b. Adaptation thermique .....	23
B. <i>Adaptations comportementales : concept du « Pace Of Life Syndrom »</i> .....	27
3. La personnalité animale .....	32
A. <i>Concept de la « personnalité animale »</i> .....	32
a. Origine .....	32
b. Les traits de personnalité .....	32
c. Les différentes terminologies .....	33
d. Les axes de recherches .....	34
B. <i>Tests de personnalité</i> .....	39
a. Les méthodes : codage et classement des traits de personnalité.....	39
b. Fiabilité et validité .....	39
c. Contexte et situation expérimentale .....	40
d. Méthode de mesure et interprétation d'un test.....	41
C. <i>Exemple chez les Phocidés</i> .....	42
<b>Deuxième partie : étude expérimentale</b> .....	<b>47</b>
1. Introduction .....	47
2. Matériels et méthodes.....	48
A. <i>Expérimentations sur le terrain : recueil des données</i> .....	48
a. Localisation géographique et contexte expérimental .....	48
b. Description des tests .....	48
B. <i>Traitement des données</i> .....	50
a. Échantillonnage .....	50
b. Répertoire comportemental .....	51
c. Observation des données vidéos .....	53
C. <i>Analyses statistiques</i> .....	53
a. Critères d'inclusions et échantillons .....	53
b. Comparaisons et corrélations des tests .....	55
c. Exclusion de comportements .....	56
3. Résultats .....	57
A. <i>Comparaison A : juvéniles et adultes pour le test d'approche du nouvel objet</i> .....	57
a. Comparaisons des valeurs moyennes des comportements observés .....	57
b. Analyses de corrélations .....	58
B. <i>Comparaison B : tests d'approches de l'humain et du nouvel objet chez les adultes</i> .....	61

a. Comparaisons des moyennes des comportements des femelles adultes en fonction des deux types de tests .....	61
b. Résultats des corrélations .....	61
c. Résultats des Analyses en Composantes Principales (ACP) .....	64
4. Discussion.....	69
A. Analyse des résultats de la comparaison des comportements exprimés par les juvéniles et les adultes .....	69
B. Analyse des résultats de la comparaison des comportements exprimés chez les adultes entre l'approche d'un humain et d'un nouvel objet .....	70
C. Biais et limites.....	71
a. Variabilité et réalisation des tests .....	71
b. Biais d'analyse des vidéos .....	71
c. Biais de classements.....	72
d. Fidélité des tests.....	72
<b>Conclusion.....</b>	<b>73</b>
<b>Liste des références bibliographiques.....</b>	<b>75</b>
<b>Annexes .....</b>	<b>101</b>
Annexe 1 : Récapitulatif des données vidéos analysées sur le logiciel BORIS, par année de campagne, par type de test, par nombre et par durée (s).....	101
Annexe 2 : Exemples de comportements exprimés par les éléphants de mer du Sud face à l'approche d'un objet nouveau ou d'un humain .....	102

# Liste des figures

---

Figure 1 : Phylogénie des Phocidés (d'après Higdon <i>et al.</i> , 2007) .....	9
Figure 2 : Distribution circumpolaire en Antarctique des éléphants de mer du Sud ( <i>Mirounga leonina</i> ) en 2001. 1, Péninsule Valdes ; 2, Géorgie du Sud ; 3, îles Falkland ; 4, îles Orcades du Sud ; 5, îles Shetland du Sud ; 6, îles Sandwich du Sud ; 7, île Gough ; 8, Tristan da Cunha ; 9, Bouvetoya ; 10, Peter 1 Øy ; 11, îles Prince Edward ; 12, îles Crozet ; 13, îles Kerguelen ; 14, île Heard ; 15, îles Amsterdam & St. Paul ; 16, Îles Balleny ; 17, Île Macquarie ; 18, Île Auckland ; 19, Île Campbell ; 20, Île Bounty ; 21, Antipodes ; 22, Île Chatham (d'après McMahon <i>et al.</i> , 2005) .....	10
Figure 3 : Répartition des îles Australes, territoires des Terres Australes et Antarctiques Françaises : Archipel de Crozet, Archipel des Kerguelen, Amsterdam et Saint-Paul (source : <a href="https://www.taaf.fr">https://www.taaf.fr</a> ) .....	12
Figure 4 : Photographie de deux éléphants de mer austraux : le mâle (à gauche) et la femelle (à droite) (photo : Olivier Blaud / Ponant, 2019) .....	13
Figure 5 : Développement de la protubérance nasale de l'éléphant de mer austral mâle en fonction de l'âge (d'après Sanvito <i>et al.</i> , 2007) .....	14
Figure 6 : Cycle biologique de l'éléphant de mer austral (d'après Krellenstein, 2016 et Nebot, 2019) .....	14
Figure 7 : En période de reproduction : le mâle (à droite) reconnaissable par sa morphologie et ses cicatrices de combats violents, la femelle (au milieu) et deux juvéniles (tout à gauche et tout à droite) (photo : Olivier Blaud / Ponant, 2019) .....	16
Figure 8 : Jeune juvénile partant en mer pour la première fois (photo : Olivier Blaud / Ponant, 2019) .....	18
Figure 9 : La mue : passage de l'ancien au nouveau pelage (photo : Olivier Blaud / Ponant, Géorgie du Sud, 2019) .....	19
Figure 10 : Éléphant de mer portant une balise GPS type ARGOS, îles Kerguelen (photo : Étienne Pauthenet / IPEV : <a href="https://www.researchgate.net">https://www.researchgate.net</a> ) .....	20
Figure 11 : Cartes de description des trajectoires des éléphants de mer du Sud : (a) Carte des trajectoires depuis certaines îles : îles Kerguelen (jaune), Macquarie (bleu), Campbell (orange), Livingston (magenta), Elephant (cyan), stations Casey (rouge) et Davis (vert) (b) Carte de l'occupation des trajectoires, avec une échelle de couleurs logarithmique allant du violet (occupation faible) au jaune (occupation élevée) (Logiciel : Matplotlib Basemap Toolkit) (d'après : Rodríguez <i>et al.</i> , 2017) .....	22
Figure 12 : Modèle conceptuel des impacts des perturbations sur le comportement, la physiologie, la santé, les taux de vitalité et la dynamique des populations, à court et à long terme (d'après New <i>et al.</i> , 2014) .....	23
Figure 13 : Nageoire antérieure gauche (photo : Olivier Blaud / Ponant, Géorgie du Sud, 2019) ..	24



Figure 14 : Regroupement ou « <i>huddling</i> » d'éléphants de mer du Sud (photo : Emma Kunegel / IPEV, Kerguelen, 2024).....	25
Figure 15 : Regroupement de plusieurs femelles durant la mue, en habitat boueux (photo : Emma Kunegel / IPEV, Kerguelen, 2024) .....	26
Figure 16 : Éléphants de mer après la mue, en habitat herbeux (photo : Olivier Blaud / Ponant, Géorgie du Sud, 2019).....	26
Figure 17 : Schéma illustrant l'hypothèse du « syndrome du rythme de vie » à travers l'histoire de vie, le comportement et les traits physiologiques des individus (*« hypothalamus-pituitary-adrenal » = l'axe hypothalamo-hypophysio-surrénalien) (d'après Réale <i>et al.</i> , 2007) .....	29
Figure 18 : Tendances temporelles du nombre de citations des deux premières publications clés sur le “syndrome du rythme de vie” (gris foncé : Ricklefs et Wikelski, 2002 ; gris clair : Réale <i>et al.</i> , 2010a) ; chiffres basés sur une recherche dans ISI Web of Science le 8 janvier 2018 (d'après Dammhahn <i>et al.</i> , 2018).....	30
Figure 19 : Schéma illustrant un résumé des facteurs pouvant influencer la personnalité (d'après Trillmich <i>et al.</i> , 2018).....	34
Figure 20 : Exemple d'un test de personnalité : voiture télécommandée utilisée dans un test de stimulation sonore (A) boîte contenant des électroniques de stimulation sonore (B) caméra vidéo (d'après Twiss <i>et al.</i> , 2011) .....	45
Figure 21 : Nouvel objet utilisé pour le test de personnalité : ici, une vache gonflable, jouet pour enfant, surnommée “Choupinette” (source : Google image).....	48
Figure 22 : Positionnement de l'objet “Choupinette”, de la caméra et du bâton, face à l'éléphant de mer (capture vidéo : IPEV, Kerguelen, 2018-2019) .....	49
Figure 23 : Test d'approche d'un humain, la caméra est maintenue dans les mains, face à l'éléphant de mer (capture vidéo : IPEV, Kerguelen, 2019-2020) .....	50
Figure 24 : Graphique représentant les moyennes du nombre des occurrences des comportements exprimés à l'approche d'un nouvel objet entre les adultes et les juvéniles (réalisé avec Datadab.fr) .....	57
Figure 25 : Graphique représentant les moyennes des durées des comportements exprimés à l'approche d'un nouvel objet pour les adultes et les juvéniles (réalisé avec Datadab.fr) .....	58

# Liste des tableaux

---

Tableau 1 : Liste complète des individus et du nombre de vidéos analysées, par année de campagne .....	51
Tableau 2 : Éthogramme : liste détaillée des comportements observés dans les vidéos récoltées sur le terrain des tests de personnalité chez les éléphants de mer austraux. « <i>state event</i> » ou la latence : mesure quantifiable via la latence, « <i>point event</i> » ou la fréquence : mesure quantifiable via la fréquence .....	52
Tableau 3 : Liste des comportements de l'éthogramme utilisé, regroupés dans des catégories de traits de personnalité.....	53
Tableau 4 : Liste de l'échantillon retenu dans l'étude pour le test d'approche d'un nouvel objet, comparant les adultes et les juvéniles (Comparaison A) .....	54
Tableau 5 : Liste de l'échantillon retenu dans l'étude pour le test d'approche d'un humain comparé à l'approche d'un nouvel objet (Comparaison B) .....	55
Tableau 6 : Interprétation du coefficient de corrélation de Pearson (source : <a href="https://datatab.fr/">https://datatab.fr/</a> ) .....	56
Tableau 7 : Résultats des comparaisons de médianes des nombres de comportements exprimés entre les adultes et les juvéniles face à l'approche d'un nouvel objet (test de Mann-Whitney) .....	59
Tableau 8 : Résultats des comparaisons des médianes des durées des comportements entre les adultes et les juvéniles face à l'approche d'un nouvel objet (test de Mann-Whitney).....	60
Tableau 9 : Résultats de la comparabilité des durées des comportements exprimés entre l'approche d'un humain et d'un nouvel objet .....	61
Tableau 10 : Résultats de la comparaison des moyennes des comportements exprimés entre l'approche d'un humain et d'un nouvel objet (test de Wilcoxon Signed Rank) .....	61
Tableau 11 : Résultats des corrélations des comportements dans le test de l'approche de l'humain....	62
Tableau 12 : Résultats des corrélations des comportements dans le test de l'approche du nouvel objet .....	63
Tableau 13 : Résultats des variances des facteurs, dans le test humain .....	64
Tableau 14 : Résultats des contributions des variables pour chaque facteur, dans le test humain.....	65
Tableau 15 : Résultats des styles de réaction dans le test humain .....	66
Tableau 16 : Résultats des variances des facteurs, dans le test du nouvel objet.....	66
Tableau 17 : Résultats des contributions des variables pour chaque facteur, dans le test du nouvel objet .....	67
Tableau 18 : Résultats des styles de réaction dans le test du nouvel objet.....	68

# Liste des abréviations

---

**ACP** : Analyse en Composantes Principales

**BMR** : « *basal metabolic rate* », en français : taux métabolique basal

**DEE** : « *daily energy expenditure* », en français : dépense énergétique quotidienne

**FMR** : « *field metabolic rate* », en français : taux métabolique de terrain

**IPEV** : Institut polaire français Paul-Emile Victor

**POLS** : « *pace of life syndrome* », en français : syndrome du rythme de vie

**RMR** : « *resting metabolic rate* », en français : taux métabolique au repos

**SAM** : « *Southern Annular Mode* », en français : Mode Annulaire Austral

**SNO-MEMO** : Système National d'Observation des Mammifères bio-Echantillonneurs du Milieu Océanique

**TAAF** : Terres Australes et Antarctiques Françaises

**UICN** : Union Internationale pour la Conservation de la Nature

# Introduction

---

En 2022, l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) a identifié plus de 45 000 espèces menacées parmi les 160 000 étudiées, incluant plus de 1500 espèces marines, avec 41 % de ces menaces attribuées au réchauffement climatique. En 1998, le biologiste William Sutherland affirmait que « *le problème le plus important pour l'humanité et la biodiversité est l'augmentation de la population humaine* » (Sutherland, 1998). En effet, les activités humaines, telles que la pollution chimique et sonore, les débris marins, l'épuisement des proies et l'acidification des océans, ont des impacts généralisés sur les mammifères marins, affectant toutes les populations de ces espèces. Depuis lors, des scientifiques du monde entier ont alerté sur ces conséquences. Par exemple, une augmentation de 4°C pourrait mettre en danger critique 90% des espèces marines mondiales (Boyce *et al.*, 2022). Par ailleurs, depuis l'adoption de l'Accord de Paris en 2016, les habitats marins et d'eau douce de l'Antarctique subissent des transformations rapides et inquiétantes. Les températures y ont augmenté de 2°C en cinquante ans, et entre 1997 et 2021, le volume des plateformes de glace a diminué de 40% (Davison *et al.*, 2023). Ainsi, les changements climatiques et environnementaux affectent profondément la dynamique et la configuration des écosystèmes marins, modifiant la distribution et la disponibilité des ressources alimentaires, et mettant donc en danger la survie des espèces locales. Cette situation motive les biologistes à renforcer les stratégies de conservation pour faire face à cette menace croissante.

L'océan Austral, essentiel à la régulation du climat mondial, est lui aussi confronté aux effets du réchauffement climatique. Son écosystème, composé notamment de phytoplancton et de zooplancton, repose en grande partie sur la banquise, qui ne cesse de reculer depuis plusieurs années. Cependant, observer les effets de ce réchauffement reste difficile, en raison de la complexité du déploiement de matériel et des conditions périlleuses et coûteuses d'accès pour les navires scientifiques, notamment en hiver (Guinet, 2022). Depuis plus de 15 ans, pour combler ce manque d'échantillonnage, le réseau d'observation SNO-MEMO (Système National d'Observation des Mammifères bio-échantillonneurs du Milieu Océanique) s'appuie sur les éléphants de mer austraux (*Mirounga leonina*). Équipés de capteurs, ces animaux marins recueillent des données cruciales telles que la température, la salinité, et divers autres paramètres océaniques. Exploitant des zones marines habituellement non échantillonnées et étant parmi les meilleurs plongeurs des phocidés, ces mammifères permettent une étude approfondie des changements climatiques à l'échelle océanographique. Ils accèdent à des zones inaccessibles, comme la banquise, et transmettent des données en temps réel, complétées par des analyses détaillées à leur retour (Guinet, 2022).

Par ailleurs, le cycle de vie des éléphants de mer du Sud alterne entre des phases de recherche alimentaire en mer et des périodes de jeûne à terre, cruciales pour leur reproduction et leur mue. Face aux bouleversements climatiques, ces espèces montrent une capacité à utiliser leur flexibilité physiologique, à développer de nouvelles adaptations ou à migrer vers des habitats plus adaptés. En parallèle, au cours des dernières décennies, de nombreuses recherches ont été menées pour étudier les comportements adaptatifs des animaux et les corrélés à des traits de personnalité, comme l'exploration, l'audace et l'agressivité (Réale *et al.*, 2007), afin de mieux

comprendre leurs stratégies de survie dans un environnement en rapide mutation. Le domaine de recherche sur la personnalité animale (par exemple : Réale *et al.*, 2007, 2009, 2010 ; Sih *et al.*, 2004a,b ; Dingemanse et Wolf, 2010 ; Stamps et Groothuis, 2010 a,b ; Wolf et Weissing, 2012) est motivé par des découvertes indiquant que les variations individuelles influencent les stratégies d'histoire de vie, la répartition des espèces, les interactions intra et interspécifiques, ainsi que la dynamique des populations (Biro et Stamps, 2008). Ces études cherchent à examiner comment les facteurs écologiques influencent la diversité individuelle de la plasticité et de la personnalité, ainsi que la stratégie et l'efficacité de la recherche alimentaire associée à ces comportements. L'équilibre entre le succès dans la recherche alimentaire et l'effort investi est vital pour la survie et la reproduction des individus. Comprendre cet équilibre aide à évaluer l'impact des changements environnementaux sur les performances physiques ainsi que sur les tendances futures des populations. Une connaissance approfondie de l'écologie comportementale est donc essentielle pour optimiser les stratégies de conservation.

Cette thèse a pour objectif d'explorer la personnalité des éléphants de mer austraux sur les îles Kerguelen (TAAF-IPEV). La première partie, bibliographique, se concentre sur l'éléphant de mer austral, une espèce étudiée depuis des décennies pour son rôle d'échantillonneur de l'Océan Austral. Ensuite, nous examinerons les études qui lient le rythme de vie des animaux à leurs traits de personnalité, soulignant leurs effets sur le potentiel évolutif des espèces et des populations. Enfin, la deuxième partie expérimentale pose l'hypothèse d'identifier différentes personnalités chez les éléphants de mer, ce qui pourrait révéler des stratégies distinctes d'adaptation chez cette espèce. À l'issue, l'étude de leurs comportements adaptatifs pourrait non seulement orienter des mesures de conservation efficaces, mais aussi permettre de mieux comprendre et anticiper les caractéristiques de leur environnement.

# Première partie : bibliographie

## 1. L'éléphant de mer : sujet d'étude

### A. Présentation de l'espèce

#### a. Classification et distribution géographique

Les éléphants de mer appartiennent à l'embranchement des Vertébrés, à la classe des Mammifères, à l'ordre des Carnivores, au clade des Pinnipèdes et à la famille des Phocidés (Figure 1). Ils se divisent en deux espèces distinctes : l'éléphant de mer du Nord (*Mirounga angustirostris*) et l'éléphant de mer du Sud (*Mirounga leonina*). Comme les phoques, ce sont des mammifères marins qui se déplacent en mer grâce à leurs nageoires postérieures et antérieures et se déplacent sur terre en rampant sur le ventre, utilisant parfois leurs nageoires antérieures comme support.

Figure 1 : Phylogénie des Phocidés (d'après Higdon *et al.*, 2007)

P H O C I D É S	Monachines	Monachini	<i>Monachus tropicalis</i> † <i>Monachus monachus</i>	Phoque moine des Caraïbes Phoque moine de Méditerranée	Phoques moines
		Miroungini	<i>Mirounga angustirostris</i> <i>Mirounga leonina</i>	Éléphant de mer du Nord Éléphant de mer du Sud	Éléphants de mer
		Lobodontini	<i>Carcinophage de Lobodon</i>	Phoque crabier	Phoques de l'Antarctique
			<i>Leptonychotes weddellii</i>	Phoque de Weddell	
			<i>Hydrurga leptonyx</i> <i>Ommatophoca rossii</i>	Léopard de mer Phoque de Ross	
		Phocinae	Érignathini	<i>Erignathus barbatus</i>	Phoque barbu
	Cystophorini		<i>Cystophora cristata</i>	Phoque à capuchon	
	Phocini	Histriophocina	<i>Histriophoca fasciata</i>	Phoque rubané	Phoques de l'Arctique
			<i>Pagophilus groenlandicus</i>	Phoque du Groenland	
		Phocine	<i>Phoque à longue queue</i>	Phoque de Largha	
<i>Phoca vitulina</i>			Phoque commun		
<i>Pusa hispida</i>			Phoque annelé		
<i>Pusa sibirica</i> <i>Pusa caspica</i> <i>Halichoerus grypus</i>			Phoque du Baïkal Phoque de la mer Caspienne Phoque gris		

Bien qu'ils partagent des similitudes physiques, ces deux espèces sont les plus grands pinnipèdes existants, et ont des distributions géographiques séparées par près de 8000 kilomètres

(Ling and Bryden, 1981 ; McGinnis and Schusterman, 1981). Ainsi, les éléphants de mer du Nord, ont une aire de reproduction restreinte et se reproduisent dans une dizaine de colonies s'étendant de Point Reyes, dans le nord de la Californie, à la péninsule de Basse-Californie, au Mexique. Quant aux éléphants de mer austraux, également appelés éléphants de mer du Sud, présentent une répartition circumpolaire (Ling et Bryden, 1992) (Figure 2). Leur aire de répartition est beaucoup plus étendue, établissant des sites de reproduction sur des îles dispersées en subantarctique et de la péninsule antarctique (Hindell, 2018). Il existe quatre populations génétiquement distinctes, observables à des emplacements spécifiques : aux îles Macquarie dans l'océan Pacifique Sud, en Géorgie du Sud dans l'océan Atlantique, sur l'archipel de Kerguelen dans le sud de l'océan Indien, et dans la péninsule Valdès en Argentine (Slade *et al.*, 1998 ; Hoelzel *et al.*, 2001).

**Figure 2 : Distribution circumpolaire en Antarctique des éléphants de mer du Sud (*Mirounga leonina*) en 2001. 1, Péninsule Valdés ; 2, Géorgie du Sud ; 3, îles Falkland ; 4, îles Orcades du Sud ; 5, îles Shetland du Sud ; 6, îles Sandwich du Sud ; 7, île Gough ; 8, Tristan da Cunha ; 9, Bouvetoya ; 10, Peter 1 Øy ; 11, îles Prince Edward ; 12, îles Crozet ; 13, îles Kerguelen ; 14, île Heard ; 15, îles Amsterdam & St. Paul ; 16, Îles Balleny ; 17, Île Macquarie ; 18, Île Auckland ; 19, Île Campbell ; 20, Île Bounty ; 21, Antipodes ; 22, Île Chatham (d'après McMahon *et al.*, 2005)**



L'espérance de vie des éléphants de mer du Sud est d'une dizaine d'années en moyenne, avec une possibilité pour les mâles de vivre jusqu'à vingt ans (Scheffer, 1950 ; Laws, 1953 ; Ling et Bryden, 1981). Au début des années 2000, leur population mondiale était estimée à plus de 730 000 individus (McMahon *et al.*, 2005). En 2023, Laborie *et al.* (2023) ont utilisé des images satellitaires pour évaluer pour la première fois la population totale d'éléphants de mer du Sud sur les îles Kerguelen et de Crozet (Figure 3), révélant que l'archipel des Kerguelen abrite plus de 347 000 individus, les plaçant comme la deuxième population la plus importante après la Géorgie du Sud (Laborie *et al.*, 2023). La population des éléphants de mer sur l'île de Crozet est estimée à plus de 13 000 individus, cette île se distinguant par son taux de croissance élevé, juste après la péninsule de Valdés en Patagonie (Ferrari *et al.*, 2013). Cette étude vise à évaluer la population des éléphants de mer à la suite d'un déclin significatif de leur reproduction dans la région de l'océan Austral entre

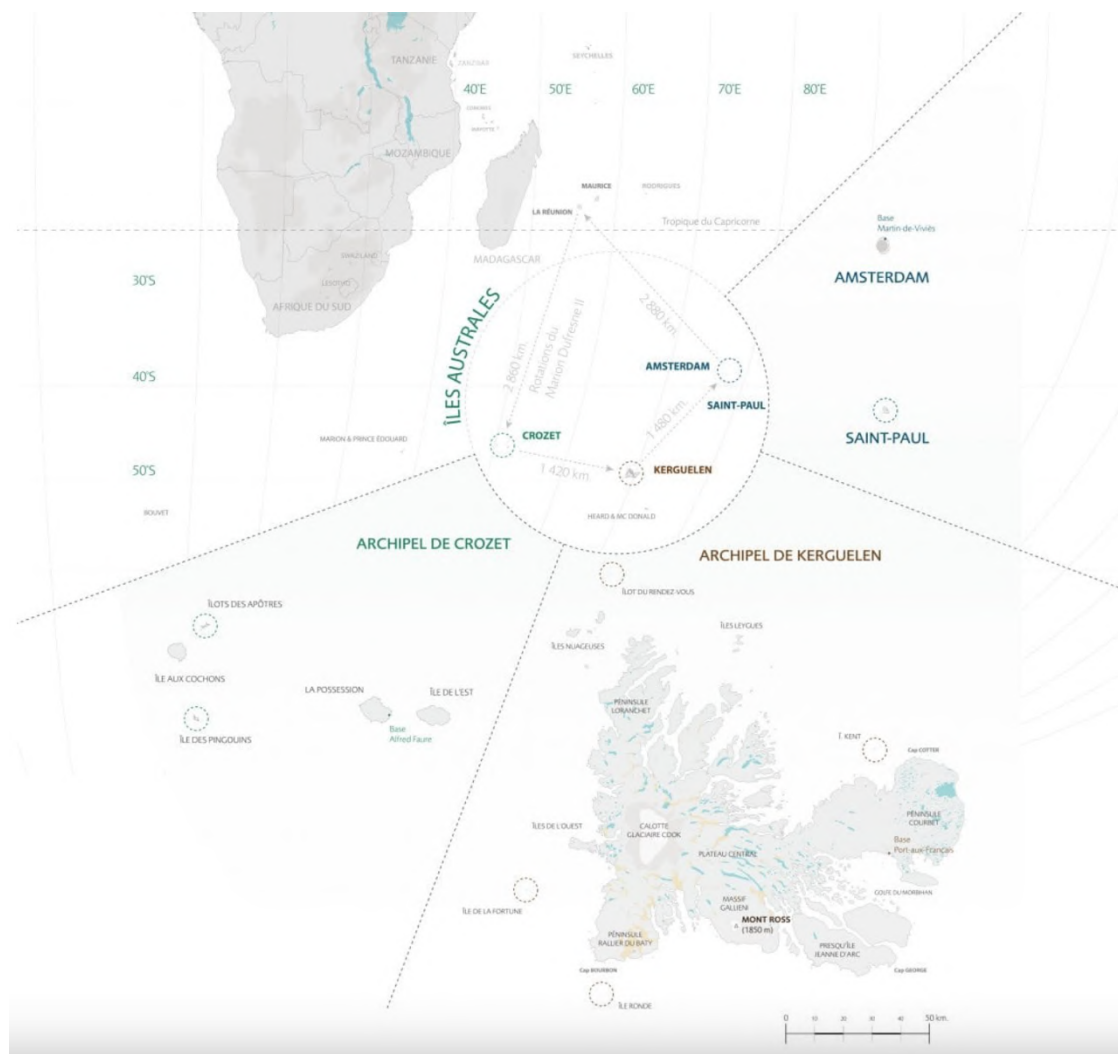
les années 1950 et 1970. Pour comprendre les causes de ce déclin, plusieurs travaux provenant de différentes bases scientifiques en Antarctique ont été entrepris. Initialement, Slip et Burton (1999) ont attribué ce déclin au changement d'état de la banquise, supposant que la diminution des ressources alimentaires pour les juvéniles partis en Antarctique les aurait rendues moins accessibles, entraînant leur mortalité et affectant le renouvellement de la population. Cependant, une étude ultérieure menée par Pistorius et Bester (2002) a révélé que la survie des juvéniles sur l'île Marion (Figure 1, point 11 "Îles du Prince Édouard") n'a pas été significativement affectée malgré le déclin de la population. Les zones de recherche alimentaire des adultes sont partiellement identifiées, tandis que celles des juvéniles demeurent largement inexplorées (Bester, 1989). Étant donné que les adultes ont des besoins énergétiques plus élevés que les juvéniles pendant la recherche alimentaire, le changement d'état de la banquise pourrait avoir conduit à un partage des zones de chasse, restreignant ainsi les adultes dans leur capacité à satisfaire leurs besoins (Pistorius et Bester, 2002).

Des hypothèses multiples ont été avancées pour expliquer ce déclin, avec des recherches en cours examinant le rôle potentiel du « *Southern Annular Mode* » (SAM) (Mode Annulaire Austral, en français) dans les populations d'éléphants de mer des îles Macquarie. Le SAM, un phénomène météorologique caractérisé par des variations dans la pression atmosphérique autour du pôle Sud, influence les conditions climatiques à différentes échelles. Les fluctuations du SAM sont liées à des changements dans les températures, les précipitations et d'autres paramètres climatiques, et elles ont été observées pour influencer la disponibilité de proies près de l'île Macquarie, affectant la survie des juvéniles. De plus, les modifications dans la dynamique des glaces de mer et l'accès aux zones de recherche alimentaire sur le plateau continental de l'Antarctique orientale pourraient avoir un impact sur la survie des femelles (Volzke *et al.*, 2021). Il est également possible qu'un changement dans la production primaire de l'océan Austral ait entraîné des changements dans la composition des communautés de phytoplancton (Mestre *et al.*, 2020), qui constituent la principale source de nourriture des éléphants de mer. À la suite de ce déclin, il a été observé que la population la plus importante, localisée en Géorgie du Sud, est demeurée stable, tandis que celle présente sur les archipels de Kerguelen, deuxième population la plus importante (voir Figure 2), a enregistré un déclin d'environ 48% (McMahon *et al.*, 2005 ; Pistorius *et al.*, 2002 ; Guinet *et al.*, 1999). Après une période de stabilisation de la population des éléphants de mer vers la fin des années 1980, on constate à nouveau une croissance de la population, notamment sur les îles Kerguelen, où cette tendance coïncide avec une augmentation récente de la concentration de chlorophylle-a dans l'océan Austral, fournissant ainsi davantage de nourriture pour les éléphants de mer (Laborie *et al.*, 2023).

C'est sur les îles de Kerguelen que les éléphants de mer austraux, font l'objet d'études approfondies par des équipes scientifiques françaises, en partenariat avec l'Institut Polaire Paul Émile Victor (IPEV), et les Terres Australes Antarctiques Françaises (TAAF).



**Figure 3 : Répartition des îles Australes, territoires des Terres Australes et Antarctiques Françaises : Archipel de Crozet, Archipel des Kerguelen, Amsterdam et Saint-Paul (source : <https://www.taaf.fr>)**



Cet archipel est le plus ancien des Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF). Il s'étend sur environ 7 215 km<sup>2</sup>, comprend une île principale, entourée de plus de 300 îles et îlots satellites. Les Kerguelen jouissent d'un climat océanique, froid et extrêmement venteux. Elles sont situées à la convergence antarctique, où le mélange des eaux froides de l'Antarctique et des eaux plus chaudes de l'océan Indien stimule la production des chaînes alimentaires. C'est un lieu privilégié pour la reproduction de nombreux animaux océaniques qui dépendent de la terre ferme. Cependant, la végétation terrestre reste modeste, créant des paysages de toundra près du littoral, ou à de discrètes colonies de lichens là où la pauvreté du sol s'intensifie ou que les conditions climatiques deviennent plus rudes avec l'altitude.

### ***b. Morphologie***

Les éléphants de mer du Sud sont les mammifères présentant un dimorphisme sexuel le plus important. Le premier critère de différence concerne la taille et le poids. Les mâles pèsent en

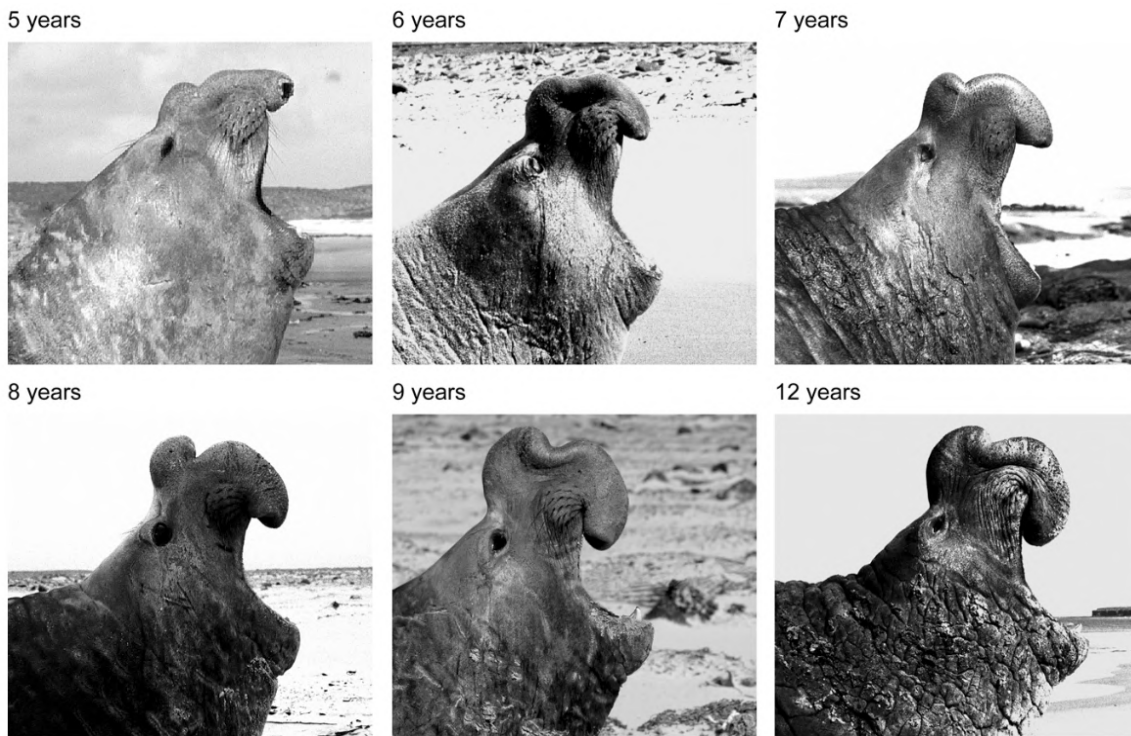
moyenne entre 1 500 et plus de 3 000 kilogrammes, avec un record enregistré à 3 700 kilogrammes (Ling et Bryden, 1981). Ils peuvent donc faire huit à dix fois le poids d'une femelle (Figure 4), qui pèse en moyenne 400 à 600 kg, pouvant aller jusqu'à 800 kg après la mise bas (Hindell, 2018 ; Le Boeuf *et al.*, 1994). Cette dernière mesure en moyenne 2,5 mètres, contre plus de 4 mètres pour le mâle (Le Boeuf *et al.*, 1994). Le second critère de distinction découle de la présence d'une protubérance nasale (ou proboscis) chez le mâle (Figure 5), qui est à l'origine de l'appellation "éléphant de mer" et qui est aussi traditionnellement associée à un rôle prédominant dans les comportements de dominance, notamment dans la vocalisation (Hindell, 2018). Une étude a révélé que les propriétés acoustiques, déterminées par la portion principale du conduit vocal et la protubérance de l'éléphant de mer du Sud, sont liées à sa taille et à son âge. Ainsi, les caractéristiques sonores sont influencées par cette protubérance nasale, et agissent comme une extension du conduit vocal. Par conséquent, la probabilité d'être choisi pour l'accouplement par les femelles augmente avec la taille (Sanvito *et al.*, 2007).

Ce dimorphisme sexuel est également une caractéristique des espèces polygynes, où un mâle s'accouple avec plusieurs femelles. Cela suggère que la polygynie a évolué chez les pinnipèdes, en lien avec des traits spécifiques tels que leur grande taille et leur épaisse couche de graisse (Bartholomew, 1970). Ces adaptations spécifiques contribuent à la préservation de la chaleur endogène ou bien de réserve de graisse qui peut également servir de source d'énergie pendant les périodes de jeûne prolongé. Ainsi, leur métabolisme plus lent est proportionnel à leur poids (Cappozzo, 2001).

**Figure 4 : Photographie de deux éléphants de mer austraux : le mâle (à gauche) et la femelle (à droite)** (photo : Olivier Blaud / Ponant, 2019)



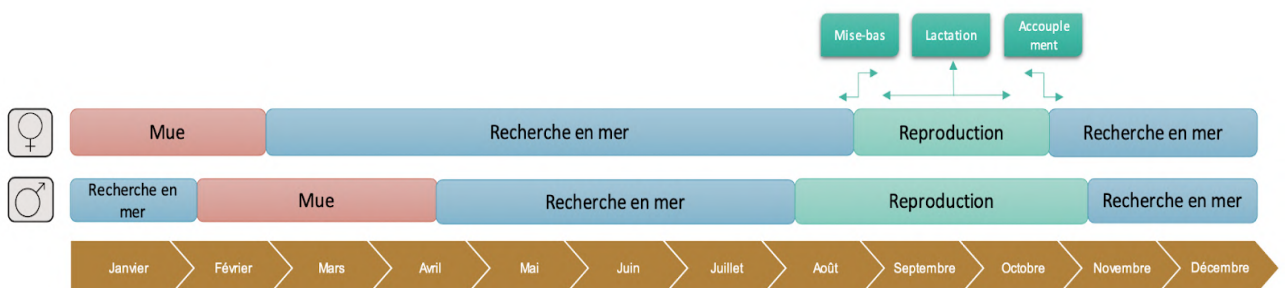
**Figure 5 : Développement de la protubérance nasale de l'éléphant de mer austral mâle en fonction de l'âge (d'après Sanvito *et al.*, 2007)**



## B. Cycle de vie

Les éléphants de mer sont des espèces marines pélagiques qui passent jusqu'à 90% de leur temps en mer à rechercher de la nourriture (McIntyre *et al.*, 2010). Cette phase d'alimentation est essentielle pour accumuler des réserves d'énergie indispensables aux périodes passées à terre, notamment pour se préparer de manière optimale à la reproduction et à la mue, durant lesquelles on pensait qu'ils ne se nourrissaient pas (McConnell *et al.*, 1992 ; Boyd *et al.*, 1993 ; Charlanne *et al.*, 2024). (Figure 6).

**Figure 6 : Cycle biologique de l'éléphant de mer austral (d'après Krellenstein, 2016 et Nebot, 2019)**



### a. En mer

- *La plongée*

Ce pinnipède, doté d'une morphologie adaptée à la plongée, est le mammifère marin qui passe le plus de temps en mer. Les éléphants de mer plongent en moyenne entre 300 et 400 mètres de profondeur, mais sont capables d'atteindre des profondeurs dépassant 2000 mètres, établissant ainsi un record de plongée benthique à plus de 2133 mètres (McIntyre *et al.*, 2010). Leurs plongées, d'une durée moyenne de 20 à 30 minutes, sont suivies de courtes périodes en surface de 2 à 3 minutes (Le Boeuf *et al.*, 1988 ; Boyd et Arnbohm, 1991 ; McIntyre *et al.*, 2010). Lorsqu'ils recherchent de la nourriture, ils peuvent rester au fond pendant 10 à 20 minutes. Les femelles ont tendance à privilégier les plongées pélagiques, tandis que les mâles effectuent des plongées pélagiques et benthiques (Hindell *et al.*, 1991 ; Campagna *et al.*, 1999). Leur agilité en mer et leurs aptitudes à plonger leur permettent d'explorer des territoires étendus, pouvant atteindre jusqu'à 15 000 km en mer, tout en restant submergés pendant plus de 77 minutes (De Long et Stewart, 1991 ; McConnell *et al.*, 1992 ; Bailleul *et al.*, 2007). En vieillissant, les éléphants de mer font moins de voyages en mer, mais ceux-ci sont plus longs. Ils s'éloignent davantage et passent plus de temps près de l'Antarctique (Field *et al.*, 2005).

- *L'alimentation*

Les éléphants de mer juvéniles, qu'ils soient mâles ou femelles, ont un régime alimentaire semblable, majoritairement constitué de myctophidés, également connus sous le nom de poissons-lanternes, organismes mésopélagiques de petite taille (Turner *et al.*, 2009). Ils se nourrissent surtout en haute mer, en pratiquant une pêche pélagique dans les régions antarctiques et subantarctiques. À l'âge adulte, les femelles conservent ce régime alimentaire à base de myctophidés (Bailleul *et al.*, 2010 ; Chaigne *et al.*, 2013), tandis que les mâles matures préfèrent les proies benthiques plus grandes (Newland *et al.*, 2011). Toutefois, malgré les variations morphologiques et comportementales qui influencent leurs choix alimentaires et leur succès reproductif, le régime alimentaire des mâles éléphants de mer reste sous-estimé. Une récente étude (Cormack, 2023) a révélé une spécialisation alimentaire chez les mâles adultes, fortement liée à leur taille corporelle. Ils privilégient les proies énergétiquement riches, comme les grands calmars, et certains se spécialisent dans des espèces spécifiques telles que le poisson, le poulpe ou les crustacés. Cette spécialisation constante dans le temps, réduit la compétition alimentaire et favorise le succès reproductif en leur fournissant plus d'énergie lors des combats pour la reproduction. Ainsi, les éléphants de mer du Sud nécessitent de grandes quantités d'énergie (Boyd *et al.*, 1993), ce qui fait d'eux l'une des espèces ayant la plus forte consommation annuelle de poissons et de calmars parmi les mammifères et les oiseaux marins de la région, soit une capture quotidienne estimée de 4,8 à 16,1 kg de poissons (Bradshaw *et al.*, 2003 ; Hindell *et al.*, 2003 ; Mittermeier et Wilson, 2014). Ils compensent des taux de capture plus faibles en consommant des proies plus grandes et plus riches en nutriments (Guinet *et al.*, 2014). Ainsi, ces pinnipèdes ne consomment pas directement des crustacés, mais privilégient des proies qui se nourrissent elles-mêmes de crustacés (Rodhouse *et al.*, 1992 ; Cherel *et al.*, 2008). Leur recherche de nourriture les amène à migrer vers différentes zones, leur permettant d'accumuler des réserves de graisse pour subsister pendant les périodes de jeûne liées à la mue et à la saison de reproduction (Hindell et Perrin, 2009).



## **b. À terre**

- *La reproduction*

Les éléphants de mer se rendent à terre deux fois par an : d'abord de fin août à début novembre pour se reproduire, puis de décembre à fin mars pour muer, cette période variant selon qu'il s'agisse de femelles ou de mâles. Ces pinnipèdes retournent habituellement sur leur lieu de naissance pour ces événements et les femelles sont fidèles à la colonie où elles sont nées. Mais les mâles ont tendance à se disperser davantage (Reither *et al.*, 1981 ; Lewis *et al.*, 2006 ; Fabiani *et al.*, 2006). Ces périodes de regroupement grégaire en colonies sont les seules occasions où ces animaux solitaires forment des groupes (Bester, 1989). Les principaux sites de reproduction se trouvent dans la zone sub-antarctique et l'océan Austral, notamment aux îles Kerguelen, île Macquarie et Géorgie du Sud. La péninsule Courbet sur Kerguelen est un lieu important pour la reproduction.

Les mâles commencent à se rassembler sur terre à partir de mi-août pendant la saison de reproduction, et restent présents pendant au moins 8 semaines, parfois jusqu'à fin novembre, en même temps que les dernières femelles (McCann, 1980 ; Ling et Bryden, 1981). Leur maturité sexuelle est atteinte vers 4-5 ans, mais ils ne s'accouplent qu'à partir de 9-12 ans (McCann, 1980). Les plus âgés arrivent d'abord à la colonie et établissent une hiérarchie de dominance par l'agressivité autour des zones où se trouvent les femelles (Le Bœuf et Peterson, 1969 ; Le Bœuf, 1974 ; McCann, 1980, 1981). Les mâles reproducteurs, appelés "pachas" ou "bulls", s'engagent dans des combats violents, qui leur laissent de nombreuses cicatrices sur le corps (Figure 7). Leur grande taille leur confère un avantage dans la protection de leurs harems, qui peuvent comprendre des centaines de femelles. Un seul mâle alpha domine chaque harem, repoussant les autres mâles et s'accouplant avec les femelles (McCann, 1981 ; Cappozzo, 2001).

**Figure 7 : En période de reproduction : le mâle (à droite) reconnaissable par sa morphologie et ses cicatrices de combats violents, la femelle (au milieu) et deux juvéniles (tout à gauche et tout à droite) (photo : Olivier Blaud / Ponant, 2019)**



Les femelles, quant à elles, arrivent sur terre principalement entre septembre et octobre, avec un pic d'arrivée autour de mi-septembre (Carrick *et al.*, 1962a ; McCann, 1980). Elles atteignent la maturité sexuelle vers l'âge de 3 ans et donnent naissance pour la première fois à l'âge de 4 ou 5 ans (Laws, 1960 ; McCann, 1980, 1981). Quelques jours après leur arrivée à terre, elles mettent bas un seul petit, mesurant environ 130 centimètres et pesant autour de 40 kilogrammes. La naissance, d'une durée de 2 à 15 minutes, est suivie par l'expulsion du placenta (Ling et Bryden, 1981 ; Hindell et Perrin, 2009). Elles nourrissent leurs petits pendant environ 20 jours, ce qui permet au nouveau-né de passer d'un poids d'environ 20 kg à près de 130 kg au moment du sevrage. Pendant cette période, les femelles jeûnent en groupe, utilisant toute leur énergie pour nourrir leurs petits. Elles peuvent perdre jusqu'à 8 kg de poids vif par jour en puisant dans leurs réserves de graisse sous-cutanée, accumulées lors de leur recherche alimentaire en mer (Laws, 1956a ; Carrick *et al.*, 1962a,b ; Kretzmann *et al.*, 1993, Arnborn *et al.*, 1993). Les femelles entrent en œstrus moins de 20 jours après l'accouchement et restent sur terre jusqu'à la mi-novembre pour s'accoupler de nouveau. Ensuite, elles retournent en mer environ quatre semaines après la mise-bas et le sevrage du petit, pour chercher de la nourriture (Laws, 1953, 1956a, b ; Carrick *et al.*, 1962a ; Le Bœuf *et al.*, 1972 ; Ling et Bryden, 1981 ; Le Boeuf *et al.*, 1988 ; Hindell et Perrin, 2009).

Pendant la période de reproduction, les éléphants de mer, mâles et femelles, restent à terre sans se nourrir, puisant dans leurs réserves graisseuses (Carrick *et al.*, 1962b ; Hindell, 2018). Après avoir accumulé suffisamment de réserves énergétiques, les femelles jeûnent pendant la mise-bas et l'allaitement. Les naissances se déroulent à terre, car les éléphants de mer nouveau-nés ne peuvent pas encore maintenir leur température corporelle dans les eaux froides. Les femelles utilisent leurs réserves de graisse pour produire un lait très riche qui favorise une croissance rapide et un sevrage rapide (Carrick *et al.*, 1962a ; Laws, 1956 ; Costa *et al.*, 1986). Elles peuvent perdre en moyenne 200 à 250 kg, soit environ 35 % de leur poids corporel (Carlini *et al.*, 2004) et 42 % de leur masse corporelle totale (Costa *et al.*, 1986), équivalant à 8 à 10 kg par jour sur une période de 23 jours (Carlini *et al.*, 1999). Pendant la période d'accouplement, les mâles jeûnent également (Perrin *et al.*, 2009), durant environ 100 jours, luttant pour le rang social et le droit de s'accoupler (Le Bœuf, 1974 ; Wilkinson et Bester, 1990). Ils perdent en moyenne 12-15 kg par jour pendant cette période, en grande partie dû aux graisses brûlées pour soutenir leur métabolisme et leur activité reproductrice.

Les juvéniles restent entre 4 et 8 semaines sur terre après leur naissance. Dès l'âge de 2 mois, ils apprennent à nager, chasser et jouer avec d'autres jeunes. Vers 10 semaines, ils partent en mer pour leur première période de recherche alimentaire, y restent plusieurs mois, avant de revenir sur terre pour la période de mue qui a lieu de novembre à janvier (Figure 8). Cependant, les juvéniles reviennent sur terre entre avril et août, modifiant ainsi leur cycle annuel. Cette période supplémentaire pourrait s'expliquer par des besoins physiologiques, la réduction des parasites ou des interactions sociales stimulantes (Ling et Bryden 1981 ; Neumann 1999). La mortalité chez les jeunes est d'environ 30 % en raison de la compétition et des difficultés à capturer des proies (Hindell et Perrin, 2009). Le taux de survie entre leurs premières nages et l'âge de 7 mois est estimé à 50 % (Reiter *et al.*, 1978).

**Figure 8 : Jeune juvénile partant en mer pour la première fois (photo : Olivier Blaud / Ponant, 2019)**



- *La mue*

De novembre à avril, variant selon leur âge et leur sexe, les éléphants de mer du Sud reviennent sur terre pour leur mue annuelle qui a lieu pendant l'été austral, puis, ils retournent en mer pour plusieurs mois (Bradshaw *et al.*, 2004 ; Kirkman *et al.*, 2004). La mue dure environ un mois et débute avec les juvéniles jusqu'à l'âge de 3 ans, qui muent de novembre à fin janvier. Ensuite, les femelles matures muent de mi-décembre à fin février, passant environ 28 jours à terre. Les mâles matures, quant à eux, muent à partir de mi-février jusqu'en avril, restant environ 40 jours sur terre (Condy, 1979 ; McCann, 1980 ; Lewis *et al.*, 1996 ; Slip et Burton, 1999 ; Kirkman *et al.*, 2003 ; Ling, 2012).

Ces pinnipèdes subissent une « mue catastrophique » annuelle, un processus où la fonction du pelage est temporairement compromise, entraînant des inconvénients physiologiques et une vulnérabilité accrue, mais sur une période courte (Worthy *et al.*, 1992 ; Boyd *et al.*, 1993 ; Carlini *et al.*, 1999 ; Liwanag *et al.*, 2012 ; Carlini *et al.*, 2004). Seuls les éléphants de mer du Nord et du Sud, ainsi que les phoques moines d'Hawaï (*Monachus schauinslandi*) et de Méditerranée (*Monachus monachus*), sont connus pour subir ce type de mue (Worthy *et al.*, 1992 ; Davis et Darby, 2012 ; Beltran *et al.*, 2018). Pendant cette mue drastique, les éléphants de mer présentent des changements visibles, notamment un assombrissement de la couleur de leur peau en une teinte ardoise, avec l'apparition de poils gris argentés qui forment progressivement le nouveau pelage (Ling et Bryden, 1981). Le processus de mue inclut la perte des poils et de la couche cornée de la peau, commençant par les extrémités du corps, telles que la tête, les nageoires pectorales et la queue, avant de se poursuivre sur le reste du corps (Boyd *et al.*, 1993 ; Paterson *et al.*, 2012) (Figure 9). L'ancienne fourrure est remplacée entièrement par la nouvelle en 12 semaines (Boyd *et al.*, 1993 ; Ling, 2012). Ce renouvellement du pelage protège la peau et préserve la qualité du pelage, essentiel pour la survie en mer, notamment en contribuant à l'isolation thermique, au camouflage et à la réduction de la résistance hydrodynamique (Paterson *et al.*, 2012). Les mécanismes déclenchant la mue chez les phocidés restent largement inconnus, bien que des hypothèses



impliquant des facteurs nutritionnels, environnementaux et endogènes, tels que les hormones thyroïdiennes et stéroïdes comme les œstrogènes, aient été suggérées (Condy, 1979 ; John *et al.*, 1987 ; Ling, 2012). Une diminution progressive des œstrogènes post-reproduction chez les éléphants de mer femelles est observée (Ling, 2012), et une augmentation du taux métabolique pendant la mue pourrait être expliquée par des niveaux élevés de cortisol et d'hormones thyroïdiennes (Ashwell-Erickson *et al.*, 1986). Observé chez le phoque annelé, les hormones thyroïdiennes élevées contribuent au renouvellement du pelage, à une augmentation de la thermogénèse et à la mobilisation des réserves lipidiques pendant le jeûne (Routti *et al.*, 2010), tandis qu'une augmentation de la cortisolémie en fin de mue serait associée à une augmentation des métabolismes lipidique et protéique, d'après une étude réalisée chez l'éléphant de mer du Nord (Crocker *et al.*, 2014).

**Figure 9 : La mue : passage de l'ancien au nouveau pelage** (photo : Olivier Blaud / Ponant, Géorgie du Sud, 2019)



La mue chez les éléphants de mer est une période de jeûne qui demande beaucoup d'énergie, tout comme la période de reproduction (Crocker et Costa, 2002). Pendant ce jeûne, ils catabolisent les lipides du tissu adipeux sous-cutané tout en préservant au maximum leurs réserves protéiques (Perrin *et al.*, 2009). Les acides gras non estérifiés, couvrent l'essentiel de leurs besoins énergétiques durant cette période prolongée de jeûne (Houser *et al.*, 2007). Les femelles perdent environ 13,5 kilogrammes de poids durant cette phase, soit environ 4,7 kilogrammes par jour (Boyd *et al.*, 1993). De plus, pour stimuler l'activité des cellules cutanées, ils doivent élever leur température de surface, ce qui entraîne des pertes de chaleur significatives (Feltz et Fay, 1966).

Ainsi, les éléphants de mer, en tant que prédateurs majeurs de l'océan Austral, sont des sujets d'étude précieux pour comprendre la régulation climatique mondiale et la préservation des



ressources marines (Hindell, 2018 ; Guinet, 2022). La modélisation des processus physiques et biologiques dans les environnements océaniques complexes, notamment en zones polaires et pendant les hivers, représente un défi majeur. Les balises GPS de type ARGOS utilisées grâce au bio-logging permettent de collecter des données cruciales sur la structure et les changements des océans (Charrassin *et al.*, 2008), contribuant ainsi au réseau mondial d'observation océanique (SNO-MEMO) (Figure 10). Ces informations affinent les estimations de la taille des populations d'éléphants de mer, influençant directement les estimations de la biomasse des organismes marins qu'ils consomment et leur rôle dans les modèles écosystémiques (Newland *et al.*, 2011). Ces capteurs océanographiques permettent également de suivre les déplacements et le comportement des éléphants de mer, offrant ainsi des données précieuses sur leurs mécanismes physiologiques et leurs stratégies d'adaptation dans des environnements pouvant être hostiles.

**Figure 10 : Éléphant de mer portant une balise GPS type ARGOS, îles Kerguelen** (photo : Étienne Pauthenet / IPEV : <https://www.researchgate.net>)



## 2. Variabilités des stratégies d'adaptation

### A. Adaptations physiologiques chez les éléphants de mer austraux

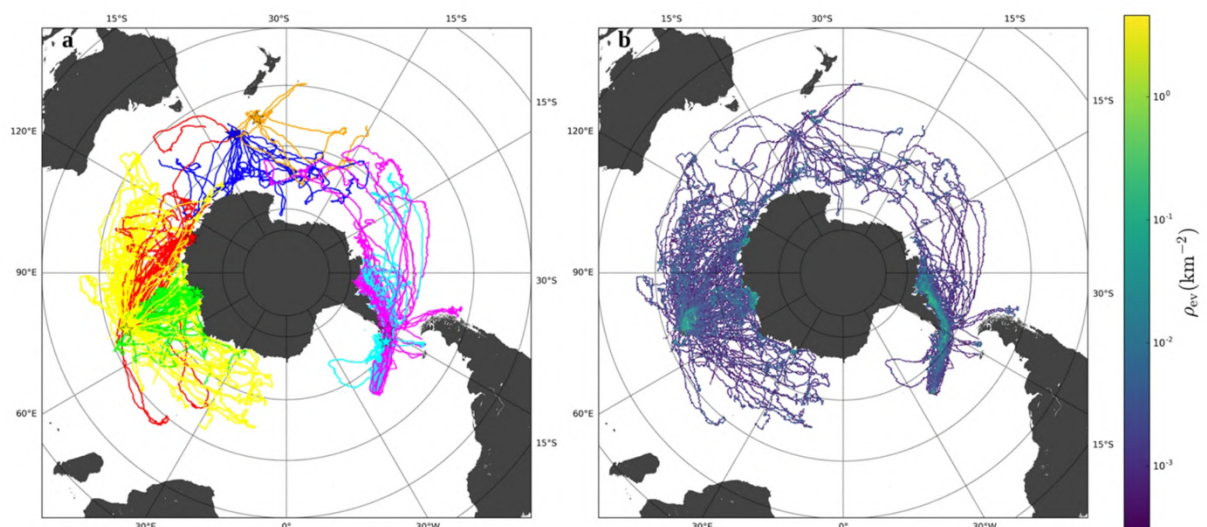
#### a. Adaptation à la recherche en mer

Durant les mois de recherche alimentaire en mer, les éléphants de mer du Sud mettent en place différentes stratégies pour équilibrer les dépenses énergétiques liées à leur maintenance et à leur déplacement avec les gains énergétiques issus de la chasse. Chez les Phocidés, leur adaptation en mer dépend principalement de leur flottabilité, déterminée par le rapport entre le tissu adipeux et la masse corporelle totale. Cette flottabilité est influencée par leur alimentation, leur jeûne, et leur succès dans la recherche de nourriture, car l'air contenu dans les poumons a peu d'impact, puisque les phoques expirent avant de plonger (Lovvorn et Jones, 1991 ; Webb *et al.*, 1998 ; Beck *et al.*, 2000 ; Biuw *et al.*, 2003). Les plongeurs marins, comme les phoques ou bien les manchots, doivent maintenir leur position en profondeur, ce qui est crucial pour leur dépense énergétique lors de la nage (Gordine *et al.*, 2015). C'est pourquoi ces pinnipèdes effectuent différents types de plongées, avec une préférence marquée pour les plongées dérivantes, où ils ne déploient aucun effort actif pour se déplacer dans l'eau (Arce *et al.*, 2019). Ces plongées ont été étudiées pendant une longue période à l'aide de balises, fournissant des données cruciales sur la flottabilité et le comportement individuel des éléphants de mer. Les enregistreurs de géolocalisation vitesse-temps-profondeur ont confirmé que les zones où les animaux passent le plus de temps correspondent bien à leur teneur relative en lipides (Thums *et al.*, 2008). Il a également été observé qu'une flottabilité accrue, liée à une quantité plus importante de graisse, favorise leur remontée vers la surface, signalant une alimentation adéquate et une reconstitution progressive de leurs réserves lipidiques (Gordine *et al.*, 2015 ; Arce *et al.*, 2019 ; Beck *et al.*, 2000 ; Biuw *et al.*, 2003 ; Fedak *et al.*, 1994 ; Lovvorn et Jones, 1991 ; Webb *et al.*, 1998). Comme mentionné précédemment, ils réalisent des plongées plus profondes et prolongent leur temps de recherche de nourriture. Ils adaptent ainsi leur stratégie alimentaire en augmentant leur vitesse de déplacement et la durée de leurs plongées lorsqu'ils repèrent une proie intéressante (Gallon *et al.*, 2013). Cependant, ils doivent limiter leur temps au fond de l'eau en raison de la forte demande énergétique, notamment lors de plongées jusqu'à 1000 mètres de profondeur. Aussi, la température de l'eau influence les performances de plongée des éléphants de mer du sud, ces derniers réalisant des plongées plus longues dans des eaux plus froides (McIntyre *et al.*, 2011). Ainsi, la flottabilité influence la durée de la phase de plongée au fond, puisque les individus avec une flottabilité négative passent moins de temps en profondeur, tandis que ceux avec une flottabilité positive doivent fournir un effort de nage plus important pour maintenir leur profondeur (Richard *et al.*, 2014 ; Jouma'a *et al.*, 2016). Il a donc été prouvé que certains mammifères marins utilisent leur flottabilité pour économiser de l'énergie, et vont nager plus activement lorsqu'ils chassent des proies (Williams *et al.*, 2000). En effet, ils adoptent des tactiques de chasse furtives en nageant plus lentement, puis en se laissant planer sous l'eau jusqu'à leurs proies. Cette approche, souvent réussie, réduit les chances que leurs proies s'échappent et leur permet de capturer aisément de petites proies mésopélagiques pour satisfaire leurs besoins énergétiques élevés (Chevalley *et al.*, 2024). À travers toutes ces données, il a pu être observé que l'amélioration progressive de leur condition corporelle en mer est indicative d'une alimentation adéquate et d'une reconstitution graduelle de leurs réserves lipidiques, ayant ainsi un impact direct sur leur survie et leur reproduction (Gordine *et al.*, 2015 ; Arce *et al.*, 2019). Sur le plan physiologique, la gestion de l'apport en oxygène lors des plongées est cruciale pour la survie des éléphants de mer

et d'autres plongeurs marins comme les lions de mer (Tift *et al.*, 2019). Par exemple, les éléphants de mer ont tendance à subir une hypoxémie plus sévère que d'autres espèces, en partie à cause de leur bradycardie et de leur vasoconstriction, ce qui limite l'extraction d'oxygène par les tissus (Irving *et al.*, 1941 ; Valtin, 1973 ; Lutz *et al.*, 1975 ; Kviety et Granger, 1982 ; Sato *et al.*, 2002 ; Fahlman *et al.*, 2008 ; McDonald et Ponganis, 2012 ; Tift *et al.*, 2017). De plus, leur taux élevé de monoxyde de carbone endogène peut jouer un rôle dans la prévention des réponses inflammatoires lors de la reperfusion, ce qui en fait des sujets d'étude intéressants pour la recherche sur les adaptations à l'hypoxie et les mécanismes de prévention des blessures de reperfusion (Powers et Jackson, 2008 ; Motterlini et Otterbein, 2010).

Les éléphants de mer du Sud, avec leur vaste répartition circumpolaire et leurs longues migrations alimentaires, offrent des données précieuses sur l'état des habitats marins (Figure 11). Ils réalisent parfois des déplacements importants et certaines trajectoires sont potentiellement génétiquement déterminées (Rodríguez *et al.*, 2017). Ils ajustent également leurs zones de chasse et leur comportement alimentaire en fonction de la disponibilité des proies, ce qui influence leur succès alimentaire et, par conséquent, des indicateurs mesurables tels que la survie, la reproduction et la taille de la population (New *et al.*, 2014).

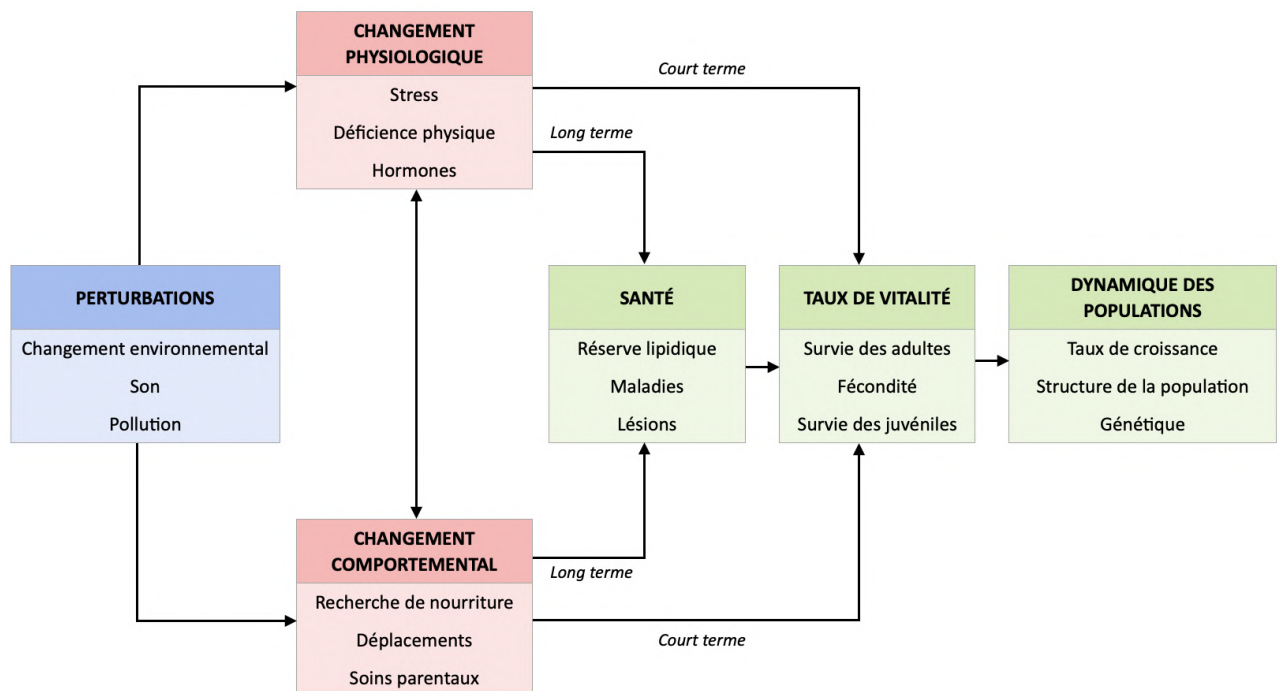
**Figure 11 : Cartes de description des trajectoires des éléphants de mer du Sud : (a) Carte des trajectoires depuis certaines îles : îles Kerguelen (jaune), Macquarie (bleu), Campbell (orange), Livingston (magenta), Elephant (cyan), stations Casey (rouge) et Davis (vert) (b) Carte de l'occupation des trajectoires, avec une échelle de couleurs logarithmique allant du violet (occupation faible) au jaune (occupation élevée) (Logiciel : Matplotlib Basemap Toolkit) (d'après : Rodríguez *et al.*, 2017)**



L'influence de l'habitat est également cruciale, favorisant une reconstitution rapide des réserves lipidiques. Par exemple, même si ceux qui se nourrissent au nord du front subantarctique capturent moins de proies, leur densité corporelle s'améliore plus rapidement, ce qui suggère un accès potentiel à des proies plus faciles à capturer ou plus énergétiques (Richard *et al.*, 2016). Les zones frontales de l'océan Austral, comme le plateau antarctique et le front polaire, sont vitales pour l'alimentation des éléphants de mer, étant très attractives pour ces animaux en raison de leur forte productivité en ressources alimentaires (Richard *et al.*, 2014). Les différences dans la qualité de

l'habitat, la distance jusqu'aux zones de reproduction et les réactions à la glace de mer expliquent les disparités démographiques entre les colonies, avec des variations dans les déplacements alimentaires selon le sexe et la région (Hindell *et al.*, 2016). Enfin, une étude sur les femelles gestantes d'éléphants de mer du Nord révèle que la dérive pendant la plongée est associée au coût métabolique de la digestion des aliments, soutenant l'idée selon laquelle ils interrompent leur nage active lors de certaines plongées pour faciliter cette digestion tout en maintenant leur schéma habituel de plongée (Crocker *et al.*, 1997). Aussi, il est pertinent d'étudier les habitats des prédateurs marins pour comprendre leur réaction aux changements environnementaux. Ces prédateurs adaptent leur comportement en fonction de facteurs comme la défense, la reproduction ou bien la peur (Rodriguez *et al.*, 2017). Les changements environnementaux peuvent donc affecter leur condition physique, en influençant le comportement. Ces effets peuvent être rapides, comme une augmentation de la fécondité, ou se manifester à long terme sur la santé (New *et al.*, 2014) (Figure 12).

**Figure 12 : Modèle conceptuel des impacts des perturbations sur le comportement, la physiologie, la santé, les taux de vitalité et la dynamique des populations, à court et à long terme (d'après New *et al.*, 2014)**



### **b. Adaptation thermique**

Les éléphants de mer du Sud, étant des espèces endothermes qui passent la majeure partie de leur temps dans des eaux froides, maintiennent une température corporelle stable grâce à leur corps fusiforme, leurs petites nageoires et leur faible rapport surface-volume, ce qui réduit les pertes de chaleur pendant l'immersion (Bryden, 1968) (Figure 13). Leur système vasculaire à contre-courant dans les nageoires réduit également les pertes de chaleur (Perrin *et al.*, 2009), tandis que le tissu adipeux sous-cutané, appelé panicule, agit comme une réserve énergétique et un isolant thermique (Gales et Burton, 1987 ; Perrin *et al.*, 2009). De plus, les anastomoses artério-veineuses dans leur



derme leur permettent de moduler les pertes thermiques en régulant l'irrigation sanguine à travers la vasoconstriction ou la vasodilatation (Molyneux et Bryden, 1978).

**Figure 13 : Nageoire antérieure gauche** (photo : Olivier Blaud / Ponant, Géorgie du Sud, 2019)



En raison de leur « mue catastrophique » annuelle, les éléphants de mer nécessitent une température cutanée supérieure à 17 °C pour la repousse de leur peau et de leur pelage (Beltran *et al.*, 2018 ; Le Boeuf *et al.*, 1993 ; Kooyman *et al.*, 2000 ; Feltz *et al.*, 1966). Muer dans l'eau entraînerait des pertes thermiques excessives ou des coûts énergétiques prohibitifs, ce qui explique la nécessité de muer à terre et à jeun (Boyd *et al.*, 1993 ; Paterson *et al.*, 2012). Ce processus énergivore entraîne une perte de masse musculaire, comme nous l'avons déjà vu (Ling et Kromash, 1967 ; Ling, 1970) et nécessite une circulation vasculaire périphérique et un taux métabolique élevés pour aider à la prolifération du nouveau pelage (Ashwell-Erickson *et al.*, 1986 ; Boyd *et al.*, 1993 ; Paterson *et al.*, 2012) et la compensation de la perte de chaleur (Walcott *et al.*, 2020 ; Thometz *et al.*, 2023). Sur le plan physiologique, ils réduisent la perte de chaleur et économisent de l'énergie en raison de leur épaisse couche de graisse sous-cutanée et de la régulation du flux sanguin périphérique. De plus, ils évitent les efforts dont nager dans les eaux froides, car leur taux métabolique pendant la mue reste 2 à 3 fois plus élevé que le taux métabolique au repos (Scholander *et al.*, 1950 ; Ashwell-Erickson *et al.*, 1986 ; Nadel, 1984 ; Kuhn *et al.*, 2009 ; Worthy *et al.*, 1992 ; Walcott *et al.*, 2020 ; Paterson *et al.*, 2021 ; Thometz *et al.*, 2023;). Plus récemment, Kock et son équipe (2021) ont exploré la relation entre les changements environnementaux et la flexibilité phénologique des événements biologiques, comme observé chez d'autres mammifères marins, durant la reproduction et la mue (Paterson *et al.*, 2012 ; Boyd *et al.*, 1993). Il semble que la mue des éléphants de mer soit moins sensible aux conditions environnementales locales que d'autres aspects de leur cycle de vie, malgré son coût énergétique élevé et sa variabilité individuelle (Hind et Gurney, 1998 ; Chaise *et al.*, 2018).

Aussi, ils adoptent une autre stratégie, celle du regroupement, similaire aux manchots empereurs (*Aptenodytes forsteri*), où les individus se serrent les uns contre les autres pour réduire les pertes de chaleur et économiser de l'énergie en réponse aux conditions climatiques défavorables (Cruwys et Davis, 1995 ; Ancel *et al.*, 1997 ; Gilbert *et al.*, 2008a,b, 2010) (Figure 14). Ce

comportement collectif de thermorégulation, appelé « *huddling* », diminue la surface corporelle exposée au froid et peut abaisser la température corporelle. Cela augmente la survie, réduit la perte de masse corporelle, diminue la consommation alimentaire, limite les pertes d'eau et réduit le taux métabolique (Gilbert *et al.*, 2010). Les économies d'énergie dépendent du nombre d'individus, des espèces et des températures environnementales, influençant la survie et la croissance (Hind et Gurney, 1998). Ce principe leur permet d'échanger de la chaleur avec leur substrat par conduction et avec l'air par convection, radiation ou évaporation (Schmidt-Nielsen, 1997).

**Figure 14 : Regroupement ou « *huddling* » d'éléphants de mer du Sud (photo : Emma Kunegel / IPEV, Kerguelen, 2024)**



Ils réalisent ainsi un comportement de thermorégulation sociale, se déplaçant en trois phases distinctes vers des habitats adaptés, tels que des zones herbeuses ou boueuses, pour minimiser les pertes de chaleur (Chaise *et al.*, 2018). Cette stratégie est particulièrement observée chez les femelles, qui préfèrent les zones boueuses pour réduire les pertes de chaleur et s'agréger (Chaise *et al.*, 2017a, 2018) (Figure 15). En dépit d'une possible accélération de la mue dans des conditions plus chaudes, la thermolyse cutanée peut augmenter les pertes de chaleur (Chaise, 2014 ; McCafferty *et al.*, 2011). Enfin, le déplacement vers des zones littorales, incluant des habitats herbeux ou de plage, survient lorsque le nouveau pelage est visible (Boyd *et al.*, 1993 ; Chaise *et al.*, 2018) (Figure 16).



**Figure 15 : Regroupement de plusieurs femelles durant la mue, en habitat boueux (photo : Emma Kunegel / IPEV, Kerguelen, 2024)**



**Figure 16 : Éléphants de mer après la mue, en habitat herbeux (photo : Olivier Blaud / Ponant, Géorgie du Sud, 2019)**



Comme nous l'avons abordé précédemment, en plus de rester à terre, les éléphants de mer du Sud jeûnent pendant la mue (Worthy *et al.*, 1992 ; Boyd *et al.*, 1993 ; Carlini *et al.*, 1999 ; Liwanag *et al.*, 2012), ce qui implique une dépense énergétique significative, perdant en moyenne 4 à 5 kg par jour durant 2 à 3 semaines de mue, principalement de l'eau, de la masse grasse et des protéines

(Boyd *et al.*, 1993 ; Carlini *et al.*, 1999). Le taux métabolique des femelles en mue est deux à trois fois supérieur au taux de repos, en raison du renouvellement des poils et de la couche cornée de l'épiderme, ainsi que du catabolisme protéique accru (Boyd *et al.*, 1993). Ce jeûne permet une réallocation de l'énergie principalement à la mue, évitant ainsi les dépenses liées à la chasse ou à la digestion (Paterson *et al.*, 2012). Toutefois, bien que les mues catastrophiques chez les oiseaux et les mammifères aient toujours été associées au jeûne, une étude récente (Charlanne *et al.*, 2024) montre pour la première fois qu'ils peuvent rompre le jeûne et aller en mer, ce qui n'a jamais encore été observé chez les autres espèces. Même si les éléphants de mer montrent une tendance à se déplacer davantage en fin de mue, cette étude a également observé qu'il n'existe pas de lien entre ces déplacements en mer et le stade de la mue. Cela suggère que ces déplacements sont plus influencés par des facteurs environnementaux, tels que la nécessité de dissiper la chaleur en cas de stress thermique, plutôt que par le coût métabolique associé à l'immersion dans l'eau froide (Walcott *et al.*, 2020 ; Charlanne *et al.*, 2024). Ainsi, en période de faible vent et de température élevée, ces pinnipèdes réagissent aux conditions météorologiques en effectuant des plongées peu profondes et courtes, et en profitent notamment pour ingérer de l'eau ou quelques proies. En revanche, les phoques de Weddell, qui pratiquent la thermorégulation, restent dans l'eau par temps froid pour minimiser leurs coûts métaboliques (Ortiz *et al.*, 1978 ; Costa *et al.*, 1986 ; Kingma *et al.*, 2012 ; Chaise *et al.*, 2017, 2018 ; Walcott *et al.*, 2020 ; Charlanne *et al.*, 2024). Toutefois, l'absence de variation de masse corporelle entre les femelles restées à terre et celles parties en mer a conduit Charlanne et son équipe (2024) à suggérer que le coût physiologique de la mue pourrait être plus élevé que celui de la perte de chaleur dans l'eau froide.

De plus, Beltran *et al.* (2018) ont examiné comment le processus de mue chez différentes espèces peut être lié aux conditions environnementales. Leur conclusion met en évidence le besoin d'approfondir nos connaissances sur l'histoire de vie et les niches environnementales, car ces facteurs semblent influencer le rôle du pelage ou bien des plumes, en fonction de l'espèce. Face aux changements climatiques, cela souligne l'importance de comprendre les interactions entre les contraintes énergétiques, la phénologie de la mue et le comportement des éléphants de mer pour les aider à s'adapter, contribuant ainsi à la conservation de l'espèce (Ortiz *et al.*, 1978 ; Costa *et al.*, 1986 ; Kingma *et al.*, 2012).

## **B. Adaptations comportementales : concept du « *Pace Of Life Syndrom* »**

De manière générale, les animaux développent des stratégies d'adaptation à leur condition environnementale afin de se nourrir, se reproduire et ainsi assurer la transmission de leurs gènes et la survie de leur espèce. Ces dernières décennies, il a été observé qu'au sein d'une même population évoluant dans les mêmes conditions, certains individus adoptent des comportements différents. C'est sur cette observation que repose le concept du « *Pace of Life Syndrome* » (POLs) (Réale *et al.*, 2010). Ce concept du "syndrome du rythme de vie" en français, propose que les individus diffèrent par leurs traits comportementaux, physiologiques, génétiques et phénotypiques en réponse à leur histoire de vie et aux conditions environnementales dans lesquelles ils vivent (Montiglio *et al.*, 2018). En d'autres termes, les variations individuelles en matière de comportements et de traits physiologiques sont influencées par l'environnement et les expériences de vie de chaque individu.

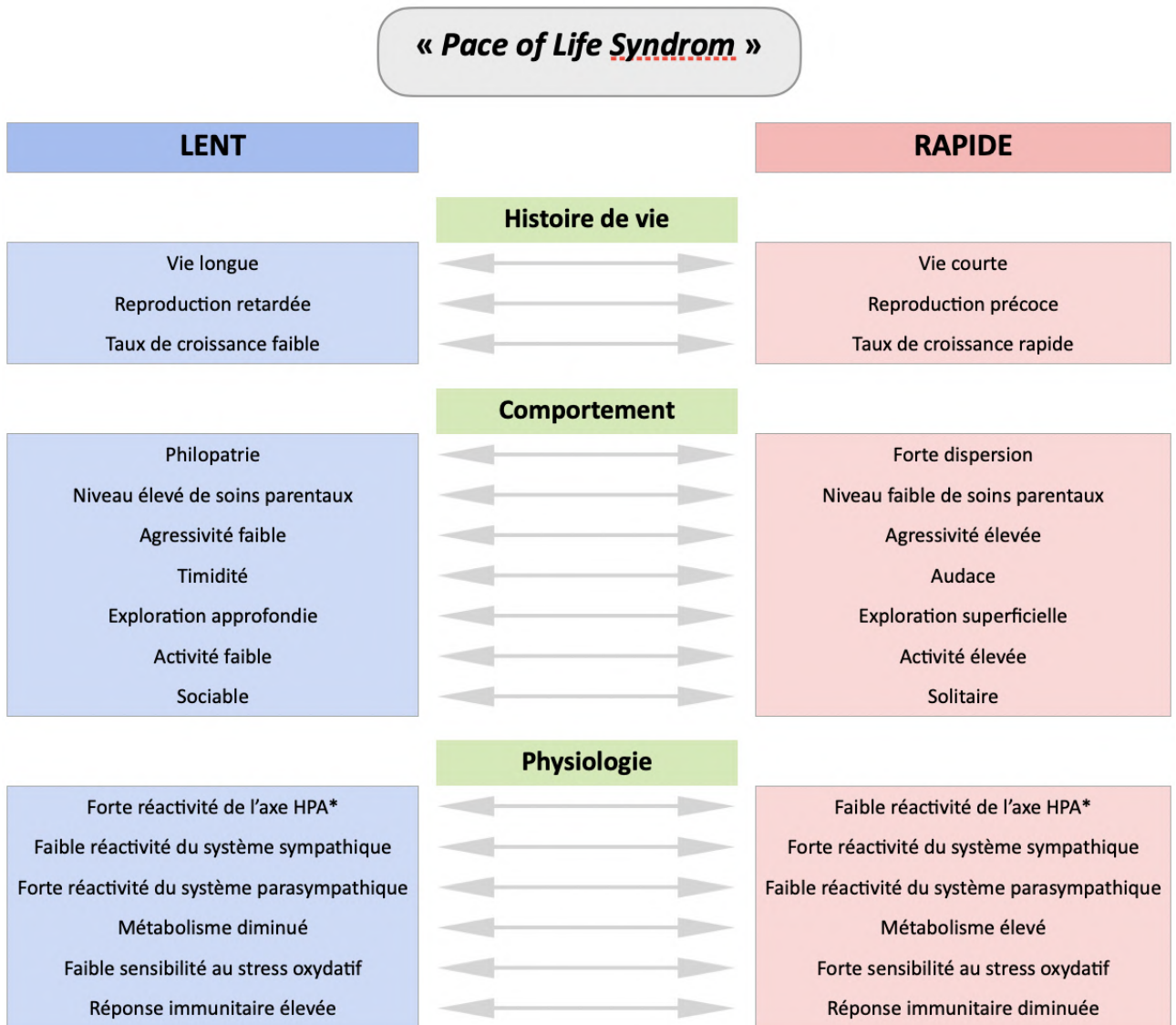
Avant l'élaboration du concept "POLs", des études en écologie (Cole, 1954 ; Lack, 1954) ont tenté de lier les caractéristiques spécifiques d'une espèce à sa dynamique de population en fonction



de son histoire de vie. Plus tard, MacArthur et Wilson (1967) ont développé la théorie de la sélection  $r/K$ , selon laquelle deux types d'organismes, les colonisateurs "r" et les compétiteurs "K", coexistent et se relaient dans différents environnements grâce à la sélection naturelle. Par ailleurs, il a aussi été étudié que les individus aux caractéristiques comportementales, physiologiques et biologiques distinctes sont affectés différemment par les variations de densité et d'abondance des ressources (Chitty, 1967). Puis, Pianka (1970) et Stearns (1983) ont approfondi cette théorie de la sélection  $r/K$  en introduisant le concept de "continuum rapide-lent", en suggérant de l'associer à des caractéristiques physiques telles que la taille du corps. Pour Stearns (1983), les individus vont se différencier dans leur façon d'équilibrer l'investissement entre la reproduction actuelle et future. D'autres études ont vu le jour, en tentant de faire un lien avec les paramètres physiologiques, comme le taux métabolique (Promislow et Harvey, 1990 ; Careau *et al.*, 2008). Bien plus tard, en s'inspirant des travaux de Promislow et Harvey (1990) qui cherchaient à relier ce continuum au taux métabolique, en étudiant des oiseaux, Wikelski et Ricklefs ont montré que les espèces "lentes" ont un taux métabolique plus bas que les espèces "rapides" (Ricklefs et Wikelski, 2002 ; Wikelski *et al.*, 2003). Un taux métabolique élevé, souvent dû à des facteurs externes comme un climat froid, peut réduire la durée de vie (Wikelski et Ricklefs, 2001), alors qu'une courte durée de vie peut augmenter la consommation d'énergie et le taux métabolique sans compromettre la condition physique (Ricklefs et Wikelski, 2002 ; Wikelski *et al.*, 2003), soulignant l'interconnexion entre les conditions de vie, les processus de dynamique des populations et les caractéristiques physiologiques des individus (Vasilieva, 2022).

Bien que Wikelski *et al.* (2003) avaient été les premiers à évoquer le "rythme de vie" dans le règne animal, Réale *et al.* (2010a) ont élargi le concept "syndrome du rythme de vie" (POLS) en proposant une approche intégrant les traits d'histoire de vie, la physiologie et les différences de personnalité des individus (Figure 17), qui s'influencent entre eux. L'approche à l'échelle intra-populationnelle (Promislow et Harvey, 1990), inter-populationnelle (Wikelski *et al.*, 2003) et interspécifique (Réale *et al.*, 2010a) devrait viser à identifier les compromis évolutifs potentiels ainsi que les principales forces écologiques et évolutives (Réale *et al.*, 2010a). Dans cette étude, Réale *et al.*, (2010a) ont voulu démontrer qu'un ensemble spécifique de conditions écologiques favorisant une stratégie d'histoire de vie particulière peut influencer divers traits métaboliques, hormonaux et immunitaires chez les espèces ou populations. Au sein de leur hypothèse, ils incluent des caractéristiques de vie telles que la durée de vie, le début de la maturité reproductive (tardive ou précoce) et le taux de croissance. L'étude évalue aussi les traits comportementaux, comme le niveau de protection parentale, le degré de philopatrie ou de dispersion, l'agressivité, l'audace ou la timidité, l'exploration, le taux d'activité et la sociabilité. De plus, elle prend en compte des traits physiologiques, tels que la réactivité du système hypothalamo-hypophyso-surrénalien, des systèmes sympathique et parasympathique, le taux métabolique, la sensibilité au stress oxydatif et le niveau de réponse immunitaire (Vasilieva, 2022). Ces hypothèses se basent sur le continuum rapide-lent. Ainsi, par exemple, un individu ayant un rythme de vie "lent" devrait présenter un taux de croissance lent, un système immunitaire plus faible, une reproduction plus tardive, une aversion aux risques, et une durée de vie plus longue. À l'inverse, un individu avec un rythme de vie "rapide" aurait des caractéristiques opposées (Stamps 2007 ; Biro et Stamps, 2010 ; Réale *et al.*, 2010a).

**Figure 17 : Schéma illustrant l'hypothèse du « syndrome du rythme de vie » à travers l'histoire de vie, le comportement et les traits physiologiques des individus (\*« hypothalamus-pituitary-adrenal » = l'axe hypothalamo-hypophysio-surrénalien) (d'après Réale *et al.*, 2007)**

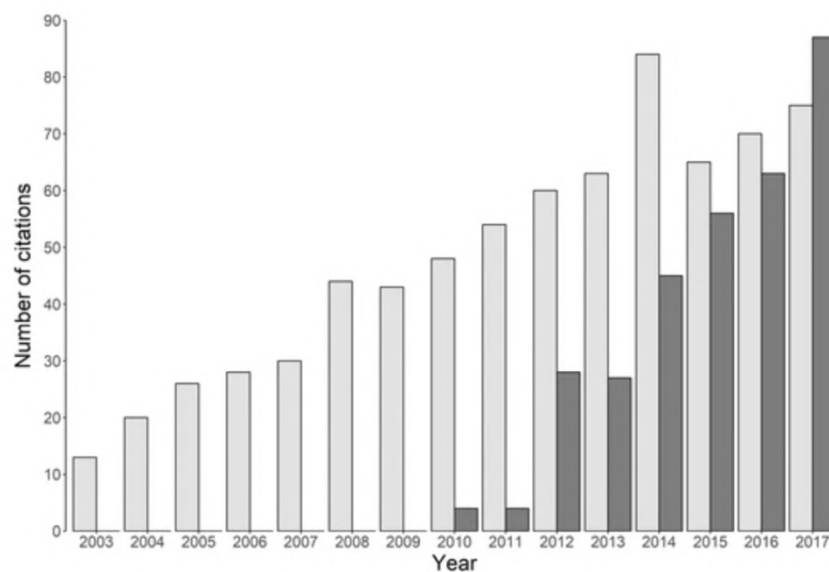


Les études de Réale *et al.* (2010a,b) intègrent le comportement dans les différences interindividuelles dans le cadre du POLS, dans la recherche d'une personnalité distincte et reproductible. Ils émettent l'hypothèse qu'un individu audacieux, explorateur, agressif ou très actif pourrait adopter un rythme de vie plus rapide pour mieux accéder aux ressources. Des recherches antérieures (Wolf *et al.*, 2007 ; Biro et Stamps, 2008) ont aussi supposé que les individus agressifs peuvent avoir un risque de mortalité plus élevé, les poussant à une reproduction plus intense et à une maturité sexuelle précoce. Réale et son équipe (2010a) suggèrent que l'application du POLS pour étudier la combinaison de traits chez les individus d'une population aide à comprendre l'évolution conjointe des traits physiologiques, comportementaux et d'histoire de vie à différents niveaux biologiques. En utilisant le POLS, il apparaît que certains comportements peuvent augmenter à la fois le risque de prédation et l'accès aux ressources, partenaires ou territoires (Stamps, 2007 ; Wolf *et al.*, 2007 ; Réale *et al.*, 2010a). De plus, ils proposent que le métabolisme

influence le rythme de vie ou la productivité de l'histoire de vie d'une espèce (Careau *et al.*, 2008 ; Biro et Stamps, 2010 ; Réale *et al.*, 2010a). Aussi, le POLS suggère que chez les espèces endothermes, leur métabolisme au repos est très élevé, entraînant une dépense énergétique significative (Careau et Garland, 2012), comme on l'observe chez les éléphants de mer austraux. Ces mêmes individus auraient donc un comportement augmentant le gain et la dépense énergétique, puisque leur métabolisme nécessite plus d'énergie pour des actions coûteuses (Mathot et Dingemanse, 2015). Les connaissances actuelles sur les éléphants de mer austraux et le POLS pourraient permettre de prédire à l'échelle individuelle, des corrélations entre leur taux métabolique, leur histoire naturelle de vie et leur comportement.

Ainsi, de nombreuses études ont exploré le concept du POLS (Figure 18), mais il présente des limites, comme le manque de modèles formels et d'études théoriques pour décrire les corrélations entre les traits (Réale *et al.*, 2010a ; Mathot et Frankenhuis, 2018 ; Vasilieva, 2022).

**Figure 18 : Tendances temporelles du nombre de citations des deux premières publications clés sur le “syndrome du rythme de vie” (gris foncé : Ricklefs et Wikelski, 2002 ; gris clair : Réale et al., 2010a) ; chiffres basés sur une recherche dans ISI Web of Science le 8 janvier 2018 (d'après Dammhahn *et al.*, 2018)**



Des contradictions et des alternatives au modèle hypothétique du rythme de vie proposé par Réale *et al.* (2010a) ont été observées, remettant en question certaines relations causales (Careau *et al.*, 2008 ; Biro et Stamps, 2008 ; Adriaenssens et Johnsson, 2009). De plus, peu d'études ont démontré la répétabilité des traits de comportement au niveau intraindividuel (Wolf *et al.*, 2007a ; Engqvist *et al.*, 2015), et certaines recherches suggèrent qu'il n'existe pas de mesure unique du POLS (Araya-Ajoy *et al.*, 2018), ou soulignent le manque d'études spécifiques prenant en compte les phénotypes dans l'écologie comportementale (Montiglio *et al.*, 2018). D'autres études ont tenté d'analyser à grande échelle les recherches sur le POLS (Montiglio *et al.*, 2018 ; Royauté *et al.*, 2018 ; Tieleman, 2018 ; Dammhahn *et al.*, 2018 ; Vasilieva, 2022), mais elles montrent des résultats ambigus et laissent certaines hypothèses en suspens, suggérant que ce syndrome mérite une

investigation plus approfondie, ou que les données doivent être absolument partagées entre chercheurs (Dammhahn *et al.*, 2018). De plus, il serait pertinent de considérer la spécificité sexuelle dans l'analyse du POLS, car les comportements peuvent varier en fonction du sexe et du dimorphisme, participant à une histoire de vie différente (Immonen *et al.*, 2018 ; Tarka *et al.*, 2018b). Par exemple, un mâle agressif pourrait montrer un investissement moindre dans les soins parentaux (Duckworth et Badyaev, 2007), tandis qu'une femelle agressive pourrait s'investir davantage dans les soins maternels (Benus et Røndig, 1996). En outre, chez les espèces polygames en milieu sauvage, les mâles pourraient présenter un rythme de vie plus rapide (Tarka *et al.*, 2018b). Ces derniers seraient également plus souvent soumis à un stress élevé en raison de la forte compétition, un facteur important à considérer dans l'analyse du POLS (Rowe et Houle, 1996 ; Tarka *et al.*, 2018b). D'autant plus que les mécanismes hormonaux et métaboliques peuvent également varier (Immonen *et al.*, 2018). Enfin, l'étude du syndrome du rythme de vie nécessite des observations à long terme sur de nombreux animaux avec des échantillons importants et une analyse détaillée pour éviter les effets masqués, mais la complexité impliquée limite la disponibilité des données et restreint l'analyse comparative (Montiglio *et al.*, 2018 ; Royauté *et al.*, 2018 ; Vasilieva, 2022).

Le syndrome du rythme de vie ouvre de nouvelles perspectives pour les futures études en intégrant l'écologie comportementale, avec des implications biogéographiques significatives et des rétroactions potentielles sur la sensibilité des espèces aux pressions anthropiques (Biro et Post, 2008 ; Réale *et al.*, 2010), élargissant ainsi les possibilités pour leur conservation. Cette approche multidimensionnelle tient compte des fluctuations écologiques, démographiques et génétiques, et encourage l'étude de la personnalité à travers une sélection multi-traits et multi-tests, reconnue en biologie évolutive (Réale *et al.*, 2010a,b ; Carter *et al.*, 2013). Par exemple, les facteurs environnementaux saisonniers ou non, ou bien écologiques peuvent avoir un impact sur l'immunité (Tieleman, 2018). En effet, face à l'évolution possible des traits de personnalité en fonction des conditions écologiques, qui peuvent donc varier au cours de l'histoire de vie d'un individu (Wolf *et al.*, 2007 ; Biro et Stamps, 2008), il est intéressant de pouvoir construire des modèles et des hypothèses, afin d'obtenir des prédictions testables pour comprendre leur variation dans les populations animales naturelles (Mathot et Frankenhuis, 2018). Toutefois, même si les réponses comportementales peuvent s'ajuster aux changements environnementaux, les individus d'une même population peuvent varier dans leur degré de plasticité phénotypique, c'est-à-dire leur capacité à modifier leurs traits en fonction de l'environnement (Dingemanse et Wolf, 2013). La théorie de l'histoire de vie suggère que la sélection naturelle et les compromis dans l'allocation des ressources (entretien, croissance, reproduction) maintiennent la variation phénotypique et génétique à différents niveaux biologiques (Dammhahn *et al.*, 2018). Les conditions environnementales influencent divers aspects du phénotype, contribuant à cette variation (Dammhahn *et al.*, 2018). En effet, si le milieu de ressources venait à fluctuer au cours de l'année, cela pourrait également changer le comportement (Montiglio *et al.*, 2018). En considérant que les traits phénotypiques peuvent coévoluer pour l'adaptation des individus, Dammhahn et son équipe (2018) ont proposé de définir le POLS comme « *une suite de caractères phénotypiques associés au compromis de l'histoire de vie entre la reproduction actuelle et future, où les caractères phénotypiques peuvent représenter des caractères comportementaux, morphologiques, physiologiques ou autres adhérant à cette définition* ».

### 3. La personnalité animale

#### A. Concept de la « personnalité animale »

##### a. Origine

En psychologie, le terme "personnalité" est défini comme « *les caractéristiques des individus qui décrivent et tiennent compte des modèles d'affect, de cognition et de comportement temporellement stables* » (Gosling, 2008). Bien que cette notion ait été étudiée chez l'humain depuis plus longtemps, l'accumulation d'observations du comportement animal à travers les années a suscité des questions sur leur personnalité potentielle. Ce n'est qu'à la fin du XXe siècle que le terme "personnalité animale" est apparu, afin d'éviter tout anthropomorphisme non scientifique associé au simple terme de "personnalité", réservé aux études sur l'humain (Vasilieva, 2022). Ainsi, des études du comportement intraspécifique et des tests ont été réalisés, notamment chez le chien (par exemple : Pavlov, 1906 ; Pavlov et Petrova, 1934). Puis, la plupart de ces recherches ont été menées en laboratoire, principalement sur des rongeurs (par exemple : Wilson, 1994 ; Benus *et al.*, 1998 ; Koolhaas *et al.*, 1999 ; Gosling, 2001 ; Grasmuck et Desor, 2002). En outre, de nombreuses autres études théoriques ont été menées (par exemple : Dingemanse et Wolf, 2010 ; Wolf et Weissing, 2010). Plusieurs études ont observé que les individus diffèrent souvent de manière constante dans leur comportement, démontrant ainsi l'existence de personnalités stables chez diverses espèces, notamment chez les mammifères (Wielebnowski, 1999 ; Réale *et al.*, 2000 ; Gosling, 1999, 2001 ; Bell et Sih, 2007), les poissons (Gosling, 2001 ; Frost *et al.*, 2007 ; Chapman *et al.*, 2008), les oiseaux (Wilson *et al.*, 1993 ; Carere *et al.*, 2005), les reptiles (Sih *et al.*, 2003 ; Cote et Clobert, 2006) et les insectes (Johnson et Sih, 2005 ; Sih et Watters, 2005). Ces études cherchent à déterminer les facteurs écologiques essentiels qui encouragent à la fois la diversité entre individus et la constance des traits, favorisant leur coévolution au sein des populations. Elles montrent également que la personnalité animale, composée de plusieurs traits constants, peut varier selon les cohortes de sexe et d'âge, permettant ainsi de décrire la variabilité du comportement chez des animaux très différents mais appartenant à des catégories similaires (Gosling, 2001 ; Sih *et al.*, 2004 ; Weiss *et al.*, 2017). Ainsi, la notion de personnalité ne requiert pas une cohérence absolue dans le comportement des individus. Elle met l'accent sur la conservation des différences individuelles de manière constante au fil du temps et dans divers contextes (Dingemanse *et al.*, 2010).

##### b. Les traits de personnalité

Grâce à des études montrant que les animaux pouvaient adopter des comportements individuels variables (Sih *et al.*, 2004a, 2004b), une approche plus universelle a été développée en identifiant cinq traits communs, répétables sur le long terme (Réale *et al.*, 2007 ; Budaev, 2010). Bien qu'ils aient déjà été mentionnés et décrits dans d'autres études antérieures sur divers animaux (Clark et Ehlinger, 1987 ; Gosling, 2001 ; Sih *et al.*, 2004a,b), voici les catégories de traits telles que définies par Réale *et al.* (2007) :

- **la timidité-l'audace** : concerne la réaction d'un individu évoluant dans un environnement familier mais face à une situation à risque, comme exemple, l'approche d'un prédateur, incluant la peur, la docilité ou l'apprivoisement ;
- **l'exploration-évitement** : décrit la réaction d'un individu face à une situation nouvelle, telle que l'exploration d'un nouvel habitat, la découverte de nouvelles sources de nourriture ou l'interaction avec de nouveaux objets ;

- **l'activité** : mesure le niveau d'activité d'un individu dans un environnement non risqué et non nouveau, bien qu'il puisse interférer avec l'audace et l'exploration ;
- **l'agressivité** : se réfère aux réactions agonistiques d'un individu envers ses congénères ;
- **la sociabilité** : décrit la réaction d'un individu en l'absence de congénères, déterminant s'il recherche la compagnie (sociable) ou la solitude (solitaire).

Ces traits, similaires à ceux observés chez les humains (McCrae *et al.*, 2000 ; Caspi *et al.*, 2005), révèlent des mécanismes internes qui modulent les réactions des animaux face à différents stimuli et contextes, impactant ainsi l'écologie et la biologie évolutive (Sih *et al.*, 2004a,b ; Réale *et al.*, 2007 ; Wolf & Weissing, 2012). Notamment, ces traits sont souvent associés à d'autres, formant ainsi des syndromes comportementaux (Sih *et al.*, 2004b ; Golab et Brodin, 2023), comme nous l'avons vu dans le POLS. Par exemple, chez de nombreuses espèces, l'agressivité est fréquemment liée à des niveaux élevés d'activité, d'audace et de comportement exploratoire (Koolhaas *et al.*, 1999 ; Sih *et al.*, 2004 ; Groothuis et Carere, 2005 ; Boon *et al.*, 2008 ; Réale *et al.*, 2009, 2010). Donc, un trait est une caractéristique commune à une espèce, qui peut varier d'un individu à l'autre sans être universellement présent.

### c. Les différentes terminologies

L'intérêt croissant pour l'étude de la personnalité animale (par exemple : Dall, Houston et McNamara, 2004 ; Sih *et al.*, 2004 ; Koolhaas *et al.*, 2007 ; Réale *et al.*, 2007) a conduit à l'émergence de termes synonymes tels que "tempérament", "style d'adaptation", "syndrome comportemental", "type de comportement" et "individualité" (Carter *et al.*, 2013 ; Gherardi *et al.*, 2012 ; MacKay et Haskell, 2015).

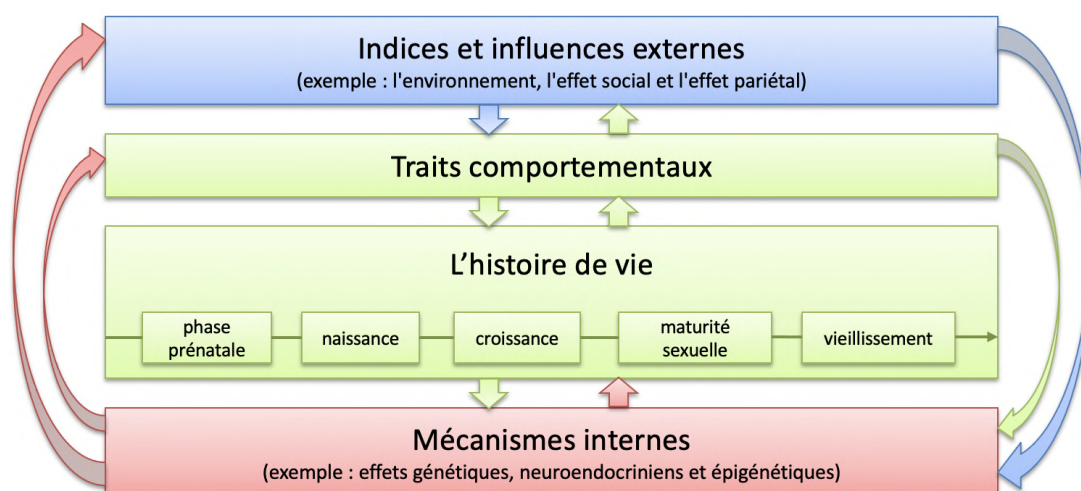
Le terme « **tempérament** », utilisé depuis longtemps chez les animaux (Wilson *et al.*, 1994 ; Sih *et al.*, 2004a,b), a été étudié en laboratoire sur des souches de rats et de souris domestiques (Koolhaas *et al.*, 1999). Ce terme a été employé pour distinguer les traits comportementaux des animaux de la « personnalité » humaine, afin d'éviter l'anthropomorphisme (Jones et Gosling, 2005). Wilson *et al.* (1994) définissent le tempérament comme étant lié aux réactions face à des situations nouvelles, risquées ou complexes. Récemment, Delval *et al.* (2023) ont souligné que « *le tempérament prend en compte les dispositions innées qui se développent en trait de personnalité, qui étudie donc le développement des traits de comportement et de la personnalité* ».

Le tempérament et le **style d'adaptation** sont des termes presque synonymes qui ont graduellement donné lieu à l'expression « personnalité animale » (Gosling, 2001 ; Caspi *et al.*, 2005 ; Koolhaas *et al.*, 2007 ; Réale *et al.*, 2007). Le style d'adaptation se réfère, par exemple, aux réactions face à des situations nouvelles ou difficiles, qu'elles soient sociales ou non, et qui sont cohérentes entre les individus indépendamment de leur histoire de vie, sexe ou niveau de motivation (Koolhaas *et al.*, 1997a,b, 1999). Par exemple, face aux défis de l'environnement naturel, les styles d'adaptation varient dans leur utilisation des mécanismes physiologiques, notamment en réponse au stress, pouvant entraîner des changements durables dans le comportement et la physiologie d'un individu, le rendant potentiellement plus susceptible aux maladies (Koolhaas *et al.*, 1999). Les **syndromes comportementaux** représentent les différences individuelles dans les schémas de comportement, qu'ils soient maintenus dans le temps ou observés dans des contextes spécifiques (Bell et Sih, 2007 ; Sih et Bell, 2008). Ainsi, comme nous l'avons vu précédemment, étudier ces syndromes permet de mettre en lumière les liens entre divers traits de personnalité dans des situations données au fil du temps.

#### d. Les axes de recherches

Pour comprendre l'origine de la personnalité animale, des recherches ont exploré l'influence des **gènes**, de la **plasticité**, de la **physiologie**, et de l'**environnement social** et de l'**habitat**. En effet, Sih et son équipe (2004) ont proposé que les syndromes comportementaux pourraient intégrer ces facteurs avec les mécanismes hormonaux, l'évolution et l'écologie (Figure 19). Ainsi, de nombreuses études empiriques et théoriques se sont penchées sur l'évolution de la personnalité tout au long de la vie, examinant l'impact des expériences vécues ou environnementales sur les individus à un stade ultérieur, ainsi que le rôle des gènes dans le développement de la personnalité (Stamps et Groothuis, 2010).

**Figure 19 : Schéma illustrant un résumé des facteurs pouvant influencer la personnalité**  
(d'après Trillmich *et al.*, 2018)



- *Le concept de plasticité*

Le concept de la plasticité peut s'étudier sous trois angles. Tout d'abord la plasticité **comportementale** désigne la capacité d'un individu à ajuster son comportement en réponse aux changements environnementaux, incluant les variations dues à l'environnement d'élevage (Sinn *et al.*, 2008) et aux stimuli présents lors de l'expression du comportement (Sih *et al.*, 2004 ; Stamps, 2006 ; Briffa, *et al.*, 2008). Aussi, par exemple, les différences comportementales interindividuelles qui sont observées dans divers contextes (Réale *et al.*, 2007), peuvent impliquer des limites à la plasticité comportementale (Sih *et al.*, 2004 ; Bell *et al.*, 2009), et peuvent influencer l'aptitude à la reproduction (Smith et Blumstein, 2008). Deuxièmement, la plasticité peut aussi être **phénotypique**, c'est-à-dire la « *capacité des individus (ou des génotypes) à modifier les valeurs des traits phénotypiques en fonction de leur environnement* » (Dingemanse et Wolf, 2013). Selon Wright *et al.* (2019), la plasticité phénotypique favorise la diversité des personnalités et des stratégies de vie chez les animaux. Et enfin troisièmement, la plasticité **contextuelle** qui fait référence à la capacité d'un individu à changer son comportement en fonction de la situation, comparé aux autres membres de son groupe (Stamps et Groothuis 2010). La plasticité comportementale est essentielle pour s'adapter aux environnements changeants, facilitant des réponses adaptatives rapides et flexibles. Cependant, elle peut être non adaptative, comme illustré par des comportements persistants tels que l'agressivité indépendamment du contexte (Bergmüller et Taborsky, 2010). Cette capacité peut être innée, héritée génétiquement, ou acquise par l'apprentissage (Villain, 2017). Les changements



dans le comportement sont le résultat de processus cérébraux complexes où de nouveaux réseaux neuronaux se forment et de nouvelles connexions se créent entre les neurones existants et ceux nouvellement formés, modifiant ainsi leur structure en réponse aux expériences vécues. Par exemple, chez les femelles, des environnements stressants ou enrichis peuvent influencer le développement neuronal du nouveau-né puis du jeune, affectant ainsi la plasticité cérébrale, qui est énergétiquement coûteuse et sensible aux variations alimentaires et aux styles de vie (Villain, 2017). Cependant, il reste de nombreuses questions sur la plasticité, comme : pourquoi y a-t-il des variations entre individus et une stabilité intra-individuelle, même si chacun peut ajuster son comportement de manière optimale selon les situations spécifiques ? (Sih *et al.*, 2004a,b). Par ailleurs, ces processus de plasticités sont coûteux en énergie et donc sensibles également aux variations alimentaire et style de vie (Villain, 2017). On peut aussi se demander : comment évolue la plasticité cérébrale ? Quel effet la stimulation environnementale prolongée exerce-t-elle sur l'expression génétique des neurones ?

- *L'effet des gènes*

Ainsi, si l'environnement peut engendrer des changements au niveau de l'expression génétique neuronale, et avoir des effets à long terme, il est intéressant de se questionner sur des effets génétiques sur la personnalité. Ces différents traits exprimés chez un individu sont le résultat d'une trajectoire de vie unique, marquée par des interactions complexes entre les gènes, les facteurs épigénétiques, les influences internes et les expériences externes, qui influencent son développement depuis avant sa naissance et tout au long de son histoire de vie (Bateson 2001 ; West-Eberhardt 2003 ; Rutter 2007 ; Jablonka et Raz 2009 ; Stamps et Groothuis, 2010). Aussi, les interactions maternelles précoces peuvent durablement influencer la façon dont notre génétique est modulée, avec des implications notables sur notre personnalité et notre santé physique à long terme (Zhang et Ho, 2011). D'autres études ont souligné que la variation génétique et l'héritabilité jouent un rôle crucial dans l'évolution des traits phénotypiques et de la personnalité chez les animaux (Falconer et Mackay, 1996 ; Kruuk *et al.*, 2008 ; Dochtermann et Roff, 2010). En examinant l'influence génétique sur la personnalité, une étude menée par Dochtermann *et al.* (2015) a révélé que les différences génétiques contribuent significativement à la variation de la personnalité animale, et que les inférences évolutives basées sur les estimations de répétabilité peuvent souvent être justifiées par des tests. Il a également été observé que les expériences personnelles au cours de l'ontogenèse peuvent affecter la personnalité et les adaptations individuelles (Stamps et Davis, 2006 ; Stamps et Groothuis, 2010 ; Holtmann *et al.*, 2017). Des études (Charmantier et Garant, 2005 ; Dingemanse *et al.*, 2009, 2013 ; Stamps et Groothuis 2010b) ont aussi révélé qu'en examinant les effets des gènes (G), de l'environnement (E) et de leurs interactions (G×E), on trouve des liens importants entre les gènes et l'environnement qui influencent le développement des traits physiques et comportementaux. Aussi, ces corrélations génétiques changent avec les conditions de développement (Sgro et Hoffmann, 2004 ; Robinson *et al.*, 2009 ; Stamps et Groothuis, 2010a,b). Pour comprendre la diversité de la personnalité, il est important de lier les différences de traits de personnalité aux variations génétiques spécifiques. Une grande partie de ces différences est due à la génétique, ce qui soutient les études en écologie comportementale (Oers et Mueller, 2010). La théorie de l'évolution, ancienne et moderne, peut donc aider à étudier pourquoi les personnalités varient d'un individu à l'autre (Dochtermann et Roff, 2010). Ainsi, il est intéressant de continuer à étudier comment les gènes et l'environnement interagissent dans différents contextes pour mieux comprendre comment la personnalité se développe et varie, en tenant compte du fait que les traits ne restent pas constants tout au long de la vie.



- *Les effets physiologiques*

À mesure que le concept de personnalité animale évoluait, les recherches se sont rapidement orientées vers son lien avec le métabolisme. C'est pourquoi les écologistes ont manifesté un vif intérêt pour ce concept, étant donné son association avec des aspects physiologiques et hormonaux, son héritabilité, et son lien potentiel avec la condition physique (Koolhaas *et al.*, 1999 ; Réale *et al.*, 2000 ; Dingemanse *et al.*, 2002 ; Dingemanse et Réale 2005 ; Bell 2007 ; Careau *et al.*, 2008). Des recherches ont donc examiné des aspects tels que les différences de taille des organes (Biro et Stamps 2008), les systèmes de réponse au stress et leur morphologie physiologique associée (Koolhaas *et al.*, 1999 ; Schjolden et Winberg 2007), ainsi que le taux métabolique (Careau *et al.*, 2008 ; Millidine *et al.*, 2009). Careau et Garland (2012) ont établi un cadre conceptuel qui relie l'aptitude darwinienne, le comportement, dont les traits de personnalité et les performances associées à la morphologie, la physiologie et la biochimie. La manière dont les animaux se comportent, comme leur niveau d'activité, d'exploration, d'audace ou d'agressivité, pourrait partiellement expliquer pourquoi leur métabolisme varie (Careau *et al.*, 2008). Par exemple, en se basant sur le taux métabolique de repos, cette étude montre que les comportements sont liés à leur consommation d'énergie, ce qui suggère une connexion entre la personnalité et le métabolisme. De telles observations incluent également des limites physiologiques qui pourraient aider à comprendre ces comportements. Par exemple, une étude théorique (Biro et Stamps 2008) a indiqué que l'activité, l'agressivité et l'audace sont généralement liées positivement à la croissance, à la fécondité et à d'autres traits du cycle de vie dans une large gamme de taxons. Aussi, les individus ayant des taux de croissance et de fécondité élevés devraient avoir besoin de taux d'ingestion de nourriture élevés. Les traits énergétiques les plus couramment mesurés sont la **dépense énergétique quotidienne (DEE : "daily energy expenditure")**, le **taux métabolique de repos (RMR : "resting metabolic rate")**, le **taux métabolique de base (BMR : "basal metabolic rate")** et le **taux métabolique de terrain (FMR : "field metabolic rate")**. Toute l'énergie dépensée par un animal doit être équilibrée par sa consommation de nourriture afin de maintenir un équilibre énergétique à long terme. Étant donné que les animaux ne disposent généralement pas d'un accès illimité à la nourriture, ou ne peuvent pas la transformer, cette contrainte énergétique peut entraîner des compromis. Stamps (2007) a démontré que les individus proactifs, caractérisés par leur agressivité et leur dominance, adoptent des comportements énergivores, augmentant ainsi leur dépense énergétique quotidienne (DEE) grâce à des taux élevés d'acquisition d'énergie. En période de nourriture abondante, ces individus proactifs bénéficient d'un métabolisme au repos plus élevé que les individus réactifs, ce qui peut se traduire par de meilleures performances (Mueller et Diamond, 2001 ; Bouwhuis *et al.*, 2006 ; Careau *et al.*, 2008). Cela signifie que certains traits ou fonctions, tels que la croissance, la reproduction et l'entretien, ne peuvent augmenter que si d'autres diminuent. Des recherches théoriques ont révélé que des relations ont été trouvées dans un certain nombre d'études entre le BMR, le RMR et un trait comportemental (Biro et Stamps 2010, Careau et Garland 2012). Aussi, il a été démontré que les différences dans les traits de personnalité ou les combinaisons de traits ont des conséquences sur la condition physique individuelle à travers leur effet sur les taux de prédation (Réale et Festa-Bianchet, 2003 ; Bell et Sih, 2007), de compétition pour les femelles, d'accès à la nourriture (Dingemanse et Réale 2005), ou de la réponse aux défis sociaux (Dingemanse et Réale 2005 ; Sinn *et al.*, 2006).

De plus, il est fort probable que les hormones jouent un rôle crucial en permettant aux individus de réagir rapidement et de manière flexible aux stimuli environnementaux, ce qui influence la diversité entre les individus et régule les modifications complexes des traits phénotypiques (Ketterson et Nolan, 1992 ; Zera *et al.*, 2007 ; Günther *et al.*, 2024). Toutefois, expliquer les variations de la personnalité reste complexe en raison des défis associés à la mesure précise des interactions

hormonales (Careau *et al.*, 2008). Par exemple, une étude sur le cobaye du Brésil (*Cavia aparea*) (Günther *et al.*, 2024) a révélé que l'élévation du cortisol induit des réactions à court terme sur les comportements sans altérer les traits durables à l'âge adulte. En outre, il a été observé que les traits de personnalité chez les adultes sont sensibles aux signaux hormonaux internes, bien que la corrélation entre le cortisol, la testostérone et la personnalité restent constants (Günther *et al.*, 2024). Cependant, les hormones n'agissent pas seules. Elles peuvent avoir un impact direct sur la personnalité et le métabolisme. Ou bien, modulée par les hormones, la personnalité pourrait ensuite influencer le métabolisme (Wikelski *et al.*, 1999a). Comprendre comment les hormones influencent les traits de personnalité peut expliquer pourquoi certains individus conservent des caractéristiques stables, tandis que d'autres sont plus flexibles et susceptibles de changer au fil du temps (Trillmich *et al.*, 2018). Bien que nous ayons une certaine compréhension de la régulation hormonale dans l'expression des comportements, de nouvelles recherches sont nécessaires pour clarifier tous les mécanismes impliqués.

À ce jour, de nombreuses études sont en cours afin de comprendre les mécanismes physiologiques dans le comportement et la personnalité animale. Toutefois, les études intégrées qui évaluent la relation entre les traits de personnalité des pinnipèdes, leur écologie alimentaire, leurs taux métaboliques en mer et sur terre, ainsi que leurs mesures individuelles de condition physique, sont encore peu nombreuses.

- *Les effets de l'environnement et des interactions sociales*

En plus d'autres éléments cités précédemment, plusieurs études indiquent que l'environnement social joue un rôle crucial dans le développement des comportements et de la personnalité des animaux (par exemple : Koolhaas *et al.*, 1999 ; Dall *et al.*, 2004 ; Sih *et al.*, 2004 ; Réale *et al.*, 2007 ; Réale et Dingemanse, 2010 dans Székely et Moore ; Mackinlay et Shaw, 2023). Bergmüller et Taborsky (2010) ont exploré les concepts de **niche écologique** et **sociale** pour montrer comment la sélection de niche intervient lorsque les individus choisissent des environnements en fonction de leur apparence ou de leur génétique, influençant ainsi leur habitat et leur développement.

La **niche écologique** désigne l'ensemble des conditions environnementales, des ressources et des interactions avec d'autres organismes nécessaires à une espèce pour survivre, se reproduire et maintenir ses populations. Elle comprend divers aspects tels que l'habitat, les ressources, la position de l'espèce dans la chaîne alimentaire, les relations interspécifiques (compétition, prédation, parasitisme, symbiose), les facteurs abiotiques. La niche écologique d'une espèce détermine comment elle interagit avec son environnement et les autres organismes (Alatalo *et al.*, 1987 ; Grant et Grant, 2003), expliquant ainsi les différences entre les espèces et les variations individuelles au sein d'une même espèce (Buss, 1990, 1991 ; Wilson, 1998 ; Bolnick *et al.*, 2003). Les premiers stades de développement des organismes sont cruciaux car ils les rendent sensibles aux influences environnementales, établissant ainsi un lien entre leur environnement de naissance et leurs traits de personnalité (Bergmüller et Taborsky, 2010). Aussi, certaines théories suggèrent que les animaux choisissent leur habitat en fonction de leur personnalité, ce qui pourrait favoriser la différenciation des populations et potentiellement conduire à la spéciation (Endler, 1977 ; Bolnick *et al.*, 2003 ; Kawecki et Ebert 2004 ; Edelaar *et al.*, 2008 ; Jacob *et al.*, 2015 ; Holtmann *et al.*, 2017). Les animaux peuvent ajuster leurs traits de personnalité en réponse à leur environnement, optimisant leurs stratégies pour réduire le stress et minimiser la consommation d'énergie (Réale *et al.*, 2007). Les changements environnementaux rapides de l'anthropocène entraînent une perte

d'habitat, rendant indisponibles les environnements adaptés à certains types de personnalité. Cela menace la diversité phénotypique et génétique des populations et contribue à l'extinction des espèces, tandis que le choix d'habitat et de groupes sociaux peut favoriser la flexibilité et stimuler la diversité génétique (Sih *et al.*, 2004, 2010, 2013 ; Smith et Blumstein, 2013 ; Arroyo *et al.*, 2017 ; Caro, 2007 ; Stamps et Groothuis, 2010). Comprendre comment la personnalité influence la sélection des habitats est désormais crucial pour développer des stratégies de conservation efficaces, surtout pour les espèces dépendant d'habitats spécifiques. C'est pourquoi des recherches, mêlant théorie et observation, tentent d'analyser comment les animaux adaptent leur comportement, utilisent leur habitat et se déplacent géographiquement en réaction aux changements environnementaux, tout en étudiant l'influence de ces conditions sur leurs traits de personnalité (par exemple : Koolhaas *et al.*, 1999 ; Wolf et Weissing, 2010, 2012 ; Stanley *et al.*, 2012 ; van Beest & Milner, 2013 ; Frost *et al.*, 2013 ; Moran *et al.*, 2016). Enfin, il est important de comprendre le contexte écologique des organismes, qui englobe les facteurs abiotiques comme la température et la disponibilité d'oxygène, ainsi que les facteurs biotiques tels que la productivité de leur environnement et la compétition interspécifique. Ces éléments influencent comment les comportements affectent la condition physique des organismes (Careau et Garland, 2012) et peuvent également avoir un impact significatif sur l'énergie dépensée et reçue par les individus.

La **niche sociale** désigne l'ensemble des interactions et des rôles sociaux d'un individu ou d'une espèce au sein de sa communauté. Elle inclut des éléments tels que la hiérarchie, les rôles sociaux (par exemple les soins parentaux ou la défense contre les prédateurs), les relations (par exemple alliances ou rivalités), les stratégies de coopération et de compétition, les comportements culturels hérités. La niche sociale décrit comment un individu s'intègre et interagit dans la structure sociale de son groupe, influençant son comportement, son accès aux ressources et son succès reproductif. Certaines études montrent que les effets parentaux peuvent être génétiques ou résulter de l'héritabilité, influencés par des stimuli environnementaux transmis (effet épigénétique) (par exemple : Gosling et John, 1999 ; Sih *et al.*, 2004 ; Penke *et al.*, 2007 ; Hertler et Walla, 2015 ; Petelle *et al.*, 2015). De plus, l'effet d'héritabilité sur les traits de personnalité peut notamment varier en fonction des variations de l'environnement (Stamps et Groothuis, 2010a). De plus, la position sociale des parents dans les espèces sociales peut également favoriser l'accès aux ressources alimentaires et aux habitats appropriés, influençant ainsi les interactions sociales et le développement des comportements chez les descendants (Bergmüller et Taborsky, 2010). L'approvisionnement alimentaire des jeunes par les parents joue un rôle crucial dans leur développement physique et physiologique, ce qui peut influencer l'expression de certains comportements à l'âge adulte (Chira, 2014). De plus, le choix du lieu de naissance par les parents peut affecter la personnalité des animaux en modulant la sécrétion d'hormones et en influençant le développement comportemental, contribuant ainsi à des traits tels que la curiosité ou l'audace (Mutzel *et al.*, 2013).

Ainsi, le concept de niche suggère que le comportement des individus peut évoluer au fil de leur vie, ce qui sous-entend que les traits de personnalité ne sont pas permanents. Par exemple, les animaux modifient leur comportement en fonction des différents environnements, qu'ils soient à faible ou fort risque de prédation, afin d'optimiser leur survie. Cette capacité d'adaptation comportementale, facilitée par la plasticité phénotypique, permet aux animaux de maintenir leur stratégie d'adaptation face aux variations environnementales (Wolf et Weissing, 2010). Cela souligne aussi l'importance de considérer cette plasticité lors de l'évaluation du comportement, même si certains traits influencés par l'environnement peuvent se stabiliser ultérieurement grâce

aux effets organisationnels des hormones ou à des processus d'apprentissage ayant des effets durables (Réale *et al.*, 2007). Entre autres, cela permet d'adapter les tests de personnalité.

## **B. Tests de personnalité**

Avec l'introduction du concept de personnalité, il a été nécessaire de développer des méthodes pour mesurer et analyser les traits de personnalité. Au début du XXe siècle, sous l'impulsion du lauréat du Prix Nobel, Ivan Pavlov, les analyses du comportement ont d'abord été développées chez le chien (par exemple : Pavlov, 1906) et chez les primates (par exemple : Crawford, 1938) avant d'être étendue à de nombreuses autres espèces, comme mentionné précédemment.

### **a. Les méthodes : codage et classement des traits de personnalité**

Les premières méthodes de recherche sur la personnalité animale comprennent le **codage objectif** des comportements et le **classement subjectif** des traits de personnalité (Gosling, 2001 ; Jones et Gosling 2005 ; Réale *et al.*, 2007 ; Vazire *et al.*, 2007 ; Uher, 2008). Le principe du codage consiste à utiliser un éthogramme, qui est un catalogue prédéterminé des comportements observables d'un animal. Cela permet de standardiser l'observation des individus lors des tests en enregistrant des comportements spécifiques (comme "lève la tête") et en obtenant des mesures directes et quantifiables telles que la fréquence ou la latence, par unité de temps. Le classement subjectif utilise des questionnaires où des observateurs familiers des animaux notent leurs comportements en se basant sur des adjectifs spécifiques ou des descriptions de comportement préétablies sous forme de phrases courtes. Cela permet de décrire divers aspects de la personnalité, couvrant ainsi plusieurs axes (Gosling, 2001 ; Vazire *et al.*, 2007). Cette méthode, bien que sujette aux interprétations individuelles des observateurs, est couramment utilisée pour analyser les aspects qualitatifs des comportements. Aussi, cette approche suppose que les traits de personnalité sont observables dans divers contextes et demeurent constants au fil du temps (Réale *et al.*, 2007), malgré la capacité des comportements à évoluer en fonction de l'histoire de vie de l'individu, comme nous l'avons mentionné précédemment. Enfin, une autre méthode consiste à observer des animaux non manipulés sur le terrain ou dans des environnements semi-naturels (par exemple : McPhee et Quinn, 1998 ; Natoli *et al.*, 2005). Cette approche présente toutefois des défis pour assurer que tous les sujets sont observés dans des conditions uniformes en termes de contexte, d'âge et d'intervalle entre les observations (Réale *et al.*, 2007).

### **b. Fiabilité et validité**

Pour s'assurer de mesurer correctement le trait d'intérêt, un test de personnalité doit répondre à deux critères essentiels : **fiabilité** et **validité** (Jones et Gosling, 2005 ; Burns, 2008 ; Duckworth et Ken, 2011 ; Carter *et al.*, 2013).

La **fiabilité** d'un test cherche à démontrer la constance des résultats précis et stables lorsque plusieurs mesures sont effectuées dans des conditions similaires, par différents observateurs ou à différents moments. Et puisque les comportements doivent être reproductibles pour être considérés comme des traits de personnalité (Sih *et al.*, 2004a ; Réale *et al.*, 2007), ils doivent donc montrer une **répétabilité** dans les résultats. Toutefois, la fiabilité est distincte de la validité, car un test peut être fiable sans pour autant être valide (Carter *et al.*, 2013). Plusieurs sources d'erreurs de mesure

peuvent affecter la fiabilité des observations, incluant les biais de l'observateur (intra ou inter-observateur), ainsi que les variations individuelles chez les animaux et les traits de personnalité. Par exemple, pour réduire l'impact des erreurs dues à l'observateur, il est conseillé d'utiliser des enregistrements vidéo, permettant une analyse multiple par différents observateurs, afin d'améliorer la reproductibilité des observations et d'aboutir à un consensus (Taylor et Mills, 2006).

La **validité** d'un test de personnalité indique si le trait de personnalité examiné est mesuré de manière exacte (Réale *et al.*, 2007 ; Burns, 2008). Il existe plusieurs formes de validité, comme les validités dites convergente et discriminante (Burns, 2008 ; Carter *et al.*, 2013), qui s'inscrivent toutes les deux dans le cadre de la **validité de construction**. La **validité convergente** examine si deux tests mesurent bien le trait observé en recherchant une corrélation entre leurs résultats. La **validité discriminante** vérifie si deux tests conçus pour mesurer des traits différents le font correctement, où les traits ne devraient donc pas être corrélés, ce qui suggère qu'ils évaluent des aspects distincts de la personnalité (Carter *et al.*, 2013). Pour éviter toute incertitude, il pourrait être utile d'adopter une méthode combinant plusieurs tests et traits, similaire aux approches utilisées en psychologie humaine (McCrae, 1982 ; Duckworth et Kern, 2011), ce qui permettrait d'identifier les syndromes comportementaux en plus des traits de personnalité (Campbell et Fiske, 1959 ; Carter *et al.*, 2012b). En effet, en recherche psychologique, la **validité apparente** concerne l'apparence selon laquelle un test semble mesurer le trait spécifique, tandis que la **validité de construction** évalue les liens prédictifs entre différents traits et comportements, en se basant sur une compréhension théorique de la personnalité (Nunnally, 1978 ; Carter *et al.*, 2013).

En outre, Réale *et al.* (2007) mettent en avant l'importance de vérifier si les comportements des animaux sont influencés par leurs caractéristiques biologiques (validité biologique) et/ou leur adaptation à leur environnement (validité écologique). La **validité biologique** explore les mécanismes physiologiques sous-jacents aux traits de personnalité observés, tandis que la **validité écologique** analyse comment ces traits interagissent avec le milieu naturel et les pressions de sélection. En combinant ces approches, les chercheurs peuvent étudier comment les comportements des animaux s'adaptent aux exigences de leur habitat et contribuent à leur survie et reproduction.

### ***c. Contexte et situation expérimentale***

Il est important de prendre en compte le contexte, qui peut avoir plusieurs significations. Selon Sih *et al.* (2004), le **contexte** est « *une catégorie fonctionnelle de comportement* », tandis que la **situation** est « *un ensemble donné de conditions à un moment donné* ». Malgré ces variations de sens, la plupart des études le définissent comme un stimulus environnemental ou extérieur affectant l'animal au moment où il exprime son comportement (Wilson, 1998 ; Dingemanse *et al.*, 2010 ; Stamps et Groothuis, 2010). Ainsi, l'analyse du comportement est rarement et encore aujourd'hui difficilement observée de manière naturelle (Réale *et al.*, 2007). Les chercheurs en écologie comportementale ont plutôt recours à des mises en situation expérimentales pour analyser les réactions des animaux face à des stimuli externes, afin d'étudier des traits de personnalité tels que l'agressivité ou la timidité (Sih *et al.*, 2004b ; Uher, 2008). Les corrélations de comportement selon les contextes et dans le temps, qui sont des critères clés de la personnalité animale, dépendent de ces facteurs expérimentiels et doivent être pris en compte (Stamps et Groothuis, 2010b). C'est pourquoi il est donc souvent délicat de déterminer si les réponses des animaux à différents stimuli doivent être considérées comme similaires ou distinctes, étant donné que ce qui est valide pour une

espèce peut ne pas l'être pour une autre (Carter *et al.*, 2013 ; Weiss et Adams, 2013). Ainsi, il est essentiel d'adopter des méthodes d'analyse de la personnalité permettant de mesurer l'évolution temporelle des traits comportementaux et leurs interrelations, en tenant compte des attributs clés comme la cohérence du comportement dans différents contextes à un moment donné et dans le temps (Stamps et Groothuis, 2010). De plus, il peut être complexe d'étudier un trait de personnalité en utilisant plusieurs tests différents ou de mesurer plusieurs traits avec un seul test (Réale *et al.*, 2007 ; Carter *et al.*, 2013). Par exemple, l'audace peut être évaluée par la réaction face à un nouvel objet, un nouvel environnement ou au risque de prédation. Cependant, comparer ces tests entre eux peut parfois être difficile en raison du manque de standardisation, qui n'est pas toujours réalisable (Carter *et al.*, 2012 b). Pour analyser un trait de personnalité sans être influencé par d'autres traits, il est essentiel de procéder à plusieurs mesures et de corrélérer les résultats entre eux, tout en évitant d'être biaisé par la variabilité (Campbell et Fiske, 1959 ; Réale *et al.*, 2007).

#### **d. Méthode de mesure et interprétation d'un test**

L'interprétation vise à déterminer si deux tests évaluent le même trait de personnalité ou des traits distincts, en examinant comment ces traits sont interconnectés pour identifier un syndrome comportemental (Carter *et al.*, 2013). Réale et son équipe (2007) ont développé une catégorie flexible de traits de personnalité (audace, exploration, agressivité, timidité, activité), adaptable à de nouvelles recherches, et utilisent une méthode d'analyse factorielle pour découvrir les liens entre ces traits et les regrouper en "syndromes comportementaux". Ces syndromes permettent d'étudier pourquoi et comment les animaux développent certaines personnalités (Carter *et al.*, 2013).

Toutefois, l'étiquetage des traits de personnalité peut comporter des erreurs importantes à prendre en considération, notamment l'**erreur de "jingle-jangle"** (Gosling, 2001 ; Bell, 2007 ; Uher, 2011a). Cette erreur peut se manifester de deux manières distinctes. L'erreur "*jingle*" se produit lorsqu'une seule étiquette de trait est utilisée pour décrire par inadvertance deux traits fonctionnellement différents mesurés par des tests distincts. Et l'erreur "*jangle*" survient lorsque deux étiquettes différentes mesurent en réalité le même trait (Block, 1995).

Il est également important de considérer la **force situationnelle** (Uher, 2011a) et la **généralité contextuelle** (Stamps et Groothuis, 2010), qui se réfèrent respectivement aux conditions présentes au moment du test et aux influences potentielles durant l'expérience, autrement dit, la cohérence des comportements d'un individu à travers différents contextes. En situation qualifiée de forte ou élevée, les comportements des individus montrent peu de variation, tandis qu'en situation qualifiée de faible, on observe plus de différences interindividuelles dans le comportement lors de changements de contexte (Mischel, 1973 ; Stamps et Groothuis, 2010a,b). Il est donc intéressant d'observer des situations où différents individus peuvent adopter des comportements similaires (Tett et Guterman, 2000). Ces aspects aident à explorer comment les personnalités des animaux se manifestent dans des populations soumises à des variations de conditions comme la disponibilité de la nourriture, le risque de prédation et la densité de la population. Ils permettent également d'étudier la stabilité des personnalités après des changements d'habitat, tels que les expansions de territoire ou les invasions, ainsi que de comparer les comportements observés en laboratoire avec ceux observés chez les animaux en liberté (Stamps et Groothuis, 2010b). Ainsi, les comportements varient selon le contexte et la durée d'observation (Stamps et Groothuis, 2010). Afin de mieux prendre en compte ces aspects, Stamps et Groothuis (2010a,b) ont défini la **cohérence structurelle** pour évaluer la similitude des relations comportementales entre différents contextes et moments de la vie des individus, ainsi que la **cohérence différentielle** pour mesurer la persistance des

différences individuelles dans un comportement spécifique sur le long terme. La répétabilité est utilisée pour évaluer cette dernière. Par ailleurs, bien qu'une **stabilité temporelle** des traits de personnalité à court terme, par exemple à un âge donné, soit observable, cela ne garantit pas nécessairement cette même stabilité sur le long terme (Stamps et Groothuis, 2010b). Ainsi, une compréhension approfondie du cycle de vie des espèces est essentielle pour prévoir les éventuels changements de personnalité et étudier les stratégies évolutives en conséquence.

Il faut également prendre en compte les **normes de réaction comportementale**, qui explorent comment le comportement peut évoluer en réponse à divers gradients, incluant des facteurs externes comme l'environnement ainsi que des variables internes telles que l'âge ou les expériences antérieures des individus (Dingemanse *et al.*, 2010). Ces normes comprennent les **normes de réaction développementales** qui expliquent comment des individus avec le même patrimoine génétique peuvent exprimer divers traits en réponse à des environnements ou expériences variés à un âge donné, étudiant ainsi l'impact des variations génétiques sur l'adaptabilité aux conditions spécifiques rencontrées pendant le développement (Nussey *et al.*, 2007 ; Dingemanse *et al.*, 2010b ; Stamps et Groothuis, 2010a,b). Les **normes de réaction contextuelles** décrivent comment le comportement d'un individu ou d'un génotype varie en réponse aux conditions actuelles de son environnement. Les normes de réaction développementales se concentrent sur l'impact des expériences passées sur le comportement à un moment précis, tandis que les normes de réaction contextuelles examinent la variation du comportement en fonction des stimuli externes présents à ce moment-là (Stamps et Groothuis, 2010b).

Enfin, nous l'avons vu, il est crucial d'analyser la cohérence des résultats pour déterminer si un trait spécifique demeure stable et constant pour chaque individu au sein d'un groupe, après répétition du test. C'est ce qu'on appelle la **répétabilité** (ou cohérence différentielle). Boake (1989) a défini la répétabilité comme la mesure de la contribution de la variabilité intra-individuelle à la variabilité totale au sein d'une population. Elle peut être élevée, ce qui signifie que les différences de comportement que l'on observe sont principalement dues aux variations naturelles entre les individus, et non à des facteurs externes qui varient. Cependant, cela suggère que les traits de personnalité innés restent stables dans le temps malgré les variations de l'environnement ou du contexte expérimental (Falconer et Mackay, 1996), ce qui ne prend pas en compte les stratégies d'adaptation des espèces, même si une telle supposition permettrait de mettre en place des tests standardisés. Ainsi, ces mesures de répétabilité servent à analyser la variance intra-individuelle par rapport à la variance inter-individuelle. Ces études démontrent notamment que la répétabilité est généralement plus élevée en conditions naturelles qu'en laboratoire, et qu'elle augmente lorsque les observations sont rapprochées dans le temps, diminuant donc la fiabilité des résultats (Dingemanse *et al.*, 2002 ; Bell *et al.*, 2009). Cela peut s'expliquer par le fait qu'une faible répétabilité peut être due à des conditions d'expérience trop semblables pour révéler les vraies différences entre les individus, ou à une variabilité comportementale élevée au sein du même individu, ce qui rend difficile la distinction entre les différences inter-individuelles et intra-individuelles (Réale *et al.*, 2007).

### C. Exemple chez les Phocidés

L'étude du comportement et de la personnalité des espèces marines en est encore à ses débuts (par exemple : Marino, 2002 ; Patrick *et al.*, 2013). Par exemple, chez les cétacés, le grand dauphin (*Tursiops truncatus*) a été largement étudié, révélant une stabilité comportementale dans ses

interactions avec les humains, son milieu naturel et ses pairs, ce qui suggère une capacité à ajuster son comportement en fonction de circonstances particulières (Highfill et Kuczaj, 2007 ; Kuczaj *et al.*, 2012). En revanche, bien que moins exploré chez les pinnipèdes à l'état sauvage, plusieurs études ont été conduites sur les phoques (par exemple : Kovacs, 1987 ; Twiss *et al.*, 1994, 2010, 2011, 2012a,b), ainsi que sur les otaries (par exemple : Ciardelli *et al.*, 2017).

Chez les espèces marines, par exemple l'albatros hurleur (*Diomedea exulans*), qui figure parmi les oiseaux marins ayant la plus longue espérance de vie, Patrick et son équipe (2013) ont démontré que l'audace est un trait héréditaire et reproductible. De plus, ils ont constaté que les femelles sont plus audacieuses que les mâles, ce qui souligne l'importance de réaliser des études différenciées par sexe. Puisqu'en effet, comme l'ont suggéré Tarka *et al.* (2018b), les comportements peuvent varier en fonction du sexe. En étudiant chez les Phocidés le même continuum, c'est-à-dire la timidité et l'audace comme catégorie de traits de personnalité, Bubac *et al.* (2018) ont cherché à comprendre comment les facteurs environnementaux et biologiques influencent la réponse du comportement des phoques gris (*Halichoerus grypus*). En faisant l'étude de l'influence de la personnalité sur le succès reproducteur, ils ont observé que les femelles plus audacieuses donnaient naissance à des petits plus lourds, jusqu'à 2 kg de plus en moyenne, que les femelles timides. Cela suggère que la personnalité peut avoir un impact sur les stratégies d'adaptation à l'environnement et donc sur le cycle de vie et la physiologie. Ils ont observé que l'audace chez les femelles phoques gris augmente avec l'âge, démontrant ainsi que les traits de personnalité évoluent au fil du temps, comme l'ont étudié Stamps et Groothuis (2010b). Pour réaliser ce test, ils ont mesuré la timidité et l'audace en observant la réaction des femelles à l'approche d'un humain, et sur neuf années consécutives, par les mêmes chercheurs, afin de démontrer la présence d'une répétabilité (les femelles ont été testées au moins deux fois). Ils ont noté ces réactions sur une échelle, constatant que plus une femelle phoque gris s'éloigne, plus elle est timide, tandis que si elle s'approche, elle est considérée comme audacieuse. Ils ont analysé leur taux de reproduction et leur comportement maternel, constatant que l'audace chez les femelles phoques gris est constante d'une année à l'autre et à travers les différentes étapes de la lactation. Ces résultats mettent en évidence que les processus écologiques et évolutifs peuvent influencer la personnalité des animaux, tout en maintenant la stabilité des traits de timidité et d'audace au sein de la population locale, ce qui suggère une possible composante génétique de l'audace. Twiss *et al.* (2012) avait également déjà tenté de faire corrélérer la reproduction des femelles phoques gris avec leur comportement, en faisant notamment le lien avec les soins maternels. Les observations indiquent une forte cohérence individuelle chez les femelles phoques gris dans leur surveillance des petits, quel que soit le niveau de perturbation de la situation. Cette constance comportementale est présente dans une même situation mais varie entre différents contextes. La flexibilité observée témoigne de l'adaptation des mères aux fluctuations des coûts de reproduction et des taux de croissance de leurs petits à court terme (Twiss *et al.*, 2012).

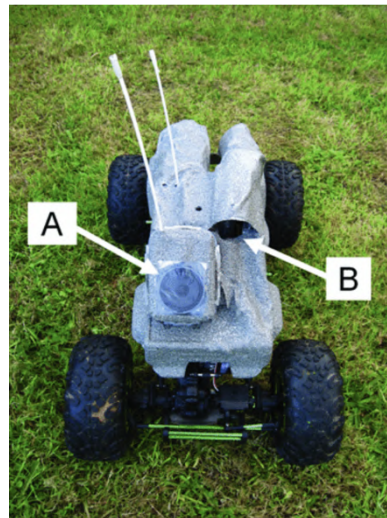
Par ailleurs, dans leur étude sur les mâles éléphants de mer du Nord, Sanvito et Galimberti (2003) ont exploré le lien entre les vocalisations et la reproduction. Leur recherche a révélé une cohérence comportementale répétable et individuelle en tant que performance de reproduction, associée à l'âge, à la morphologie (effets physiologiques) et au statut social (effets des interactions sociales). Ils ont notamment observé que les éléphants de mer, en raison de leur plus grande taille, produisaient des vocalisations plus puissantes. Une étude supplémentaire (Lang *et al.*, 2009) sur la performance de reproduction des femelles phoques gris a démontré que la qualité du lait pourrait être significativement modulée par des facteurs génétiques dans les populations naturelles (effet des gènes). Ainsi, si ces facteurs génétiques sont transmis, qu'en est-il de la personnalité ? D'autres



recherches ont exploré comment la personnalité pourrait influencer divers aspects tels que le rang social, l'apprentissage, la physiologie et les interactions sociales (Frick *et al.*, 2017). Par exemple, une étude sur les phoques gris mâles a montré qu'ils maintiennent des comportements constants d'une année à l'autre, indépendamment de leur âge, taille, dépense énergétique, activité sociale, comportement sexuel ou agressif, et position hiérarchique (Twiss et Franklin, 2010). Plus récemment, l'étude de Vere *et al.* (2017) a utilisé une méthode de codage comportemental objectif pour comparer les otaries de Californie et les phoques communs. Malgré des similitudes comme l'audace et l'activité observées dans les deux espèces, il a été constaté une grande variabilité individuelle dans la fréquence de ces comportements, certains animaux ne suivant pas les tendances du groupe. Ces résultats renforcent l'idée de l'existence de traits de personnalité généraux et de modèles de cohérence contextuelle à la fois au niveau du groupe et de l'individu chez ces deux espèces de phoques. Ainsi, certaines études ont bien commencé à accorder une importance aux différences individuelles à l'implication de la plasticité dans les traits de personnalité. Par exemple, chez les otaries, DeRango et Schwarz (2017) ont étudié comment les comportements des individus, façonnés par leur environnement social et les influences maternelles, peuvent affecter leur capacité à se reproduire et à s'adapter dans un milieu marin en constante évolution, soulignant ainsi l'importance de ces connaissances pour protéger ces espèces confrontées aux défis environnementaux.

Pour approfondir ces observations, il est essentiel d'étudier le comportement des animaux dans leur habitat naturel. Certaines recherches utilisent donc l'observation à distance pour analyser le budget de temps-activité des individus, en classifiant leurs comportements en différentes catégories (par exemple : Kovacs, 1987 ; Twiss et Franklin, 2010). D'autres recherches ont appliqué des techniques d'approche directe. Bubac *et al.* (2018) ont cherché à évaluer l'audace chez les femelles phoques gris en mesurant leur réaction à une **approche humaine**, une méthode déjà validée dans des études antérieures (par exemple : Carter *et al.*, 2012 ; Patrick *et al.*, 2013). Pour cela, ils ont observé plus de 460 femelles d'une colonie en Nouvelle-Écosse et étudié leur réaction défensive face à l'approche de trois humains et à la manipulation de leur petit, sur environ une minute. L'observation a été répétée sur neuf années consécutives, afin de permettre la répétabilité de leur test standardisé. Un autre type d'approche consiste à utiliser un **objet nouveau** pour l'animal, jamais observé auparavant. Twiss *et al.* (2011) ont utilisé une voiture télécommandée pour étudier les phoques gris, analysant les réactions des individus face à un objet inédit en approche comportant une stimulation sonore déclenchée, comme par exemple, un hurlement de loup (Figure 20). Cette méthode a révélé des différences comportementales significatives entre mâles et femelles et s'est montrée fiable pour mesurer la variation comportementale individuelle sur le terrain.

**Figure 20 : Exemple d'un test de personnalité : voiture télécommandée utilisée dans un test de stimulation sonore (A) boîte contenant des électroniques de stimulation sonore (B) caméra vidéo (d'après Twiss *et al.*, 2011)**



Par conséquent, ces études comportementales offrent de nouvelles approches pour développer des méthodes expérimentales visant à comprendre comment la diversité des comportements individuels et collectifs des mammifères marins est influencée par les variations spatiales et temporelles de l'environnement, ainsi que par les défis d'adaptation aux traits environnementaux. Elles contribuent à évaluer l'importance écologique et évolutive des personnalités animales et pourraient prévoir comment ces animaux s'adapteront aux changements climatiques. Cependant, ces études sur le comportement en milieu naturel sont plus complexes à réaliser que celles en laboratoire ou en captivité, et les recherches sur les mammifères marins en captivité sont limitées par des contraintes logistiques, financières et éthiques (Twiss *et al.*, 2011). Pour interpréter correctement les résultats des observations, il est crucial de mener des expériences qui testent les hypothèses sur les facteurs évolutifs et écologiques en jeu. Ainsi, toutes les études d'observation doivent être conçues avec des hypothèses précises et des prédictions théoriques basées sur l'écologie spécifique de l'espèce étudiée. De plus, comme chez les éléphants de mer austraux et certaines espèces de pinnipèdes, ces animaux montrent une fidélité à leurs sites d'échouage en retournant chaque année aux mêmes lieux de repos et de reproduction, ce qui pourrait faciliter une identification individuelle (Twiss *et al.*, 1994). Enfin, une fois que la mesure du test est consolidée, l'observation répétée du comportement des individus peut donc offrir des indications précieuses sur leur personnalité dans leur habitat naturel (Twiss et Franklin, 2010).

Toutefois, jusqu'à présent et à notre connaissance, peu d'études ont réussi à explorer les relations entre les caractéristiques morphologiques comme la taille et la condition physique, les traits de personnalité, les taux métaboliques et la réussite reproductive chez les phocidés, ouvrant ainsi la voie à de nouvelles possibilités de recherche.



# Deuxième partie : étude expérimentale

---

## 1. Introduction

La persistance des traits de personnalité dans les populations vivant à l'état naturel reste incertaine (Dingemanse et Réale, 2005). Des hypothèses, comme le syndrome du rythme de vie, ainsi que la sélection sexuelle ou les fluctuations environnementales, pourraient l'expliquer (Sih *et al.*, 2004). Par exemple, un changement de trait de personnalité en réponse à des modifications environnementales pourrait affecter la reproduction et contribuer au déclin d'une population. Aussi appelé "syndrome comportemental" (Sih *et al.*, 2004) ou "style d'adaptation" (Koolhaas, 2004), cet ensemble de traits comportementaux et physiologiques est corrélé chez un individu et reste généralement stable à travers le temps et les situations.

Actuellement, les mammifères marins sont sous-représentés dans la recherche sur les types de comportement, en grande partie à cause des défis liés à l'observation et à l'expérimentation *in situ* dans leur environnement aquatique. Seules quelques études, comme celle de Twiss et Franklin (2010) chez le phoque gris, ont explicitement examiné ces comportements chez les mammifères marins sur le terrain. Ainsi, pour comprendre l'impact des changements environnementaux sur les performances individuelles et les tendances futures des populations de grands prédateurs marins, il est intéressant de savoir relier ces effets aux traits de personnalité et aux stratégies d'histoire de vie associées.

Dans le cadre du programme d'étude 1201 CycleEleph, soutenu par l'IPEV, les éléphants de mer de l'Archipel des Kerguelen (TAAF) sont étudiés pour comprendre l'impact des variations océanographiques sur les ressources alimentaires, les performances de pêche et les dynamiques démographiques de ces prédateurs marins. Les individus sont suivis de manière détaillée, en observant leurs comportements de regroupement et de déplacement à l'aide de GPS, de loggers et de dispositifs VHF. Leur physiologie est également examinée, avec des mesures de températures externes et internes, et une analyse de leur dépense énergétique durant la mue via la surveillance de leur fréquence cardiaque par électrocardiogrammes. Depuis la campagne d'été 2018, des tests standardisés et filmés sont utilisés pour évaluer la personnalité des individus. Ce programme vise ainsi à déterminer comment les traits de personnalité influencent le succès de chasse, la mue et la condition physique des éléphants de mer, en relation avec les conditions environnementales et les contraintes énergétiques tout au long de leur cycle de vie. Grâce aux tests d'approche préalablement effectués sur le terrain, cette thèse vise à analyser les vidéos collectées lors de trois campagnes estivales (2018, 2019, 2020) afin d'identifier des traits de personnalité chez l'éléphant de mer du Sud. En d'autres termes, nous cherchons à déterminer si des différences de flexibilité comportementale apparaissent lorsque l'animal doit affronter une situation nouvelle. L'objectif est d'observer si les éléphants de mer austraux présentent des variations individuelles dans leur comportement et de les identifier.

## 2. Matériels et méthodes

### A. Expérimentations sur le terrain : recueil des données

#### a. Localisation géographique et contexte expérimental

Afin d'évaluer la personnalité des éléphants de mer, des tests standardisés ont été menés en milieu naturel. Ils ont été menés sur une période de trois années consécutives dans l'archipel de Kerguelen (TAAF), où les colonies font l'objet d'un suivi de longue date. Au cours de ces trois campagnes d'été, les colonies étaient situées à Pointe Suzanne [70.44°E, 49.44°S] en 2018, à Pointe Morne [70.26°E, 49.22°S] en 2019, et à Estacade [70.32°E, 49.16°S] ainsi qu'à l'est de la Péninsule Courbet [70.12°E, 49.13°S] lors de la campagne de 2020. Les tests des individus ont eu lieu entre fin décembre et mi-février, pendant leur période de mue. Ils étaient répartis sur divers types de terrains, tels que des zones herbeuses, boueuses et, pour certains, des plages. La sélection des individus se faisait en fonction de la nécessité de les capturer ou de les re-capturer, afin de poser ou retirer les balises, dans le cadre du programme 1201 CycleEleph.

#### b. Description des tests

L'un des tests consiste à placer un **objet inconnu** dans le champ de vision de l'animal, de préférence dans un environnement familier, ce qui permet de s'assurer que la réaction observée est due à l'objet et non à l'exploration du milieu (Réale *et al.*, 2007). L'objet utilisé est un jouet pour enfants, une vache rebondissante gonflable surnommée "Choupinette" (Figure 21). Elle est fixée sur un bâton, à l'extrémité duquel se trouve également une caméra de la marque GoPro, permettant d'enregistrer en vidéo la réaction de l'éléphant de mer face à cette situation inédite.

**Figure 21 : Nouvel objet utilisé pour le test de personnalité : ici, une vache gonflable, jouet pour enfant, surnommée "Choupinette" (source : Google image)**



La méthode consiste à débiter la vidéo lorsque l'objet est à moins d'un mètre du museau de l'éléphant de mer. Lors d'un test de personnalité, une seule personne approche lentement les animaux, en veillant à ce qu'ils ne soient pas distraits et qu'ils se concentrent uniquement sur Choupinette présentée à leur museau (Figure 22).

**Figure 22 : Positionnement de l'objet "Choupinette", de la caméra et du bâton, face à l'éléphant de mer (capture vidéo : IPEV, Kerguelen, 2018-2019)**



Lors de la campagne 2018 (août 2017-avril 2018), les tests étaient réalisés à chaque observation d'un individu équipé, ainsi qu'au moment de la capture et, si possible, lors de la recapture. La **capture** comprend l'anesthésie, le pesage et l'installation de l'équipement de suivi, tandis que la **recapture** sert à récupérer ce matériel. Ainsi, le test doit inclure, pour chaque individu, deux ou trois vidéos : une vidéo avant la capture et la pose de l'équipement, une vidéo pendant le port de celui-ci, et une vidéo lors de la recapture, avant le retrait de l'équipement. Sur place, un autre paramètre a été utilisé pour évaluer la personnalité de chaque individu. Il consiste à noter l'intensité de sa réponse (de 0 à 2) lors des étapes de capture et de recapture, comme l'immobilisation ou l'administration d'anesthésiant. Cependant, ce paramètre n'est pas pris en compte dans l'analyse de cette thèse. L'année suivante (août 2018-avril 2019), les tests de personnalité ont été réalisés sur des individus non-équipés. En plus du test d'approche de "Choupinette", un nouveau test standardisé a été ajouté pour observer la réaction des éléphants de mer à des bruits métalliques produits par des ustensiles de cuisine. Toutefois, ce nouveau test ne sera pas inclus dans notre analyse. Lors de la campagne d'été 2020 (août 2019-avril 2020), le test d'approche de l'objet avec Choupinette a été conservé, et un test d'**approche d'un humain** a été ajouté (Figure 23). Ce test consiste à faire approcher un humain inconnu à 5 mètres, puis à 2 mètres, et enfin à 1 mètre de l'animal, et de filmer la réaction de l'éléphant de mer, puis à répéter ce processus avec l'approche de Choupinette. Pour cette année, nous tiendrons compte des deux tests dans le cadre de notre analyse.



**Figure 23 : Test d'approche d'un humain, la caméra est maintenue dans les mains, face à l'éléphant de mer (capture vidéo : IPEV, Kerguelen, 2019-2020)**



Pour standardiser les tests et réduire les risques de biais, ceux-ci ont été réalisés sur une période de trois années et à plusieurs reprises sur chaque individu, c'est-à-dire lors de leur capture et, si possible, lors de leur recapture. Cette approche permet de corréliser les résultats de manière précise. De plus, les expérimentations ont été effectuées à différents moments de la journée, avec des intervalles variés, principalement en matinée jusqu'à midi environ, et trois tests en 2019 ont été réalisés en début d'après-midi. Ils ont été effectués par plusieurs expérimentateurs différents à chaque campagne, tous n'ayant jamais réalisé ce type de test de personnalité.

Le choix des tests d'approche humaine et d'exposition à un nouvel objet s'explique par leur capacité à identifier un stimulus environnemental ou externe influençant le comportement de l'animal au moment de son expression, comme nous l'avons vu (Wilson, 1998 ; Dingemanse *et al.*, 2010 ; Stamps et Groothuis, 2010). Ces tests reposent également sur des méthodes éprouvées dans la littérature scientifique (par exemple : Twiss *et al.*, 2011 ; Patrick *et al.*, 2013). Cette démarche vise à garantir la pertinence et la précision dans la mesure du trait de personnalité ciblé, en s'assurant que le test capture fidèlement l'essence du concept théorique sous-jacent, notamment en termes de validité de construction. Notre rôle commence par la récupération et l'analyse des vidéos qui ont été collectées sur une période de trois ans.

## **B. Traitement des données**

### **a. Échantillonnage**

Afin d'assurer la fiabilité et la répétabilité du test, seuls les individus ayant été testés sur le terrain au moins deux fois, avec au moins deux vidéos recueillies, ont été inclus dans l'étude. Ainsi, lors de la campagne d'été 2018, sur 63 individus et 135 vidéos, 33 individus et 99 vidéos ont été retenus. Pour la campagne d'été suivante, sur 55 individus et 60 vidéos, seules 3 femelles avaient été filmées deux fois pour le test du nouvel objet. Enfin, durant la campagne d'été 2020, deux tests ont été

effectués sur 26 individus : un test d'approche d'un humain suivi du test du nouvel objet, avec une vidéo distincte pour chaque test. Ces deux tests sont comparés entre eux. Lors de cette dernière campagne, sur 35 individus et 68 vidéos, 31 individus et 64 vidéos ont été inclus. Au total, **67 individus** et **169 vidéos** (Tableau 1, Annexe 1) ont été retenus pour l'analyse des comportements de cette étude. Ces individus comprennent des femelles adultes, ainsi que des juvéniles mâles et femelles.

**Tableau 1 : Liste complète des individus et du nombre de vidéos analysées, par année de campagne**

Campagne	Individu	Sexe	Âge	Nombre de vidéos	Type de test
2017-2018	1	F	Juvenile	6	nouvel objet
2017-2018	2	F	Juvenile	2	nouvel objet
2017-2018	3	F	Adulte	5	nouvel objet
2017-2018	4	F	Juvenile	3	nouvel objet
2017-2018	5	F	Adulte	4	nouvel objet
2017-2018	6	F	Adulte	4	nouvel objet
2017-2018	7	F	Adulte	3	nouvel objet
2017-2018	9	F	Juvenile	2	nouvel objet
2017-2018	10	F	Adulte	4	nouvel objet
2017-2018	11	F	Adulte	3	nouvel objet
2017-2018	12	F	Adulte	3	nouvel objet
2017-2018	13	F	Adulte	5	nouvel objet
2017-2018	14	F	Adulte	2	nouvel objet
2017-2018	16	F	Juvenile	2	nouvel objet
2017-2018	17	F	Adulte	3	nouvel objet
2017-2018	18	F	Adulte	4	nouvel objet
2017-2018	19	F	Adulte	3	nouvel objet
2017-2018	20	F	Adulte	3	nouvel objet
2017-2018	22	F	Adulte	3	nouvel objet
2017-2018	24	F	Juvenile	2	nouvel objet
2017-2018	26	F	Adulte	3	nouvel objet
2017-2018	27	F	Adulte	3	nouvel objet
2017-2018	28	F	Adulte	2	nouvel objet
2017-2018	29	F	Adulte	3	nouvel objet
2017-2018	30	F	Adulte	3	nouvel objet
2017-2018	32	F	Adulte	2	nouvel objet
2017-2018	33	F	Adulte	2	nouvel objet
2017-2018	34	F	Adulte	2	nouvel objet
2017-2018	B	M	Juvenile	3	nouvel objet
2017-2018	N	F	Juvenile	3	nouvel objet
2017-2018	P	F	Adulte	3	nouvel objet
2017-2018	B45	F	Adulte	2	nouvel objet
2017-2018	Null	M	Juvenile	2	nouvel objet
total 2017-2018	33			99	
2018-2019	PHSO2	F	Juvenile	2	nouvel objet
2018-2019	PHSO4	F	Adulte	2	nouvel objet
2018-2019	PHSO7	F	Adulte	2	nouvel objet
total 2018-2019	3			6	

Campagne	Individu	Sexe	Âge	Nombre de vidéos	Type de test
2019-2020	2	F	Adulte	2	humain et nouvel objet
2019-2020	3	F	Adulte	2	humain et nouvel objet
2019-2020	4	F	Adulte	2	humain et nouvel objet
2019-2020	6	F	Adulte	2	humain et nouvel objet
2019-2020	7	F	Adulte	2	humain et nouvel objet
2019-2020	8	F	Adulte	2	humain et nouvel objet
2019-2020	9	F	Adulte	2	humain et nouvel objet
2019-2020	10	F	Adulte	2	humain et nouvel objet
2019-2020	12	F	Adulte	2	humain et nouvel objet
2019-2020	13	F	Adulte	2	humain et nouvel objet
2019-2020	14	F	Adulte	2	humain et nouvel objet
2019-2020	15	F	Adulte	2	humain et nouvel objet
2019-2020	16	F	Adulte	2	humain et nouvel objet
2019-2020	17	F	Adulte	2	humain et nouvel objet
2019-2020	18	F	Adulte	2	humain et nouvel objet
2019-2020	19	F	Adulte	2	humain et nouvel objet
2019-2020	20	F	Adulte	2	humain et nouvel objet
2019-2020	21	F	Adulte	2	humain et nouvel objet
2019-2020	22	F	Adulte	2	humain et nouvel objet
2019-2020	23	F	Adulte	2	humain et nouvel objet
2019-2020	24	F	Adulte	2	humain et nouvel objet
2019-2020	25	F	Adulte	2	humain et nouvel objet
2019-2020	27	F	Adulte	2	humain et nouvel objet
2019-2020	28	F	Adulte	2	humain et nouvel objet
2019-2020	29	F	Adulte	2	humain et nouvel objet
2019-2020	30	F	Adulte	2	humain et nouvel objet
2019-2020	1 bis	F	Adulte	2	humain et nouvel objet
2019-2020	2 bis	F	Adulte	2	humain et nouvel objet
2019-2020	3 bis	F	Adulte	2	humain et nouvel objet
2019-2020	4 bis	F	Adulte	4	humain et nouvel objet
2019-2020	5 bis	F	Adulte	2	humain et nouvel objet
total 2019-2020	31			64	
<b>TOTAL</b>	<b>67</b>			<b>169</b>	

### **b. Répertoire comportemental**

Pour analyser le comportement individuel des éléphants de mer à travers des tests standardisés, il est nécessaire de créer un **éthogramme**, qui consiste à lister et décrire les comportements observables, classant les actions selon leur contexte. L'éthogramme standardise les observations, facilite la répétition des tests entre les études, et permet d'analyser et de coder des comportements, ici à l'aide du logiciel BORIS (version 8.27.1), de comprendre les habitudes d'une espèce, et d'identifier des comportements spécifiques. Il est également crucial pour les études comparatives.

Pour réaliser notre éthogramme (Tableau 2), les vidéos des réactions ont été visionnées une première fois afin d'identifier les comportements sociaux, sans réaliser le codage (Annexe 2). Chaque comportement a été précisément nommé et décrit pour garantir des observations cohérentes et comparables. Puis, les comportements ont été classés selon deux types



d'évènements : le « *state event* » (événement d'état) qui désigne un comportement analysé sur une certaine durée, et le « *point event* » (événement ponctuel) qui fait référence à un comportement mesuré par le nombre de fois qu'il se produit, sans tenir compte de sa durée. Ainsi, le « *state event* » fait référence à la **latence**, et le « *point event* » à la **fréquence**, tous deux mesurés par unité de temps.

**Tableau 2 : Éthogramme : liste détaillée des comportements observés dans les vidéos récoltées sur le terrain des tests de personnalité chez les éléphants de mer austraux. « *state event* » ou la latence : mesure quantifiable via la latence, « *point event* » ou la fréquence : mesure quantifiable via la fréquence**

Comportements	Type de comportement	Descriptions
Aucune réaction	Latence	L'EDM est vigilant mais n'a pas de mouvement
Dort	Latence	L'EDM n'a aucune réaction car dort
Lève la tête	Latence	L'EDM lève uniquement la tête en partant du sol
Se dresse et reste	Latence	L'EDM se dresse mais reste sur place > 3sec
Se dresse avec mobilisation	Latence	L'EDM se dresse avec un mouvement
Détourne la tête	Fréquence	Mouvement rotatif de la tête, l'EDM ne regarde plus l'objet
Avance	Latence	Au moins un mouvement de nageoire vers l'avant avec mobilisation
Recule	Latence	Au moins un mouvement de nageoire vers l'arrière avec mobilisation
Fuit	Fréquence	L'EDM s'en va d'un corps d'EDM de l'objet
Se gratte	Fréquence	L'EDM se gratte
Eternue	Fréquence	L'EDM éternue
Clignement des yeux	Fréquence	L'EDM cligne des yeux au moins deux fois < 2 sec
Renifle/respire fort	Fréquence	L'EDM renifle/respire de façon intense, ouvre grand les naseaux
Ouvre la gueule	Latence	L'EDM ouvre la gueule uniquement
Souffle	Fréquence	L'EDM souffle, gueule ouverte
Vocalise	Latence	L'EDM émet des vocalisations, la gueule ouverte
Lève la tête côté	Fréquence	L'EDM lève la tête, et la tourne directement sur un côté
Baille	Fréquence	L'EDM baille
Regarde l'objet	Latence	L'EDM regarde en direction de l'objet
Ferme les yeux	Fréquence	L'EDM a d'abord les yeux ouverts, puis les ferme > 3 sec
Attaque l'objet	Fréquence	L'EDM mord ou attaque l'objet
Attaque un congénère	Fréquence	L'EDM mord ou attaque l'EDM voisin
Regarde ailleurs	Fréquence	L'EDM regarde ailleurs que l'objet/mouvement du regard sans latéraliser la tête

Pour identifier des traits individuels, nous proposons une classification des comportements répertoriés dans l'éthogramme en fonction de trois traits de personnalité (Réale *et al.*, 2007) : timidité-audace, exploration-évitement et agressivité (voir Tableau 3). Cette classification est suggérée malgré l'absence de littérature spécifique sur les éléphants de mer du Sud, mais tente de se baser sur des tests réalisés au préalable (par exemple : Twiss *et al.*, 2011). Par exemple, lorsqu'un éléphant de mer évolue dans un environnement familier mais est confronté à un risque, tel que l'approche d'un humain ou d'un objet, sa réaction pourrait permettre d'évaluer son degré de timidité ou d'audace. De même, la catégorie « exploration-évitement » peut permettre d'évaluer si l'individu explore ou évite un nouveau stimulus. Aussi, en situation de stress, des comportements agressifs, comme des attaques ou des interactions défensives, peuvent être associés au trait d'agressivité. Ce test ne permet pas d'évaluer la sociabilité, et certains comportements n'ont pas été catégorisés en raison de l'absence de correspondance claire avec un trait de personnalité spécifique. Par exemple, le comportement « se dresse et reste » pourrait indiquer de l'audace ou de l'intimidation, comme observé lors des combats chez les mâles éléphants de mer du Sud. En l'absence de références dans la littérature, nous avons choisi de ne pas classer ces comportements.

**Tableau 3 : Liste des comportements de l'éthogramme utilisé, regroupés dans des catégories de traits de personnalité**

Timidité - Audace	Exploration - Évitement	Agressivité	Hors classement
Aucune réaction	Avance	Ouvre la gueule	Dort
Clignement des yeux	Lève la tête	Souffle	Se gratte
Baille	Renifle/respire fort	Vocalise	Se dresse avec mobilisation
	Reculé	Attaque l'objet	Lève la tête côté
	Fuit	Attaque un congénère	Se dresse et reste
	Regarde ailleurs		Regarde l'objet
	Détourne la tête		

### c. Observation des données vidéos

L'éthogramme a été élaboré afin de coder les comportements observés. Pour cela, les vidéos ont été analysées à l'aide du logiciel BORIS (« *Behavioral Observation Research Interactive Software* », version 8.27.1 pour Windows) (Friard et Gamba, 2016), qui permet de coder les comportements en temps réel en utilisant des touches de clavier prédéfinies. Avant le traitement des données, aucune vidéo n'a été coupée ou modifiée. Une observation a été créée pour chaque individu, regroupant toutes les vidéos de ses tests, sauf pour ceux de la dernière campagne 2020, où les vidéos ont été analysées séparément selon le test d'approche de l'humain ou celui du nouvel objet. Le codage commence lorsque l'éléphant de mer est bien visible dans le cadre et donc que son comportement est analysable, ce qui devrait correspondre à une distance d'environ 1 mètre de son museau. Lors de l'analyse des vidéos, il a été constaté que lorsque l'éléphant de mer se déplace ou bouge, la caméra s'ajuste en se rapprochant de l'individu afin de suivre son comportement. Le codage de l'observation s'arrête lorsque la caméra commence à reculer, marquant ainsi la fin du test et le retrait de Choupinette du champ de vision de l'éléphant de mer. Les tests ont été filmés pour garantir une analyse reproductible. Les vidéos ont été analysées par un seul observateur et ont été codées une seule fois avec le même logiciel.

## C. Analyses statistiques

### a. Critères d'inclusions et échantillons

Le premier jeu de données, issu des campagnes de 2018 et 2019, permet de comparer les réactions des individus adultes et juvéniles, lors du test d'approche d'un nouvel objet. Ce test visait à déterminer si les réactions observées varient en fonction de l'âge. Afin de simplifier la suite de la lecture, nous appellerons ce test "**Comparaison A**". La campagne de 2020, quant à elle, offre la possibilité de comparer les réactions des femelles face à l'approche d'un humain, puis d'un nouvel objet. L'objectif ici était d'identifier des réactions distinctes en fonction du test auquel les femelles étaient soumises. Nous appellerons ce test "**Comparaison B**".

- *Test du nouvel objet : comparaison adultes et juvéniles = **Comparaison A***

Pour effectuer les comparaisons, il a été nécessaire d'associer les individus en fonction du même nombre de vidéos, afin d'obtenir un nombre égal de répétitions. Cependant, en raison du nombre plus élevé d'adultes par rapport aux juvéniles, l'échantillonnage a été réalisé par tirage au sort, afin d'obtenir un effectif équivalent pour chaque groupe d'individus (Tableau 4). Au total **10 juvéniles** et **10 adultes** ont été inclus dans l'étude. En utilisant le logiciel SigmaPlot VII, des comparaisons de moyennes ont été effectuées sur le nombre d'occurrences et la durée totale des vidéos à l'aide du test de Mann-Whitney, adapté aux petits échantillons.

**Tableau 4 : Liste de l'échantillon retenu dans l'étude pour le test d'approche d'un nouvel objet, comparant les adultes et les juvéniles (Comparaison A)**

JUVENILES			ADULTES		
Individus	Nombre d'occurrences totales	Durées totales des occurrences (s)	Individus	Nombre d'occurrences totales	Durées totales des occurrences (s)
B	110	437,5	PHS07	53	241,3
N	26	193,2	PHS04	68	586,3
24	67	402,3	34	42	166,9
Null	56	344,7	B45	97	465,4
1	117	352,6	13	233	1667,5
2	66	262,5	20	119	881,6
4	114	767,2	22	80	1038,3
9	54	229,7	28	53	265,6
PHS02	88	432,6	29	104	457,8
16	96	259,8	33	26	359,7

- *Tests d'approches humain et nouvel objet : comparaison des réactions = **Comparaison B***

Les sujets ont été comparés entre eux, selon leurs réactions face aux deux différentes approches. Le premier test est celui de l'approche d'un humain, et le deuxième test est l'approche du nouvel objet (Tableau 5). Ces deux tests ont été effectués immédiatement l'un après l'autre. Au total, **31 individus** ( $N = 31$ ) sont inclus dans l'étude et sont des femelles adultes.

**Tableau 5 : Liste de l'échantillon retenu dans l'étude pour le test d'approche d'un humain comparé à l'approche d'un nouvel objet (Comparaison B)**

HUMAIN			NOUVEL OBJET		
Individus	Nombre d'occurrences totales	Durées totales des occurrences (s)	Individus	Nombre d'occurrences totales	Durées totales des occurrences (s)
2.200	18	63.9	2.200	15	158.6
3.200	13	100.1	3.200	27	168.2
4.200	26	123.2	4.200	20	107.8
6.200	38	150.1	6.200	16	139.5
7.200	1	62.5	7.200	1	68.8
8.200	1	50.9	8.200	1	65.0
9.200	15	131.2	9.200	15	190.3
10.200	17	113.9	10.200	14	191.3
12.200	29	102.5	12.200	15	109.4
13.200	32	102.1	13.200	26	99.7
14.200	21	183.1	14.200	10	257.2
15.200	18	137.2	15.200	20	76.3
16.200	19	81.1	16.200	23	146.5
17.200	23	140.1	17.200	19	234.9
18.200	12	91.9	18.200	20	107.9
19.200	29	157.8	19.200	11	24.8
20.200	28	84.9	20.200	26	158.8
21.200	23	150.4	21.200	19	203.3
22.200	16	183.5	22.200	13	93.4
23.200	13	131.0	23.200	18	133.6
24.200	16	201.3	24.200	17	231.1
25.200	1	49.9	25.200	8	98.0
27.200	1	51.5	27.200	1	59.9
28.200	23	218.3	28.200	17	125.8
29.200	28	188.9	29.200	40	251.8
30.200	6	78.7	30.200	13	142.7
1bis.20	26	79.7	1bis.20	9	33.8
2bis.20	2	148.7	2bis.20	8	136.6
3bis.20	21	172.1	3bis.20	21	47.6
4bis.20	32	161.8	4bis.20	38	214.1
5bis.20	18	123.7	5bis.20	16	187.5

### **b. Comparaisons et corrélations des tests**

Les analyses vidéo ont permis de recueillir des données sur le nombre d'occurrences de chaque comportement ainsi que leur durée. Pour évaluer la comparabilité des différents groupes d'individus, nous avons d'abord comparé les occurrences et les durées moyennes, par test, en utilisant un test non paramétrique de Mann-Whitney.

Puis, l'on a souhaité évaluer les corrélations entre les comportements de l'éthogramme et les réactions observées au cours des Comparaisons A et B. Cela nous a permis de regrouper certaines variables afin d'en déduire différents types de comportements. Pour cela, on a réalisé une analyse de corrélation de Pearson. Cette méthode statistique aide à identifier les correspondances ou divergences entre les comportements et nous permet de discuter leurs liens. Noté «  $r$  », le coefficient de corrélation peut varier entre -1 et 1. Si «  $r$  » est située entre 0 et 0,1 (ou 0 et -0,1), cela indique une absence de corrélation, et si «  $r$  » est compris entre 0,7 et 1 (ou -0,7 et -1), cela correspond à une très forte corrélation (Tableau 6). Pour l'ensemble des tests statistiques, un seuil de significativité de  $p\text{-value} < 0,05$  a été appliqué. Seuls les résultats dont la  $p\text{-value}$  dépasse ce seuil seront considérés dans le calcul du coefficient de corrélation de Pearson, indépendamment de la valeur de  $r$ . Les analyses statistiques ont été réalisées sur SigmaPlot VII.

**Tableau 6 : Interprétation du coefficient de corrélation de Pearson** (source : <https://datatab.fr/>)

Quantité de r	Force de la corrélation
0.0 < 0.1	pas de corrélation
0.1 < 0.3	faible corrélation
0.3 < 0.5	corrélation moyenne
0.5 < 0.7	corrélation élevée
0.7 < 1	corrélation très élevée

### **c. Exclusion de comportements**

Par ailleurs, à la suite de l'analyse des valeurs moyennes des comportements globaux des Comparaisons A et B, il a été décidé de conserver la durée au lieu du nombre d'occurrences enregistrées pour les événements en « *state event* », pour les comportements qui étaient mesurés à la fois en durée et en occurrences. Cela permet de garantir la précision des données tout en évitant les redondances comportementales. En effet, par défaut, tous les comportements sont enregistrés dans le logiciel BORIS sur forme d'événement (« *state event* », « *point event* »). Par exemple, le comportement « ouvre la gueule », initialement enregistré en tant que « *state event* », apparaît également dans les données sous forme de « *point event* ». Pour éliminer les redondances, ce comportement a été inclus en fonction de sa durée en secondes, plutôt qu'en fonction de sa fréquence d'occurrence.

Lors de l'analyse de la Comparaison B, certains comportements étaient trop rares pour évaluer les différences individuelles, tandis que d'autres étaient fortement corrélés. Pour simplifier l'interprétation, une **Analyse en Composantes Principales** (ACP) a été réalisée, réduisant les variables corrélées en un nombre limité de composantes non corrélées, tout en conservant l'essentiel de la variance. Cela permet de mieux représenter les comportements tout en maximisant l'information. Les dimensions identifiées par l'ACP reflètent des variations comportementales individuelles, ou des styles de réactions, et pourraient correspondre à des mécanismes neurobiologiques ou génétiques partagés (Koolhaas 2004 ; Bell 2007). Cette analyse a été réalisée à l'aide du logiciel XLSTAT (version 2017.1.1.62936).

### 3. Résultats

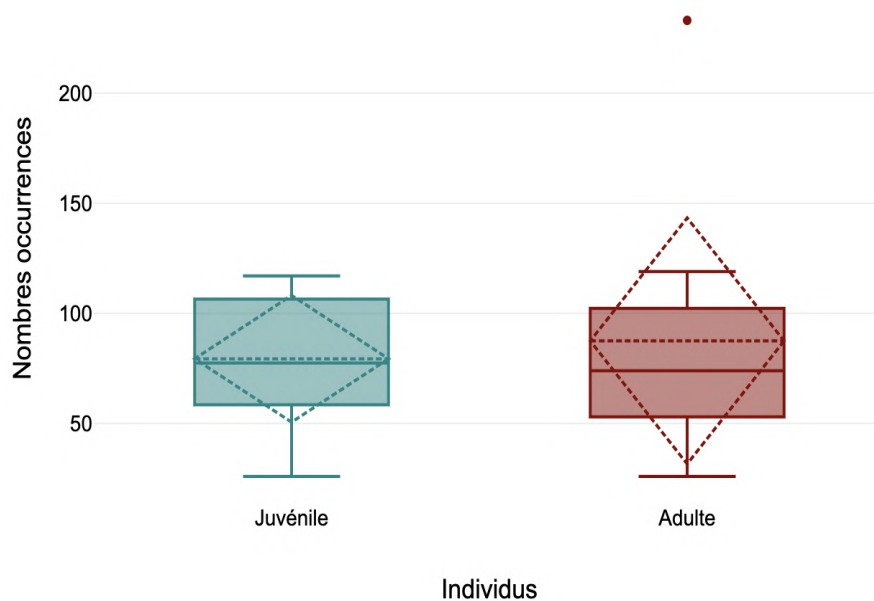
#### A. Comparaison A : juvéniles et adultes pour le test d'approche du nouvel objet

##### a. Comparaisons des valeurs moyennes des comportements observés

- *Nombres d'occurrences totales*

Les moyennes du nombre des occurrences des comportements exprimés entre les adultes et les juvéniles ( $N = 10$ ) n'étaient pas significativement différentes ( $p\text{-value} = 0,88$ ) (Figure 24).

**Figure 24 : Graphique représentant les moyennes du nombre des occurrences des comportements exprimés à l'approche d'un nouvel objet entre les adultes et les juvéniles (réalisé avec Datadab.fr)**

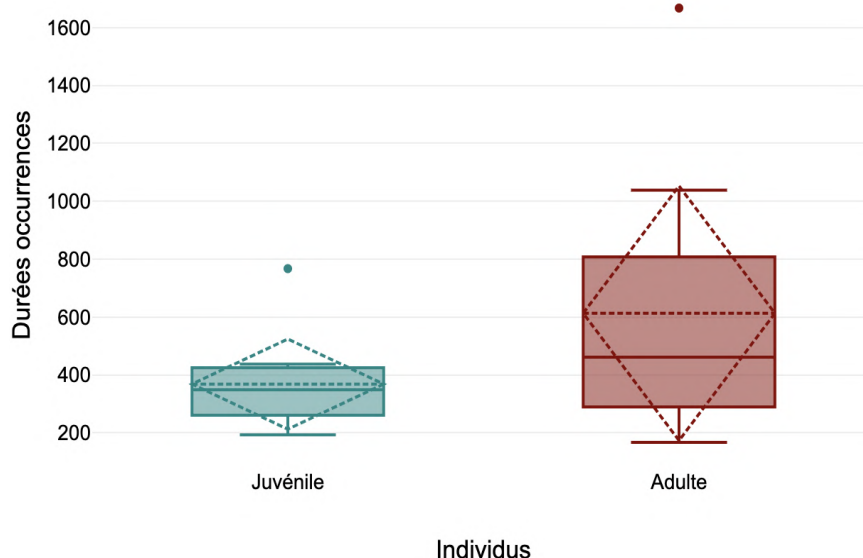


- *Durées totales des comportements*

Les moyennes de durées, en secondes, totales des comportements exprimés entre les adultes et les juvéniles ( $N = 10$ ) n'étaient pas significativement différentes ( $p\text{-value} = 0,17$ ) (Figure 2).



**Figure 25 : Graphique représentant les moyennes des durées des comportements exprimés à l'approche d'un nouvel objet pour les adultes et les juvéniles (réalisé avec Datadab.fr)**



### **b. Analyses de corrélations**

- *Nombres d'occurrences totales*

Le nombre d'occurrences : « dort » ( $U = 49,5$  ;  $p = 1$ ), « lève la tête » ( $U = 30$  ;  $p = 0,14$ ), « se dresse et reste » ( $U = 45,50$  ;  $p = 0,75$ ), « détourne la tête » ( $U = 47,50$  ;  $p = 0,88$ ), « recule » ( $U = 35,50$  ;  $p = 0,27$ ), « étternue » ( $U = 27,50$  ;  $p = 0,07$ ), « cligne des yeux » ( $U = 40$  ;  $p = 0,47$ ), « renifle/respire fort » ( $U = 47,5$  ;  $p = 0,88$ ), « ouvre la gueule » ( $U = 31,5$  ;  $p = 0,17$ ), « souffle » ( $U = 43$  ;  $p = 0,52$ ), « vocalise » ( $U = 32$  ;  $p = 0,18$ ), « lève la tête côté » ( $U = 35$  ;  $p = 0,07$ ), « baille » ( $U = 40$  ;  $p = 0,17$ ), « se dresse avec mobilisation » ( $U = 39,50$  ;  $p = 0,44$ ), « regarde objet » ( $U = 42$  ;  $p = 0,57$ ), « ferme les yeux » ( $U = 35$  ;  $p = 0,08$ ), « attaque l'objet » ( $U = 39$  ;  $p = 0,40$ ), « attaque congénère » ( $U = 45$  ;  $p = 0,58$ ), « regarde ailleurs » ( $U = 38,5$  ;  $p = 0,40$ ), n'étaient pas significativement différents entre les juvéniles et les adultes.

Le nombre d'occurrences « aucune réaction » ( $U = 19$  ;  $p = 0,01$ ), « avance » ( $U = 22,50$  ;  $p = 0,03$ ), « fuit » ( $U = 13$  ;  $p = 0,002$ ) étaient significativement différents en nombre total d'occurrences de réaction entre les juvéniles et les adultes.

Toutefois, les occurrences « lève la tête côté » ( $U = 35$  ;  $p = 0,07$ ), « fuit » ( $U = 13$  ;  $p = 0,002$ ), « ferme les yeux » ( $U = 35$  ;  $p = 0,08$ ) et « attaque congénère » ( $U = 45$  ;  $p = 0,58$ ) n'ont été exprimées que chez les juvéniles. L'occurrence « baille » ( $U = 40$  ;  $p = 0,17$ ), n'a été exprimée que chez les adultes. Quant à l'occurrence « dort » ( $U = 49,5$  ;  $p = 1$ ), elle n'a été observée ni chez les juvéniles, ni chez les adultes.

Les résultats sont synthétisés dans le tableau 7.



**Tableau 7 : Résultats des comparaisons de médianes des nombres de comportements exprimés entre les adultes et les juvéniles face à l'approche d'un nouvel objet (test de Mann-Whitney)**

Comportements	N = 10	Médiane	25 %	75 %	p-value
Aucune réaction	Juveniles	1,00	0,75	3,00	0,01
	Adulte	6,50	1,75	9,50	
Dort	Juveniles	0,00	0,00	0,00	1
	Adulte	0,00	0,00	0,00	
Lève la tête	Juveniles	5,00	3,00	7,50	0,14
	Adulte	8,00	4,75	11,3	
Se dresse et reste	Juveniles	1,00	0,00	3,25	0,753
	Adulte	1,00	0,00	2,50	
Détourne la tête	Juveniles	6,00	1,00	11,00	0,88
	Adulte	4,50	2,00	9,00	
Avance	Juveniles	3,00	0,75	7,75	0,03
	Adulte	0,00	0,00	1	
Recul	Juveniles	1,50	0,00	5,00	0,27
	Adulte	0,50	0,00	2,25	
Fuit	Juveniles	3,00	0,75	3,25	0,002
	Adulte	0,00	0,00	0,00	
Éternue	Juveniles	0,00	0,00	0,50	0,07
	Adulte	0,00	0,00	2,75	
Cligne des yeux	Juveniles	3,50	0,00	15,25	0,47
	Adulte	1,00	0,75	6,50	
Renifle/respire fort	Juveniles	6,00	4,00	10,75	0,88
	Adulte	7,50	1,00	9,25	
Ouvre la gueule	Juveniles	6,00	2,75	7,25	0,17
	Adulte	8,00	4,50	20,00	
Souffle	Juveniles	0,00	0,00	1,75	0,52
	Adulte	0,00	0,00	0,25	
Vocalise	Juveniles	2,00	0,00	6,00	0,18
	Adulte	4,00	1,75	13,50	
Lève la tête de côté	Juveniles	0,00	0,00	1,00	0,07
	Adulte	0,00	0,00	0,00	
Baille	Juveniles	0,00	0,00	0,00	0,17
	Adulte	0,00	0,00	0,25	
Se dresse avec mobilisation	Juveniles	3,50	0,75	5,50	0,44
	Adulte	2,00	0,00	5,00	
Regarde objet	Juveniles	15,00	8,00	17,25	0,57
	Adulte	10,00	8,50	17,25	
Ferme les yeux	Juveniles	0,00	0,00	1,25	0,08
	Adulte	0,00	0,00	0,00	
Attaque l'objet	Juveniles	0,50	0,00	1,25	0,40
	Adulte	1,50	0,00	6,25	
Attaque congénère	Juveniles	0,00	0,00	2,50	0,58
	Adulte	0,00	0,00	0,00	
Regarde ailleurs	Juveniles	6,00	4,00	11,00	0,40
	Adulte	7,00	5,75	12,5	

- *Moyennes des durées des comportements*

Les durées en secondes des comportements : « dort » ( $U = 49,5$  ;  $p = 1$ ), « lève la tête » ( $U = 35$  ;  $p = 0,27$ ); « se dresse et reste » ( $U = 48,50$  ;  $p = 0,94$ ), « recule » ( $U = 37,50$  ;  $p = 0,35$ ), « vocalise » ( $U = 28,5$  ;  $p = 0,11$ ), « se dresse avec mobilisation » ( $U = 67$  ;  $p = 0,21$ ), « regarde objet » ( $U = 32$  ;  $p = 0,19$ ), n'étaient pas significativement différents entre les juvéniles et les adultes.

En revanche, les durées de « aucune réaction » ( $U = 19$  ;  $p = 0,02$ ), « avance » ( $U = 21$  ;  $p = 0,03$ ), « ouvre la gueule » ( $U = 23$  ;  $p = 0,045$ ), étaient significativement différentes entre les juvéniles et les adultes.

Le comportement « dort » ( $U = 49,5$  ;  $p = 1$ ), n'a été exprimé ni chez les juvéniles, ni chez les adultes.

Les résultats sont synthétisés dans le tableau 8.

**Tableau 8 : Résultats des comparaisons des médianes des durées des comportements entre les adultes et les juvéniles face à l'approche d'un nouvel objet (test de Mann-Whitney)**

Comportement		Médiane	25 %	75 %	<i>p-value</i>
Aucune réaction	Juveniles	11,04	2,72	23,06	0,02
	Adulte	57,85	33,51	114,76	
Dort	Juveniles	0,00	0,00	0,00	1
	Adulte	0,00	0,00	0,00	
Lève la tête	Juveniles	58,10	27,04	77,07	0,27
	Adulte	75,06	32,23	148,73	
Se dresse et reste	Juveniles	3,36	0,00	17,23	0,94
	Adulte	2,66	0,00	39,85	
Ouvre la gueule	Juveniles	18,83	3,99	79,44	0,045
	Adulte	84,98	27,83	143,83	
Avance	Juveniles	11,44	2,21	44,27	0,03
	Adulte	0,00	0,00	7,141	
Recule	Juveniles	3,30	0,00	14,87	0,35
	Adulte	0,74	0,00	6,20	
Vocalise	Juveniles	3,80	0,00	19,23	0,11
	Adulte	14,40	5,30	32,67	
Se dresse avec mobilisation	Juveniles	13,00	4,29	21,61	0,21
	Adulte	5,79	0,00	15,88	
Regarde objet	Juveniles	116,51	49,78	190,76	0,19
	Adulte	138,96	83,32	357,10	

Ces résultats indiquent que les juvéniles réagissent différemment des adultes. Ils se déplacent et fuient, tandis que les adultes ont tendance à manifester davantage le comportement « ouvre la gueule » en réponse à l'approche du nouvel objet.

## B. Comparaison B : tests d'approches de l'humain et du nouvel objet chez les adultes

### a. Comparaisons des moyennes des comportements des femelles adultes en fonction des deux types de tests

- *Moyennes des occurrences des comportements*

Les moyennes des occurrences des comportements chez les femelles éléphants de mer ( $N = 31$ ), entre les tests d'approche de l'humain et du nouvel objet n'étaient pas significativement différentes ( $p$ -value = 0,305) (Tableau 9).

**Tableau 9 : Résultats de la comparabilité des durées des comportements exprimés entre l'approche d'un humain et d'un nouvel objet**

Type de test	N	Moyenne	Écart-type	Erreur type de la moyenne
Humain	31	18,258	10,188	1,830
Nouvel objet	31	16,677	9,038	1,623
Difference	31	1,581	8,429	1,514

- *Moyennes des durées des comportements*

Les moyennes des durées des comportements exprimés chez les femelles éléphants de mer ( $N = 31$ ), entre les tests d'approche de l'humain et du nouvel objet n'étaient pas significativement différentes ( $W = 164$  ;  $p$ -value = 0,110) (Tableau 10).

**Tableau 10 : Résultats de la comparaison des moyennes des comportements exprimés entre l'approche d'un humain et d'un nouvel objet (test de Wilcoxon Signed Rank)**

Type de test	N	Médiane	25 %	75 %
Humain	31	123,736	81,075	157,820
Nouvel objet	31	136,552	93,398	190,253

### b. Résultats des corrélations

- *Corrélations entre les comportements exprimés dans le test d'approche de l'humain*

Nous avons testé la corrélation de l'ensemble des variables. Les comportements non exprimés (« lève la tête côté », « ferme les yeux », « attaque humain » et « attaque congénère »), et ceux identiques aux durées (en "state event") ont été exclus, afin d'éviter les doublons. Les corrélations significatives sont présentées dans le tableau 11.

**Tableau 11 : Résultats des corrélations des comportements dans le test de l'approche de l'humain**

HUMAIN			
Force de la corrélation	Comportements	r	p-value
Corrélation très élevée	Avance & Fuit	0,957	3,904E-17
	Dort & Regarde humain	-0,700	0,00001
Corrélation élevée	Avance & Se dresse avec mobilisation	0,659	0,00006
	Eternue & Renifle/respire fort	0,633	0,0001
	Détourne la tête & Se dresse avec mobilisation	0,616	0,0002
	Fuit & Se dresse avec mobilisation	0,584	0,0005
	Lève la tête & Se dresse et reste	0,571	0,0008
	Détourne la tête & Avance	0,556	0,001
	Clignement des yeux & Regarde humain	0,537	0,002
	Lève la tête & Ouvre la gueule	0,529	0,002
	Détourne la tête & Recule	0,519	0,003
	Se dresse et reste & Ouvre la gueule	0,513	0,003
	Ouvre la gueule & Vocalise	0,505	0,004
	Regarde ailleurs & Dort	-0,523	0,003
	Dort & Ouvre la gueule	-0,539	0,002
	Corrélation moyenne	Souffle & Se dresse et reste	0,496
Fuit & Lève la tête		0,489	0,005
Ouvre la gueule & Regarde humain		0,449	0,01
Renifle/respire fort & Se dresse et reste		0,436	0,01
Souffle & Regarde ailleurs		0,428	0,02
Lève la tête & Avance		0,422	0,02
Regarde ailleurs & Ouvre la gueule		0,410	0,02
Regarde ailleurs & Regarde humain		0,402	0,02
Lève la tête & Vocalise		0,401	0,03
Renifle/respire fort & Regarde ailleurs		0,392	0,0293
Lève la tête & Se dresse avec mobilisation		0,384	0,03
Recule & Se dresse avec mobilisation		0,382	0,03
Renifle/respire fort & Lève la tête		0,375	0,04
Détourne la tête & Fuit		0,374	0,04
Ouvre la gueule & Se dresse avec mobilisation		0,356	0,0492
Éternue & Souffle		0,356	0,0493
Détourne la tête & Dort		-0,337	0,06
Dort & Lève la tête		-0,376	0,04
Dort & Se dresse avec mobilisation		-0,410	0,02

Les comportements « aucune réaction », « baille » et « se gratte » n'ont présenté aucune corrélation avec d'autres comportements ( $p > 0,05$ ). Dans le cadre du test d'approche de l'humain, les corrélations les plus élevées sont « avance » & « fuit » et « dort » & « regarde l'humain ».

- *Corrélations entre les comportements exprimés dans le test d'approche du nouvel objet*

Nous avons à nouveau testé la corrélation entre l'ensemble des variables. Les comportements non exprimés (« se gratte », « lève la tête côté » et « ferme les yeux ») et ceux identiques aux durées (en « *state event* ») ont été exclus, afin d'éviter les doublons. Les résultats de ces corrélations significatives sont synthétisés dans le tableau 12.

**Tableau 12 : Résultats des corrélations des comportements dans le test de l'approche du nouvel objet**

NOUVEL OBJET			
Force de la corrélation	Comportements	r	p-value
<b>Corrélation très élevée</b>	Avance & Fuit	0,97	1,63E-19
	Lève la tête & Ouvre la gueule	0,78	0,0000000205
<b>Corrélation élevée</b>	Aucune réaction & Cligne des yeux	0,636	0,000120
	Aucune réaction & Regarde l'objet	0,608	0,0003
	Clignement des yeux & Baille	0,596	0,004
	Se dresse et reste & Détourne la tête	0,585	0,0005
	Regarde l'objet & Renifle/respire fort	0,560	0,001
	Ouvre la gueule & Vocalise	0,55	0,001
	Regarde l'objet & cligne des yeux	0,549	0,001
	Lève la tête & Vocalise	0,525	0,002
	Dort & Regarde l'objet	-0,600	0,0004
<b>Corrélation moyenne</b>	Ouvre la gueule & Regarde ailleurs	0,487	0,005
	Éternue & Attaque congénère	0,48	0,006
	Reculé & Se dresse avec mobilisation	0,47	0,008
	Lève la tête & Se dresse et reste	0,42	0,02
	Aucune réaction & Baille	0,418	0,0192
	Ouvre la gueule & Regarde l'objet	0,392	0,0293
	Lève la tête & Regarde ailleurs	0,375	0,04
	Regarde l'objet & Baille	0,374	0,04
	Se dresse et restte & Renifle/respire fort	0,367	0,04
	Attaque objet & Attaque congénère	0,39	0,03
	Avance & Regarde l'objet	-0,365	0,04
	Dort & Regarde ailleurs	-0,4	0,03
	Dort & Ouvre la gueule	-0,42	0,018

Dans le cadre du test d'approche du nouvel objet, les corrélations les plus élevées sont « avance » & « fuit » et « lève la tête » & « ouvre la gueule ».

En comparant les résultats des corrélations dans les deux types de tests d'approche, on constate que les corrélations élevées entre « avance » & « fuit » sont présentes au sein des deux tests d'approche. De plus, le test d'approche de l'humain révèle une forte corrélation entre les comportements « dort » & « regarde l'humain », tandis que le test d'approche d'un nouvel objet montre une corrélation élevée entre les comportements « lève la tête » & « ouvre la gueule ».



### c. Résultats des Analyses en Composantes Principales (ACP)

- L'ACP pour le test d'approche d'un humain

Un total de 19 variables ont été sélectionnées (« Détourne la tête, Fuit, Éternue, Clignement des yeux, Renifle/respire fort, Souffle, Baille, Attaque congénère, Regarde ailleurs, Aucune réaction, Dort, Lève la tête, Se dresse et reste, Avance, Recule, Ouvre la gueule, Vocalise, Se dresse avec mobilisation, Regarde l'humain »), éliminant les variables redondantes en termes d'occurrence et de durée. Nous avons sélectionné pour celles-ci les durées, qui étaient corrélées aux nombres d'occurrences (cf. résultats précédents), et que nous avons estimé comme étant plus précises. Le comportement « attaque l'objet » n'étant pas présent dans ce cas. Ces 19 facteurs expliquent 100% de la variance, les trois premiers en expliquant 50,6%. Nous avons retenu les trois premiers facteurs. Nous présentons cependant ici (Tableau 13) les quatre premiers facteurs, au vu des résultats des contributions des variables sur le quatrième facteur.

**Tableau 13 : Résultats des variances des facteurs, dans le test humain**

	HUMAIN			
	1 F	2 F	3 F	4 F
<b>Eigenvalue</b>	4,472	3,139	2,001	1,672
<b>Variability (%)</b>	23,539	16,523	10,533	8,799
<b>Cumulative %</b>	23,539	40,063	50,596	59,395

Le tableau ci-dessous (Tableau 14) représente la contribution des variables pour chaque facteur. Nous avons sélectionné les variables ayant une contribution supérieure à 0.5 ou inférieure à -0.5 afin de définir l'étiquette des trois facteurs retenus. Ces variables sont représentées en gras.



**Tableau 14 : Résultats des contributions des variables pour chaque facteur, dans le test humain**

HUMAIN			
Comportements	1 F	2 F	3 F
Détourne la tête	0,496	<b>-0,528</b>	-0,045
Fuit	<b>0,620</b>	-0,487	0,075
Se gratte	-0,194	0,085	-0,218
Eternue	0,121	0,344	<b>0,595</b>
Clignement des yeux	-0,095	0,468	-0,391
Renifle/respire fort	0,455	0,472	0,415
Souffle	0,133	<b>0,583</b>	0,307
Baille	0,227	-0,126	-0,301
Regarde ailleurs	<b>0,534</b>	0,444	-0,051
Aucune réaction	-0,359	0,216	-0,351
Dort	<b>-0,663</b>	-0,342	0,431
Lève la tête	<b>0,705</b>	-0,061	0,016
Se dresse et reste	<b>0,629</b>	0,250	<b>0,537</b>
Avance	<b>0,630</b>	<b>-0,570</b>	0,064
Recule	0,179	-0,426	-0,346
Ouvre la gueule	<b>0,688</b>	0,306	-0,159
Vocalise	0,412	0,298	-0,228
Se dresse avec mobilisation	<b>0,737</b>	-0,432	-0,104
Regarde l'humain	0,379	<b>0,632</b>	<b>-0,521</b>

Concernant le facteur 1, les variables d'intérêt sont donc : « fuit, regarde ailleurs, lève la tête, se dresse et reste, avance, ouvre la gueule, se dresse avec mobilisation », le comportement « dort » contribuant négativement à ce facteur. Nous pouvons ainsi interpréter ce facteur comme une réaction proactive, des individus étant vigilants et se déplaçant (soit en reculant, potentiellement en lien avec une réaction de peur, soit en avançant et ouvrant la gueule, potentiellement en lien avec une réaction agressive).

Concernant le facteur 2, les variables d'intérêt sont : « souffle, regarde l'humain », « détourne la tête et avance » contribuant négativement à ce facteur. Nous pouvons ainsi interpréter ce facteur comme une tolérance à l'approche de l'humain, une curiosité. Nous avons choisi de nommer ce facteur « familier de l'humain ».

Concernant le facteur 3, les variables d'intérêt sont : « éternue, se dresse et reste », le comportement « regarde l'humain » contribuant négativement à ce facteur. Nous pouvons ainsi interpréter ce facteur comme une absence de réaction, un style réactif, inhibé (au sens de Koolhaas *et al.* 2010).

Concernant le facteur 4, deux variables en particulier y contribuent, « vocalise et lève la tête ». Nous avons retenu ce quatrième facteur, étant donné la présence du comportement de vocalise sur cet axe.

Quatre styles de réaction peuvent ainsi être présentés (Tableau 15).

**Tableau 15 : Résultats des styles de réaction dans le test humain**

HUMAIN				
	Actif	Familier de l'humain	Inhibé / timide	Vocalise
Détourne la tête	0,496	<b>-0,528</b>	-0,045	-0,432
Fuit	<b>0,620</b>	-0,487	0,075	0,013
Se gratte	-0,194	0,085	-0,218	0,165
Éternue	0,121	0,344	<b>0,595</b>	-0,410
Clignement des yeux	-0,095	0,468	-0,391	-0,131
Renifle/respire fort	0,455	0,472	0,415	-0,006
Souffle	0,133	<b>0,583</b>	0,307	-0,408
Baille	0,227	-0,126	-0,301	0,052
Regarde ailleurs	<b>0,534</b>	0,444	-0,051	-0,225
Aucune réaction	-0,359	0,216	-0,351	-0,248
Dort	<b>-0,663</b>	-0,342	0,431	0,231
Lève la tête	<b>0,705</b>	-0,061	0,016	<b>0,514</b>
Se dresse et reste	<b>0,629</b>	0,250	<b>0,537</b>	0,111
Avance	<b>0,630</b>	<b>-0,570</b>	0,064	-0,091
Recule	0,179	-0,426	-0,346	-0,444
Ouvre la gueule	<b>0,688</b>	0,306	-0,159	0,229
Vocalise	0,412	0,298	-0,228	<b>0,587</b>
Se dresse avec mobilisation	<b>0,737</b>	-0,432	-0,104	-0,169
Regarde l'humain	0,379	<b>0,632</b>	<b>-0,521</b>	-0,173

- *L'ACP pour le test d'approche d'un nouvel objet*

Un total de 20 variables ont été sélectionnées, de la même façon que pour le test du nouvel objet. Les variables sélectionnées sont : « Détourne la tête, Fuit, Éternue, Clignement des yeux, Renifle/respire fort, Souffle, Baille, Attaque l'objet, Attaque congénère, Regarde ailleurs, Aucune réaction, Dort, Lève la tête, Se dresse et reste, Avance, Recule, Ouvre la gueule, Vocalise, Se dresse avec mobilisation, Regarde l'objet. Ici, 20 facteurs expliquent 100% de la variance, les trois premiers en expliquant 46,5% (Tableau 16). Nous avons retenu ces trois premiers facteurs.

**Tableau 16 : Résultats des variances des facteurs, dans le test du nouvel objet**

NOUVEL OBJET				
	1 F	2 F	3 F	4 F
Eigenvalue	3,999	3,060	2,237	1,672
Variability (%)	19,997	15,299	11,184	8,799
Cumulative %	19,997	35,296	46,480	59,395

Le tableau ci-dessous (Tableau 17) représente la contribution des variables pour chaque facteur. Nous avons sélectionné les variables ayant une contribution supérieure à 0.5 ou inférieure à -0.5 afin de définir l'étiquette des trois facteurs retenus. Ces variables sont représentées en gras.

**Tableau 17 : Résultats des contributions des variables pour chaque facteur, dans le test du nouvel objet**

NOUVEL OBJET			
	1 F	2 F	3 F
Détourne la tête	0,364	-0,337	0,088
Fuit	-0,475	-0,235	<b>0,572</b>
Eternue	0,232	0,239	-0,120
Clignement des yeux	0,301	<b>0,752</b>	0,200
Renifle/respire fort	<b>0,654</b>	0,198	0,012
Souffle	0,155	0,000	0,187
Baille	0,238	<b>0,567</b>	0,195
Attaque l'objet	-0,047	-0,123	<b>-0,558</b>
Attaque congénère	0,003	-0,060	-0,449
Regarde ailleurs	0,475	-0,215	0,242
Aucune réaction	0,153	<b>0,865</b>	0,240
Dort	<b>-0,588</b>	0,017	-0,331
Lève la tête	<b>0,720</b>	-0,401	-0,060
Se dresse et reste	<b>0,501</b>	-0,486	0,145
Avance	-0,472	-0,279	<b>0,634</b>
Recule	0,090	-0,167	<b>0,512</b>
Ouvre la gueule	<b>0,766</b>	<b>-0,515</b>	0,041
Vocalise	0,457	-0,262	-0,254
Se dresse avec mobilisation	-0,066	-0,210	<b>0,515</b>
Regarde l'objet	<b>0,769</b>	0,461	0,123

Concernant le facteur 1, les variables d'intérêt sont donc : « renifle / respire fort, lève la tête, se dresse et reste, ouvre la gueule, regarde l'objet », le comportement « dort » contribuant négativement à ce facteur. Nous pouvons ainsi interpréter ce facteur comme une réaction « active », les animaux étant « vigilants », « curieux ».

Concernant le facteur 2, les variables d'intérêt sont donc : « clignement des yeux, baille, aucune réaction », « ouvre la gueule » contribuant négativement à ce facteur. Nous pouvons ainsi interpréter ce facteur comme une absence de réaction, un style réactif, inhibé (au sens de Koolhaas et al. 2010).

Enfin, Concernant le facteur 3, les variables d'intérêt sont : « fuit ; recule, avance, se dresse avec mobilisation », le comportement « attaque objet » contribuant négativement à ce facteur. Nous pouvons ainsi interpréter ce facteur comme une réaction proactive, des individus se déplaçant (soit en reculant, soit en avançant mais sans réaction agressive). Les individus reculant ou avançant, on peut supposer que des motivations différentes (peur, témérité) soit à l'origine de ces déplacements.

Les trois styles de réaction peuvent ainsi être présentés (Tableau 18).

**Tableau 18 : Résultats des styles de réaction dans le test du nouvel objet**

NOUVEL OBJET			
	Vigilance / curiosité	Inhibé / timide	Actif
Détourne la tête	0,364	-0,337	0,088
Fuit	-0,475	-0,235	<b>0,572</b>
Eternue	0,232	0,239	-0,120
Clignement des yeux	0,301	<b>0,752</b>	0,200
Renifle/respire fort	<b>0,654</b>	0,198	0,012
Souffle	0,155	0,000	0,187
Baille	0,238	<b>0,567</b>	0,195
Attaque l'objet	-0,047	-0,123	<b>-0,558</b>
Attaque congénère	0,003	-0,060	-0,449
Regarde ailleurs	0,475	-0,215	0,242
Aucune réaction	0,153	<b>0,865</b>	0,240
Dort	<b>-0,588</b>	0,017	-0,331
Lève la tête	<b>0,720</b>	-0,401	-0,060
Se dresse et reste	<b>0,501</b>	-0,486	0,145
Avance	-0,472	-0,279	<b>0,634</b>
Recule	0,090	-0,167	<b>0,512</b>
Ouvre la gueule	<b>0,766</b>	<b>-0,515</b>	0,041
Vocalise	0,457	-0,262	-0,254
Se dresse avec mobilisation	-0,066	-0,210	<b>0,515</b>
Regarde l'objet	<b>0,769</b>	0,461	0,123

## 4. Discussion

### A. Analyse des résultats de la comparaison des comportements exprimés par les juvéniles et les adultes

Les observations réalisées lors du test d'approche du nouvel objet montrent que les éléphants de mer du Sud adultes sont plus statiques, tandis que les juvéniles présentent un comportement plus dynamique, se reflétant par les avancées et la fuite. Cela pourrait être lié à plusieurs facteurs, comme la masse corporelle, le stade physiologique ou les capacités motrices. En effet, les juvéniles, ayant une masse corporelle plus faible que les adultes, pourraient ainsi être plus aptes à fuir rapidement. En revanche, les adultes qui ont plus tendance à "ouvrir la gueule" pourraient privilégier l'affrontement.

De plus, les juvéniles, en cours de développement, n'ont pas encore de sites définis pour la reproduction ou la mue, contrairement aux adultes qui ont déjà colonisé ces lieux. Ce comportement exploratoire pourrait aussi s'expliquer par la plasticité comportementale, concept que Koolhaas (2004) décrit comme la capacité des individus à ajuster leur comportement en fonction des stimuli environnementaux. Selon Bell *et al.* (2007), cette flexibilité comportementale est souvent corrélée à des mécanismes neurobiologiques ou génétiques. En effet, les juvéniles, encore en phase d'apprentissage, pourraient manifester une plus grande plasticité que les adultes, ces derniers étant généralement moins flexibles et plus impulsifs dans leurs réactions, comme le soulignent également Dalley *et al.* (2004) dans le cadre des comportements proactifs, ou "rapide" tel que décrit par Réale *et al.* (2010). On pourrait ainsi supposer que les juvéniles observés sont encore en phase d'exploration, tandis que les adultes réagissent en ouvrant la gueule, un comportement qui pourrait traduire une réactivité accrue, potentiellement liée au stress ou à un trait d'agressivité. Par ailleurs, on peut aussi se demander s'il y a un lien entre ces réactions et la physiologie. Comme nous l'avons vu, Dochtermann *et al.* (2015) montrent que la personnalité animale peut être influencée par des facteurs génétiques, ce qui impacte leur réactivité aux stimuli environnementaux. Si l'interaction entre gènes et environnement (Charmantier et Garant, 2005 ; Dingemanse *et al.*, 2009, 2013) joue également un rôle important dans le développement des traits physiques et comportementaux, cela pourrait expliquer pourquoi les adultes, habitués à la présence humaine sur les sites de Kerguelen, fuient moins que les juvéniles, encore en phase d'exploration et d'apprentissage.

Enfin, il est possible que les adultes deviennent plus stressés, méfiants, voire agressifs après une première capture pour la pose d'une balise. Il serait intéressant d'analyser comment ces réactions varient en fonction du stade de capture ou de recapture de l'individu. Toutes ces données vidéos ont été regroupées dans un tableau récapitulatif disponible en Annexe 1.

## B. Analyse des résultats de la comparaison des comportements exprimés chez les adultes entre l'approche d'un humain et d'un nouvel objet

L'analyse de ces deux tests d'approche a révélé des variations dans le comportement des femelles éléphants de mer du Sud. En effet, lorsqu'elles étaient confrontées à l'humain, elles faisaient preuve de familiarité et exprimaient davantage de vocalisations, tandis qu'elles devenaient plus curieuses face à un nouvel objet. Dans les deux situations, on observe alternativement de la timidité ou de l'activité. Aussi, il a été observé que les comportements « avance » et « fuit » étaient fortement corrélés dans les deux tests d'approche. Sur les 31 individus de l'échantillon, trente femelles adultes n'avaient pas encore été capturées pour la pose d'une balise de suivi, et seule une femelle a été recapturée et re-testée. Ces comportements, semblables à ceux observés chez les juvéniles dans la "Comparaison A", suggèrent que la plasticité contextuelle pourrait jouer un rôle. En effet, les juvéniles pourraient avoir été influencés par le développement neural dès leur jeune âge, adaptant leur comportement en fonction des situations, comme l'indiquent Stamps et Groothuis (2010). Villain (2017) précise que cette plasticité peut être innée, génétiquement déterminée ou acquise par l'apprentissage. Ainsi, les comportements similaires observés pourraient refléter soit une plasticité comportementale acquise, soit une adaptation contextuelle influencée par les expériences antérieures des individus.

En examinant le comportement « fuit », cela soulève des questions sur le rôle des hormones comme nous en avons précédemment discuté, et notamment ici avec celles liées au système nerveux sympathique. La différenciation comportementale est souvent associée à des variations dans les réponses nerveuses et endocriniennes. Des études sur l'axe hypothalamo-hypophyso-surrénalien (HPA), l'axe hypothalamo-hypophyso-gonadique (HPG) et l'équilibre entre les systèmes nerveux sympathique et parasympathique montrent que ces différences neuroendocriniennes sont généralement une conséquence des variations comportementales, sauf pour l'axe HPG (Koolhaas *et al.*, 2010). Par exemple, dans ces études, des variations dans la réponse à la corticostérone ont montré une corrélation positive au comportement agressif, suggérant que la réactivité de l'axe HPA est plus une réponse aux défis environnementaux qu'une caractéristique stable. En effet, dans les deux types d'approches, une corrélation élevée a été observée entre les comportements « ouvre la gueule » et « vocalise », comportements que nous avons classés dans l'agressivité. De plus, avec l'approche du nouvel objet, une corrélation moyenne a été relevée entre « attaque l'objet » et « attaque congénère ». Cette tendance peut s'expliquer par une adaptation proactive, liée à une réactivité sympathique accrue, reflétant les besoins métaboliques et cardiovasculaires liés à l'activité physique (Koolhaas *et al.*, 2010). Il est probable que certaines femelles, comme les juvéniles, adoptent des comportements actifs tels que la fuite, tout en exprimant parfois de l'appréhension en restant sur place face à une situation nouvelle. Enfin, il serait intéressant de comparer leur histoire de vie à leurs réactions pour tenter d'identifier un schéma comportemental de type "rapide" ou "lent".

En regardant la globalité des résultats des corrélations élevées, on peut remarquer trois types de réactions distinctes : soit l'éléphant de mer **réagit peu** (« aucune réaction » & « regarde l'objet », « aucune réaction » & « cligne des yeux », « cligne des yeux » & « baille », « cligne des yeux » & « regarde l'humain »), soit il a un comportement plus **statique** (« éternue » & « renifle/respire fort », « lève la tête » & « se dresse et reste », « lève la tête » & « ouvre la gueule », « se dresse et reste » & « ouvre la gueule », « ouvre la gueule » & « vocalise », « se dresse et reste » & « détourne la tête »).



», « regarde l'objet » & « respire fort », « lève la tête » & « vocalise »), soit il est plus **moteur** (« avance » & « se dresse avec mobilisation », « détourne la tête » & « se dresse avec mobilisation », « détourne la tête » & « avance », « détourne la tête » & « recule »), ce qui nous laisse penser la possibilité d'une variation inter-individuelle dans le comportement.

Enfin, l'analyse en composantes principales (ACP) appliquée aux tests d'approche d'humain et du nouvel objet, nous montre que différents styles d'adaptation comportementale chez les éléphants de mer du Sud émergent, conformément aux travaux de Koolhaas *et al.* (2004). Dans le test d'approche humaine, le facteur 1 reflète une réaction proactive, caractérisée par une vigilance et des déplacements, associés à des réponses de peur (recul) ou d'agressivité (avance et ouverture de la gueule). Le facteur 2 représente une tolérance et curiosité face à l'humain, que nous avons appelé « familier de l'humain ». Le facteur 3 traduit un style réactif, inhibé, indiquant une absence de réaction. Enfin, le facteur 4 révèle la présence de vocalisations. Dans le test d'approche d'un nouvel objet, le facteur 1 reflète une réaction active, avec vigilance et curiosité, tandis que le facteur 2 traduit un style réactif inhibé, marqué par l'absence de réaction. Le facteur 3 met en avant une réaction proactive, caractérisée par des déplacements (recul ou avance) sans agressivité, suggérant que différentes motivations, comme la peur ou la témérité, influencent ces mouvements.

## **C. Biais et limites**

### **a. Variabilité et réalisation des tests**

L'analyse des vidéos a révélé une hétérogénéité dans la méthode d'approche de l'objet ou de l'humain. Les individus ont été approchés à des angles et distances variables. La caméra placée sur le stick n'était pas toujours fixe : lors d'une fuite, certains individus étaient poursuivis, ce qui a potentiellement influencé leurs réactions comportementales (par exemple, une augmentation de l'agressivité alors qu'une simple fuite n'aurait pas donné lieu à un comportement supplémentaire). De plus, les intervalles de temps entre les tests de répétabilité varient entre les individus, ce qui pourrait entraîner des différences comportementales liées à la proximité temporelle entre une capture et une recapture.

Aussi, les vidéos ont montré que certains individus étaient testés seuls, tandis que d'autres étaient en groupe en raison de la période de mue. Cette variation de contexte introduit un biais de contexte, car les comportements des individus peuvent différer en fonction de leur situation sociale (seul ou en groupe). De plus, les individus en groupe pouvaient interagir entre eux, ce qui engendre un biais d'interaction sociale, rendant difficile la distinction entre les comportements intrinsèques des individus et ceux qui résultent du trait de sociabilité, non évalué dans le cadre de cette thèse.

### **b. Biais d'analyse des vidéos**

Dans cette thèse, l'analyse des comportements des éléphants de mer du Sud à l'aide du logiciel BORIS et de l'éthogramme que j'ai développé présente un biais de classement différentiel, car je suis la seule à avoir analysé et codé les vidéos. Pour réduire ce biais, il serait utile d'inclure plusieurs

évaluateurs indépendants utilisant le même éthogramme afin de comparer les codages et d'améliorer la fiabilité des données par l'accord inter-observateur. De plus, les vidéos ont été codées une seule fois, ce qui compromet la répétabilité des mesures. Pour renforcer la répétabilité, il serait nécessaire de procéder à des codages répétés des mêmes vidéos dans des conditions identiques et à des moments différents.

#### ***c. Biais de classements***

Cette étude sur le comportement des éléphants de mer du Sud se limite aux individus observés à terre sur l'archipel de Kerguelen pendant la période de mue, dans des zones boueuses, herbeuses ou proches de la plage. Étant donné que ces animaux passent environ 90 % de leur temps en mer et fréquentent également des zones circumpolaires en Antarctique, souvent peu exposées à la présence humaine, cette méthodologie exclut une partie significative de la population. L'échantillon n'est pas représentatif de l'ensemble de l'espèce, ce qui peut conduire à une sous-estimation des comportements marins et limiter la généralisation des résultats obtenus.

#### ***d. Fidélité des tests***

La fidélité des données pourrait être compromise par le fait qu'un seul observateur a réalisé l'analyse et le codage des vidéos. Cette situation peut introduire un biais potentiel, car la fidélité dépend de la constance et de la cohérence de l'observateur unique. De plus, le fait d'avoir effectué les observations et le codage une seule fois pour chaque vidéo limite la précision et la stabilité des mesures, réduisant ainsi la fidélité globale.

# Conclusion

---

Les résultats des tests d'approches ont permis d'identifier des variations dans les comportements des éléphants de mer Austraux. Trois grandes catégories de réactions – faible réactivité, comportement statique, et comportement moteur – permettant de suggérer cette variabilité interindividuelle dans les stratégies comportementales, avec la possibilité que certains individus soient plus "réactifs" ou "proactifs" que d'autres. Ces résultats ouvrent des perspectives intéressantes pour mieux comprendre la manière dont les traits de personnalité, tels que l'audace, l'exploration ou l'activité, peuvent se manifester de manière différenciée au sein d'une population animale, et comment ces traits pourraient interagir avec les pressions environnementales, notamment en période de mue.

Toutefois, cette étude souligne la nécessité d'ajuster les méthodologies afin d'améliorer la rigueur et la fiabilité des recherches futures sur la personnalité des éléphants de mer austraux. Les biais identifiés, soulignent la nécessité de révisions méthodologiques pour obtenir des résultats plus fiables.

Enfin, cette thèse ouvre la voie à des recherches futures en soulignant l'importance d'adopter une approche plus holistique qui relie les comportements observés aux paramètres physiologiques des individus, tels que le métabolisme, les réponses hormonales et l'immunité. Il serait intéressant d'explorer comment les stratégies individuelles influencent des aspects clés comme le succès de chasse, la vitesse de mue, et la condition énergétique des éléphants de mer. De plus, les éléphants de mer du Sud présentent un dimorphisme sexuel marqué, il serait intéressant d'examiner les différences dans les stratégies physiologiques et comportementales entre mâles et femelles, afin de mieux comprendre comment ces variations influencent les performances et le *fitness* des individus.



# Liste des références bibliographiques

---

- ADRIAENSSENS, B., JOHANSSON, J.I. (2009) Personality and life-history productivity: consistent or variable association? *Trends in Ecology & Evolution* vol. 24, n° 4, p. 179-180. [<https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.12.003>]
- ALATALO, R.V., ERIKSSON, D., GUSTAFSSON, L., *et al.* (1987) Exploitation Competition Influences the Use of Foraging Sites by Tits: Experimental Evidence. *Ecology* vol. 68, n° 2, p. 284-290. [<https://doi.org/10.2307/1939259>]
- ANCEL, A., VISSER, H., HANDRICH, Y., *et al.* (1997) Energy saving in huddling penguins. *Nature* vol. 385, n° 6614, p. 304-305. [<https://doi.org/10.1038/385304a0>]
- ARAYA-AJOY, Y.G., BOLSTAD, G.H., BROMMER, J., *et al.* (2018) Demographic measures of an individual's "pace of life": fecundity rate, lifespan, generation time, or a composite variable? *Behavioral Ecology and Sociobiology* vol. 72, n° 5, p. 75. [<https://doi.org/10.1007/s00265-018-2477-7>]
- ARCE, F., BESTLEY, S., HINDELL, M.A., *et al.* (2019) A quantitative, hierarchical approach for detecting drift dives and tracking buoyancy changes in southern elephant seals. *Scientific Reports* vol. 9, n° 1, p. 8936. [<https://doi.org/10.1038/s41598-019-44970-1>]
- ARNBOM, T., FEDAK, M.A., BOYD, I.L., *et al.* (1993) Variation in weaning mass of pups in relation to maternal mass, postweaning fast duration, and weaned pup behaviour in southern elephant seals (*Mirounga leonina*) at South Georgia. *Canadian Journal of Zoology* vol. 71, n° 9, p. 1772-1781. [<https://doi.org/10.1139/z93-252>]
- ARROYO, B., MOUGEOT, F., BRETAGNOLLE, V. (2017) Individual variation in behavioural responsiveness to humans leads to differences in breeding success and long-term population phenotypic changes. *Ecology Letters* vol. 20, n° 3, p. 317-325. [<https://doi.org/10.1111/ele.12729>]
- ASHWELL-ERICKSON, S., FAY, F.H., ELSNER, R., *et al.* (1986) Metabolic and hormonal correlates of molting and regeneration of pelage in Alaskan harbor and spotted seals (*Phoca vitulina* and *Phoca largha*). *Canadian Journal of Zoology* vol. 64, n° 5, p. 1086-1094. [<https://doi.org/10.1139/z86-163>]
- AUTHIER, M. (2011) L'écologie en mer des Éléphants de Mer Austraux au travers des isotopes stables du carbone et de l'azote. Thèse de Doctorat Universitaire. Université de Poitiers.
- BAILLEUL, F., CHARRASSIN, J.-B., EZRATY, R., *et al.* (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, Bio-logging Science: Logging and Relaying Physical and Biological Data Using Animal-Attached Tags* vol. 54, n° 3, p. 343-355. [<https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2006.11.005>]
- BAILLEUL, F., COTTÉ, C., GUINET, C. (2010) Mesoscale eddies as foraging area of a deep-diving predator, the southern elephant seal. *Marine Ecology Progress Series* vol. 408, p. 251-264. [<https://doi.org/10.3354/meps08560>]

- BARTHOLOMEW, G.A. (1970) A Model for the Evolution of Pinniped Polygyny. *Evolution* vol. 24, n° 3, p. 546-559. [<https://doi.org/10.2307/2406835>]
- BATESON, P. (2001) Behavioural development and Darwinian evolution. In *Cycles of contingency* (eds, Oyama P., Griffiths P. & Gray R. E.), Cambridge, MA: MIT Press, 27, 470– 486
- BECK, C.A., BOWEN, W.D., IVERSON, S.J. (2000) Seasonal Changes in Buoyancy and Diving Behaviour of Adult Grey Seals. *Journal of Experimental Biology* vol. 203, n° 15, p. 2323-2330. [<https://doi.org/10.1242/jeb.203.15.2323>]
- BEEST, F.M. van, MILNER, J.M. (2013) Behavioural Responses to Thermal Conditions Affect Seasonal Mass Change in a Heat-Sensitive Northern Ungulate. *PLOS ONE* vol. 8, n° 6, p. e65972. [<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0065972>]
- BELL, A.M., HANKISON, S.J., LASKOWSKI, K.L. (2009) The repeatability of behaviour: a meta-analysis. *Animal Behaviour* vol. 77, n° 4, p. 771-783. [<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.12.022>]
- BELL, A.M., SIH, A. (2007) Exposure to predation generates personality in threespined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Ecology Letters* vol. 10, n° 9, p. 828-834. [<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01081.x>]
- BELTRAN, R.S., BURNS, J.M., BREED, G.A. (2018) Convergence of biannual moulting strategies across birds and mammals. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* vol. 285, n° 1878, p. 20180318. [<https://doi.org/10.1098/rspb.2018.0318>]
- BENUS, R.F., HENKELMANN, C. (1998) Litter Composition Influences the Development of Aggression and Behavioural Strategy in Male *Mus domesticus*. *Behaviour* vol. 135, n° 8/9, p. 1229-1249.
- BENUS, R.F., RÖNDIGS, M. (1996) Patterns of maternal effort in mouse lines bidirectionally selected for aggression. *Animal Behaviour* vol. 51, n° 1, p. 67-75. [<https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0006>]
- BERGMÜLLER, R., TABORSKY, M. (2010) Animal personality due to social niche specialisation. *Trends in Ecology & Evolution* vol. 25, n° 9, p. 504-511. [<https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.06.012>]
- BESTER, M.N. (1989) Movements of Southern Elephant Seals and Subantarctic Fur Seals in Relation to Marion Island. *Marine Mammal Science* vol. 5, n° 3, p. 257-265. [<https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.1989.tb00339.x>]
- BIRO, P.A., POST, J.R. (2008) Rapid depletion of genotypes with fast growth and bold personality traits from harvested fish populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* vol. 105, n° 8, p. 2919-2922. [<https://doi.org/10.1073/pnas.0708159105>]
- BIRO, P.A., STAMPS, J.A. (2010) Do consistent individual differences in metabolic rate promote consistent individual differences in behavior? *Trends in Ecology & Evolution* vol. 25, n° 11, p. 653-659. [<https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.08.003>]
- BIRO, P.A., STAMPS, J.A. (2008) Are animal personality traits linked to life-history productivity? *Trends in Ecology & Evolution* vol. 23, n° 7, p. 361-368. [<https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.04.003>]



- BIUW, M., BOEHME, L., GUINET, C., *et al.* (2007) Variations in behavior and condition of a Southern Ocean top predator in relation to in situ oceanographic conditions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* vol. 104, n° 34, p. 13705-13710. [<https://doi.org/10.1073/pnas.0701121104>]
- BIUW, M., MCCONNELL, B., BRADSHAW, C.J.A., *et al.* (2003) Blubber and buoyancy: monitoring the body condition of free-ranging seals using simple dive characteristics. *Journal of Experimental Biology* vol. 206, n° 19, p. 3405-3423. [<https://doi.org/10.1242/jeb.00583>]
- BLOCK, J. (1995) A contrarian view of the five-factor approach to personality description. *Psychological Bulletin* vol. 117, n° 2, p. 187-215. [<https://doi.org/10.1037/0033-2909.117.2.187>]
- BOAKE, C.R.B. (1989) Repeatability: Its role in evolutionary studies of mating behavior. *Evolutionary Ecology* vol. 3, n° 2, p. 173-182. [<https://doi.org/10.1007/BF02270919>]
- BOEUF, B.J.L., COSTA, D.P., HUNTLEY, A.C., *et al.* (1988) Continuous, deep diving in female northern elephant seals, *Mirounga angustirostris*. *Canadian Journal of Zoology* vol. 66, n° 2, p. 446-458. [<https://doi.org/10.1139/z88-064>]
- BOEUF, B.J.L., CROCKER, D.E., BLACKWELL, S.B., *et al.* (1993) Sex differences in diving and foraging behaviour of northern elephant seals. In Boyd, I.L. (Éd.), *Marine Mammals: Advances in Behavioural and Population Biology*. Oxford University Press Oxford, p. 149-178. [<https://doi.org/10.1093/oso/9780198540694.003.0009>]
- BOEUF, B.J.L., LAWS, R.M. (1994) *Elephant Seals: Population Ecology, Behavior, and Physiology*. University of California, Berkeley, Press.
- BOLNICK, D.I., SVANBÄCK, R., FORDYCE, J.A., *et al.* (2003) The Ecology of Individuals: Incidence and Implications of Individual Specialization. *The American Naturalist* vol. 161, n° 1, p. 1-28. [<https://doi.org/10.1086/343878>]
- BOON, A.K., RÉALE, D., BOUTIN, S. (2008) Personality, habitat use, and their consequences for survival in North American red squirrels *Tamiasciurus hudsonicus*. *Oikos* vol. 117, n° 9, p. 1321-1328. [<https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2008.16567.x>]
- BOYD, I., ARNBOM, T., FEDAK, M. (1993) Water Flux, Body Composition, and Metabolic Rate during Molt in Female Southern Elephant Seals (*Mirounga leonina*). *Physiological Zoology* vol. 66, n° 1, p. 43-60. [<https://doi.org/10.1086/physzool.66.1.30158286>]
- BOYD, I., CROXALL, J. (1996) Dive durations in pinnipeds and seabirds. *Canadian Journal of Zoology* vol. 74, n° 9, p. 1696-1705. [<https://doi.org/10.1139/z96-187>]
- BOYD, I.L., ARNBOM, T. (1991) Diving behaviour in relation to water temperature in the southern elephant seal: foraging implications. *Polar Biology* vol. 11, n° 4. [<https://doi.org/10.1007/BF00238460>]
- BRADSHAW, C.J.A., HINDELL, M.A., SUMNER, M.D., *et al.* (2004) Loyalty pays: potential life history consequences of fidelity to marine foraging regions by southern elephant seals. *Animal Behaviour* vol. 68, n° 6, p. 1349-1360. [<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2003.12.013>]
- BRIFFA, M., RUNDLE, S.D., FRYER, A. (2008) Comparing the strength of behavioural plasticity and consistency across situations: animal personalities in the hermit crab *Pagurus bernhardus*.

- Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences vol. 275, n° 1640, p. 1305-1311. [<https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0025>]
- BRIFFA, M., WEISS, A. (2010) Animal personality. *Current Biology* vol. 20, n° 21, p. R912-R914. [<https://doi.org/10.1016/j.cub.2010.09.019>]
- BRYDEN, M.M. (1968) Growth and Function of the Subcutaneous Fat of the Elephant Seal. *Nature* vol. 220, n° 5167, p. 597-599. [<https://doi.org/10.1038/220597a0>]
- BUBAC, C.M., COLTMAN, D.W., DON BOWEN, W., *et al.* (2018) Repeatability and reproductive consequences of boldness in female gray seals. *Behavioral Ecology and Sociobiology* vol. 72, n° 6, p. 100. [<https://doi.org/10.1007/s00265-018-2515-5>]
- BUDAEV, S.V. (2010) Using Principal Components and Factor Analysis in Animal Behaviour Research: Caveats and Guidelines. *Ethology* vol. 116, n° 5, p. 472-480. [<https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2010.01758.x>]
- BURNS, J.G. (2008) The validity of three tests of temperament in guppies (*Poecilia reticulata*). *Journal of Comparative Psychology* vol. 122, n° 4, p. 344-356. [<https://doi.org/10.1037/0735-7036.122.4.344>]
- BUSS, D.M. (1991) Evolutionary Personality Psychology. *Annual Review of Psychology* vol. 42, n° Volume 42, 1991, p. 459-491. [<https://doi.org/10.1146/annurev.ps.42.020191.002331>]
- BUSS, D.M. (1990) Biological foundations of personality: evolution, behavioral genetics, and psychophysiology. vol. 58, n° 1.
- CAMPAGNA, C., FEDAK, M.A., MCCONNELL, B.J. (1999) Post-Breeding Distribution and Diving Behavior of Adult Male Southern Elephant Seals from Patagonia. *Journal of Mammalogy* vol. 80, n° 4, p. 1341-1352. [<https://doi.org/10.2307/1383185>]
- CAMPBELL, D.T., FISKE, D.W. (1959) Convergent and discriminant validation by the multitrait-multimethod matrix. *Psychological bulletin* n° 56, p. 81-105.
- CAPPOZZO, H.L. (2001) New Perspectives on the Behavioural Ecology of Pinnipeds. In Evans, P.G.H., Raga, J.A. (Éd.), *Marine Mammals: Biology and Conservation*. Boston, MA, Springer US, p. 243-263. [[https://doi.org/10.1007/978-1-4615-0529-7\\_6](https://doi.org/10.1007/978-1-4615-0529-7_6)]
- CAREAU, V., GARLAND, T. (2012) Performance, Personality, and Energetics: Correlation, Causation, and Mechanism. *Physiological and Biochemical Zoology* vol. 85, n° 6, p. 543-571. [<https://doi.org/10.1086/666970>]
- CAREAU, V., THOMAS, D., HUMPHRIES, M.M., *et al.* (2008a) Energy metabolism and animal personality. *Oikos* vol. 117, n° 5, p. 641-653. [<https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2008.16513.x>]
- CARERE, C., DRENT, P.J., KOOLHAAS, J.M., *et al.* (2005) Epigenetic Effects on Personality Traits: Early Food Provisioning and Sibling Competition. *Behaviour* vol. 142, n° 9/10, p. 1329-1355.
- CARLINI, A.R., MARQUEZ, M.E.I., DANERI, G.A., *et al.* (1999) Mass changes during their annual cycle in females of southern elephant seals at King George Island. *Polar Biology* vol. 21, n° 4, p. 234-239. [<https://doi.org/10.1007/s0030000050358>]

- CARLINI, A.R., MÁRQUEZ, M.E.I., PANARELLO, H., *et al.* (2004) Lactation costs in southern elephant seals at King George Island, South Shetland Islands. *Polar Biology* vol. 27, n° 5, p. 266-276. [<https://doi.org/10.1007/s00300-003-0584-y>]
- CARO, T. (2007) Behavior and conservation: a bridge too far? *Trends in Ecology & Evolution* vol. 22, n° 8, p. 394-400. [<https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.06.003>]
- CARRICK, R., CSORDAS, S.E., INGHAM, S.E., *et al.* (1962a) Studies on the southern elephant seal, *Mirounga leonina* (L.). III. The annual cycle in relation to age and sex. *CSIRO Wildlife Research* vol. 7, n° 2, p. 119-160. [<https://doi.org/10.1071/cwr9620119>]
- CARRICK, R., CSORDAS, S.E., INGHAM, S.E. (1962b) Studies on the southern elephant seal, *Mirounga leonina* (L.). IV. Breeding and development. *CSIRO Wildlife Research* vol. 7, n° 2, p. 161-197. [<https://doi.org/10.1071/cwr9620161>]
- CARTER, A.J., FEENEY, W.E. (2012) Taking a comparative approach: analysing personality as a multivariate behavioural response across species. *PLOS ONE* vol. 7, n° 7, p. e42440. [<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0042440>]
- CARTER, A.J., FEENEY, W.E., MARSHALL, H.H., *et al.* (2013) Animal personality: what are behavioural ecologists measuring? *Biological Reviews* vol. 88, n° 2, p. 465-475. [<https://doi.org/10.1111/brv.12007>]
- CARTER, A.J., MARSHALL, H.H., HEINSOHN, R., *et al.* (2012) How not to measure boldness: novel object and antipredator responses are not the same in wild baboons. *Animal Behaviour* vol. 84, n° 3, p. 603-609. [<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.06.015>]
- CASPI, A., ROBERTS, B.W., SHINER, R.L. (2005) Personality Development: Stability and Change. *Annual Review of Psychology* vol. 56, n° Volume 56, 2005, p. 453-484. [<https://doi.org/10.1146/annurev.psych.55.090902.141913>]
- CHAIGNE, A., AUTHIER, M., RICHARD, P., *et al.* (2013) Shift in foraging grounds and diet broadening during ontogeny in southern elephant seals from Kerguelen Islands. *Marine Biology* vol. 160, n° 4, p. 977-986. [<https://doi.org/10.1007/s00227-012-2149-5>]
- CHAISE, L. (2014) La thermorégulation sociale des éléphants de mer austraux (*Mirounga leonina*) en phase de mue : aspects comportementaux et physiologique. Thèse de médecine vétérinaire, Ecole Nationale Vétérinaire de Lyon.
- CHAISE, L.L., PATERSON, W., LASKE, T.G., *et al.* (2017) Implantation of subcutaneous heart rate data loggers in southern elephant seals (*Mirounga leonina*). *Polar Biology* vol. 40, n° 11, p. 2307-2312. [<https://doi.org/10.1007/s00300-017-2144-x>]
- CHAISE, L.L., PRINET, I., TOSCANI, C., *et al.* (2018) Local weather and body condition influence habitat use and movements on land of molting female southern elephant seals (*Mirounga leonina*). *Ecology and Evolution* vol. 8, n° 12, p. 6081-6090. [<https://doi.org/10.1002/ece3.4049>]
- CHAPMAN, B.B., WARD, A.J.W., KRAUSE, J. (2008) Schooling and learning: early social environment predicts social learning ability in the guppy, *Poecilia reticulata*. *Animal Behaviour* vol. 76, n° 3, p. 923-929. [<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.03.022>]

- CHARLANNE, L.M., CHAISE, L., SORNETTE, D., *et al.* (2024) Breaking the fast: first report of dives and ingestion events in molting southern elephant seals. *Communications Biology* vol. 7, n° 1, p. 1-12. [<https://doi.org/10.1038/s42003-023-05720-2>]
- CHARMANTIER, A., GARANT, D. (2005) Environmental quality and evolutionary potential: lessons from wild populations. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* vol. 272, n° 1571, p. 1415-1425. [<https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3117>]
- CHARRASSIN, J.-B., HINDELL, M., RINTOUL, S.R., *et al.* (2008) Southern Ocean frontal structure and sea-ice formation rates revealed by elephant seals. *Proceedings of the National Academy of Sciences* vol. 105, n° 33, p. 11634-11639. [<https://doi.org/10.1073/pnas.0800790105>]
- CHEREL, Y., DUCATEZ, S., FONTAINE, C., *et al.* (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* vol. 370, p. 239-247. [<https://doi.org/10.3354/meps07673>]
- CHEVALLAY, M., GUINET, C., GOULET, P., *et al.* (2024) Hunting tactics of southern elephant seals *Mirounga leonina* and anti-predatory behaviours of their prey. *Marine Ecology Progress Series* vol. 736, p. 167-179. [<https://doi.org/10.3354/meps14582>]
- CHIRA, A. (2014) How does parental personality influence offspring quality in animals? *Annals of Forest Research* vol. 57, n° 2, p. 347-362. [<https://doi.org/10.15287/afr.2014.233>]
- CHITTY, D. (1971) The natural selection of self-regulatory behavior in animal populations. In *Natural Regulation of Animal Populations*. London, Routledge.
- CIARDELLI, L.E., WEISS, A., POWELL, D.M., *et al.* (2017) Personality dimensions of the captive California sea lion (*Zalophus californianus*). *Journal of Comparative Psychology* vol. 131, n° 1, p. 50-58. [<https://doi.org/10.1037/com0000054>]
- CLARK, A.B., EHLINGER, T.J. (1987) Pattern and adaptation in individual behavioral differences. In Bateson, P.P.G., Klopfer, P.H. (Éd.), *Perspectives in Ethology: Volume 7 Alternatives*. Boston, MA, Springer US, p. 1-47. [[https://doi.org/10.1007/978-1-4613-1815-6\\_1](https://doi.org/10.1007/978-1-4613-1815-6_1)]
- CONDY, P.R. (1979) Annual cycle of the southern elephant seal *Mirounga leonina* (Linn.) at Marion Island. *African Zoology* vol. 14, n° 2, p. 95-102. [[https://doi.org/10.10520/AJA00445096\\_1208](https://doi.org/10.10520/AJA00445096_1208)]
- CORMACK, A., SLAVICH, E., NEGRETE, J., *et al.* (2023) Extreme dietary specialisation in adult male southern elephant seals: determining variation between individual trophic diets. *Marine Ecology Progress Series* vol. 725, p. 185-199. [<https://doi.org/10.3354/meps14472>]
- COSTA, D.P., BOEUF, B.J.L., HUNTLEY, A.C., *et al.* (1986) The energetics of lactation in the Northern elephant seal, *Mirounga angustirostris*. *Journal of Zoology* vol. 209, n° 1, p. 21-33. [<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1986.tb03563.x>]
- COTE, J., CLOBERT, J. (2006) Social personalities influence natal dispersal in a lizard. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* vol. 274, n° 1608, p. 383-390. [<https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3734>]
- CRAWFORD, M.P. (1938) A behavior rating scale for young chimpanzees. *Journal of Comparative Psychology* vol. 26, n° 1, p. 79-92. [<https://doi.org/10.1037/h0054503>]

- CROCKER, D., LE BOEUF, B., COSTA, D. (1997) Drift diving in female northern elephant seals: Implications for food processing. *Canadian Journal of Zoology* vol. 75, p. 27-39. [<https://doi.org/10.1139/z97-004>]
- CROCKER, D.E., CHAMPAGNE, C.D., FOWLER, M.A., *et al.* (2014) Adiposity and Fat Metabolism in Lactating and Fasting Northern Elephant Seals. *Advances in Nutrition* vol. 5, n° 1, p. 57-64. [<https://doi.org/10.3945/an.113.004663>]
- CRUWYS, E., DAVIS, P. (1995) The effect of local weather conditions on the behaviour of moulting southern elephant seals, *Mirounga leonina* (L). *Polar Record* vol. 31, n° 179, p. 427-430. [<https://doi.org/10.1017/S003224740002742X>]
- DALL, S.R.X., HOUSTON, A.I., MCNAMARA, J.M. (2004) The behavioural ecology of personality: consistent individual differences from an adaptive perspective. *Ecology Letters* vol. 7, n° 8, p. 734-739. [<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00618.x>]
- DALLEY, J.W., CARDINAL, R.N., ROBBINS, T.W. (2004) Prefrontal executive and cognitive functions in rodents: neural and neurochemical substrates. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews, Neurobiology of Cognition in Laboratory Animals: Challenges and Opportunities* vol. 28, n° 7, p. 771-784. [<https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2004.09.006>]
- DAMMHAHN, M., DINGEMANSE, N.J., NIEMELÄ, P.T., *et al.* (2018) Pace-of-life syndromes: a framework for the adaptive integration of behaviour, physiology and life history. *Behavioral Ecology and Sociobiology* vol. 72, n° 3, p. 62, s00265- 018-2473- y. [<https://doi.org/10.1007/s00265-018-2473-y>]
- DAVISON, B.J., HOGG, A.E., GOURMELEN, N., *et al.* (2023) Annual mass budget of Antarctic ice shelves from 1997 to 2021. *Science Advances* vol. 9, n° 41, p. eadi0186. [<https://doi.org/10.1126/sciadv.adi0186>]
- DE KOCK, L., OOSTHUIZEN, W.C., BELTRAN, R.S., *et al.* (2021) Determinants of moult haulout phenology and duration in southern elephant seals. *Scientific Reports* vol. 11, n° 1, p. 13331. [<https://doi.org/10.1038/s41598-021-92635-9>]
- DELONG, R.L., STEWART, B.S. (1991) Diving patterns of Northern elephant seal bulls. *Marine Mammal Science* vol. 7, n° 4, p. 369-384. [<https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.1991.tb00112.x>]
- DELVAL, I., FERNÁNDEZ-BOLAÑOS, M., IZAR, P. (2024) Towards an Integrated Concept of Personality in Human and Nonhuman Animals. *Integrative Psychological and Behavioral Science* vol. 58, n° 1, p. 271-302. [<https://doi.org/10.1007/s12124-023-09759-y>]
- DERANGO, E.J., SCHWARZ, J.F.L., ZENTH, F., *et al.* (2021) Developmental conditions promote individual differentiation of endocrine axes and behavior in a tropical pinniped. *Oecologia* vol. 195, n° 1, p. 25-35. [<https://doi.org/10.1007/s00442-020-04815-5>]
- DE VERE, A.J., LILLEY, M.K., HIGHFILL, L. (2017) Do pinnipeds have personality? Broad dimensions and contextual consistency of behavior in harbor seals (*Phoca vitulina*) and California sea lions (*Zalophus californianus*). *International Journal of Comparative Psychology* vol. 30, n° 0. [<https://doi.org/10.46867/ijcp.2017.30.00.13>]

- DINGEMANSE, N.J., KAZEM, A.J.N., RÉALE, D., *et al.* (2010) Behavioural reaction norms: animal personality meets individual plasticity. *Trends in Ecology & Evolution* vol. 25, n° 2, p. 81-89. [<https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.07.013>]
- DINGEMANSE, N.J., RÉALE, D. (2005) Natural Selection and Animal Personality. *Behaviour* vol. 142, n° 9/10, p. 1159-1184.
- DINGEMANSE, N.J., WOLF, M. (2013) Between-individual differences in behavioural plasticity within populations: causes and consequences. *Animal Behaviour*, Special Issue: Behavioural Plasticity and Evolution vol. 85, n° 5, p. 1031-1039. [<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.12.032>]
- DINGEMANSE, N.J., WOLF, M. (2010) Recent models for adaptive personality differences: a review. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* vol. 365, n° 1560, p. 3947-3958. [<https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0221>]
- DOCHTERMANN, N.A., ROFF, D.A. (2010) Applying a quantitative genetics framework to behavioural syndrome research. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* vol. 365, n° 1560, p. 4013-4020. [<https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0129>]
- DOCHTERMANN, N.A., SCHWAB, T., SIH, A. (2015) The contribution of additive genetic variation to personality variation: heritability of personality. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* vol. 282, no 1798, p. 20142201. [<https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2201>]
- DUCKWORTH, R.A., BADYAEV, A.V. (2007) Coupling of dispersal and aggression facilitates the rapid range expansion of a passerine bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences* vol. 104, n° 38, p. 15017-15022. [<https://doi.org/10.1073/pnas.0706174104>]
- DUCKWORTH, A.L., KERN, M.L. (2011) A meta-analysis of the convergent validity of self-control measures. *Journal of Research in Personality* vol. 45, n° 3, p. 259-268. [<https://doi.org/10.1016/j.jrp.2011.02.004>]
- EDELAAR, P., SIEPIELSKI, A.M., CLOBERT, J. (2008) Matching habitat choice causes directed gene flow: a neglected dimension in evolution and ecology. *Evolution* vol. 62, n° 10, p. 2462-2472. [<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00459.x>]
- ENDLER, J.A. (1977) *Geographic Variation, Speciation, and Clines*. Princeton, New Jersey, Princeton University Press.
- ENGQVIST, L., CORDES, N., REINHOLD, K. (2015) Evolution of risk-taking during conspicuous mating displays. *Evolution* vol. 69, n° 2, p. 395-406. [<https://doi.org/10.1111/evo.12591>]
- FABIANI, A., GALIMBERTI, F., SANVITO, S., *et al.* (2006) Relatedness and site fidelity at the southern elephant seal, *Mirounga leonina*, breeding colony in the Falkland Islands. *Animal Behaviour* vol. 72, n° 3, p. 617-626. [<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.11.024>]
- FAHLMAN, A., HASTIE, G.D., ROSEN, D. a. S., *et al.* (2008) Buoyancy does not affect diving metabolism during shallow dives in Steller sea lions *Eumetopias jubatus*. *Aquatic Biology* vol. 3, n° 2, p. 147-154. [<https://doi.org/10.3354/ab00074>]
- FALCONER, D.S. (1996) *Introduction to quantitative genetics*. London, Pearson Education India.



- FEDAK, M.A., ARNBOM, T.A., MCCONNELL, B.J., *et al.* (1994) Twenty. Expenditure, investment, and acquisition of energy in southern elephant seals. In *Twenty. Expenditure, Investment, and Acquisition of Energy in Southern Elephant Seals*. Berkeley, University of California Press, p. 354-373. [<https://doi.org/10.1525/9780520328150-022>]
- FELTZ, E.T., FAY, F.H. (1966) Thermal requirements in vitro of epidermal cells from seals. *Cryobiology* vol. 3, n° 3, p. 261-264. [[https://doi.org/10.1016/S0011-2240\(66\)80020-2](https://doi.org/10.1016/S0011-2240(66)80020-2)]
- FERRARI, M.A., CAMPAGNA, C., CONDIT, R., *et al.* (2013) The founding of a southern elephant seal colony. *Marine Mammal Science* vol. 29, n° 3, p. 407-423. [<https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2012.00585.x>]
- FIELD, I.C., BRADSHAW, C.J.A., BURTON, H.R., *et al.* (2005) Resource partitioning through oceanic segregation of foraging juvenile southern elephant seals (*Mirounga leonina*). *Oecologia* vol. 142, n° 1, p. 127-135. [<https://doi.org/10.1007/s00442-004-1704-2>]
- FRIARD, O., GAMBA, M. (2016) BORIS: a free, versatile open-source event-logging software for video/audio coding and live observations. *Methods in Ecology and Evolution* vol. 7, n° 11, p. 1325-1330. [<https://doi.org/10.1111/2041-210X.12584>]
- FRICK, E.E., DE VERE, A.J., KUCZAJ, S.A. (2017) What Do We Want to Know About Personality in Marine Mammals? In Vonk, J., Weiss, A., Kuczaj, S.A. (Éd.), *Personality in Nonhuman Animals*. Cham, Springer International Publishing, p. 237-253. [[https://doi.org/10.1007/978-3-319-59300-5\\_12](https://doi.org/10.1007/978-3-319-59300-5_12)]
- FROST, A.J., WINROW-GIFFEN, A., ASHLEY, P.J., *et al.* (2007) Plasticity in animal personality traits: does prior experience alter the degree of boldness? *Proceedings. Biological Sciences* vol. 274, n° 1608, p. 333-339. [<https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3751>]
- GALES, N.J., BURTON, H.R. (1987) Ultrasonic Measurement of Blubber Thickness of the Southern Elephant Seal, *Mirounga-leonina* (Linn). *Australian Journal of Zoology* vol. 35, n° 3, p. 207-217. [<https://doi.org/10.1071/zo9870207>]
- GALLON, S., BAILLEUL, F., CHARRASSIN, J.-B., *et al.* (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, Fourth International Symposium on Bio-logging Science* vol. 88-89, p. 14-22. [<https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2012.09.002>]
- GHERARDI, F., AQUILONI, L., TRICARICO, E. (2012) Behavioral plasticity, behavioral syndromes and animal personality in crustacean decapods: An imperfect map is better than no map. *Current Zoology* vol. 58, n° 4, p. 567-579. [<https://doi.org/10.1093/czoolo/58.4.567>]
- GILBERT, C., BLANC, S., LE MAHO, Y., *et al.* (2008a) Energy saving processes in huddling emperor penguins: from experiments to theory. *Journal of Experimental Biology* vol. 211, n° 1, p. 1-8. [<https://doi.org/10.1242/jeb.005785>]
- GILBERT, C., ROBERTSON, G., LE MAHO, Y., *et al.* (2008b) How do weather conditions affect the huddling behaviour of emperor penguins? *Polar Biology* vol. 31, n° 2, p. 163-169. [<https://doi.org/10.1007/s00300-007-0343-6>]

- GILBERT, C., MCCAFFERTY, D., LE MAHO, Y., *et al.* (2010) One for all and all for one: the energetic benefits of huddling in endotherms. *Biological Reviews* vol. 85, n° 3, p. 545-569. [<https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2009.00115.x>]
- GOLAB, M.J., BRODIN, T. (2024) Looks or personality: what drives damselfly male mating success in the wild? *The European Zoological Journal*.
- GORDINE, S.A., FEDAK, M., BOEHME, L. (2015) Fishing for drifts: detecting buoyancy changes of a top marine predator using a step-wise filtering method. *Journal of Experimental Biology* p. jeb.118109. [<https://doi.org/10.1242/jeb.118109>]
- GOSLING, S.D., JOHN, O.P. (1999) Personality dimensions in nonhuman animals: a cross-species review. *current directions in psychological Science* vol. 8, n° 3, p. 69-75. [<https://doi.org/10.1111/1467-8721.00017>]
- GOSLING, S.D. (2001) From mice to men: What can we learn about personality from animal research? *Psychological Bulletin* vol. 127, n° 1, p. 45-86. [<https://doi.org/10.1037/0033-2909.127.1.45>]
- GRANT, R.B., GRANT, P.R. (2003) What Darwin's Finches can teach us about the evolutionary origin and regulation of biodiversity. *BioScience* vol. 53, n° 10, p. 965-975. [[https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2003\)053\[0965:WDFCTU\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2003)053[0965:WDFCTU]2.0.CO;2)]
- GRASMUCK, V., DESOR, D. (2002) Behavioural differentiation of rats confronted to a complex diving-for-food situation. *Behavioural Processes* vol. 58, n° 1, p. 67-77. [[https://doi.org/10.1016/S0376-6357\(01\)00209-1](https://doi.org/10.1016/S0376-6357(01)00209-1)]
- GROOTHUIS, T.G.G., CARERE, C. (2005) Avian personalities: characterization and epigenesis. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews, Individual differences in behavior and physiology; causes and consequences* vol. 29, n° 1, p. 137-150. [<https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2004.06.010>]
- GUINET C., (2022) SNO MEMO - Mammifères Echantillonneurs du Milieu Océanique. In Ifremer. [<https://sextant.ifremer.fr/geonetwork/srv/api/records/8c8c52b3-4b00-4d11-9dad-37edf6395d82>] (consulté le 05/09/2024).
- GUINET, C., JOUVENTIN, P., WEIMERSKIRCH, H. (1999) Recent population change of the southern elephant seal at Îles Crozet and Îles Kerguelen: the end of the decrease? *Antarctic Science* vol. 11, n° 2, p. 193-197. [<https://doi.org/10.1017/S0954102099000255>]
- GUINET, C., VACQUIÉ-GARCIA, J., PICARD, B., *et al.* (2014) Southern elephant seal foraging success in relation to temperature and light conditions: insight into prey distribution. *Marine Ecology Progress Series* vol. 499, p. 285-301. [<https://doi.org/10.3354/meps10660>]
- GÜNTHER, A., GOERLICH, V.C., GRONEBERG, E., *et al.* (2024) Short- and long-term effects of endogenous cortisol on personality traits and behavioural syndromes. *Animal Behaviour* vol. 211, p. 69-80. [<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2024.03.001>]
- HERTLER, S.C. (2017) Beyond birth order: The biological logic of personality variation among siblings. *Cogent Psychology* vol. 4, n° 1, p. 1325570. [<https://doi.org/10.1080/23311908.2017.1325570>]

- HIGDON, J.W., BININDA-EMONDS, O.R., BECK, R.M., *et al.* (2007) Phylogeny and divergence of the pinnipeds (Carnivora: Mammalia) assessed using a multigene dataset. *BMC Evolutionary Biology* vol. 7, n° 1, p. 216. [<https://doi.org/10.1186/1471-2148-7-216>]
- HIGHFILL, L.E., KUCZAJ II, S.A. (2007) Do Bottlenose Dolphins (*Tursiops truncatus*) Have Distinct and Stable Personalities? *Aquatic Mammals* vol. 33, n° 3, p. 380-389. [<https://doi.org/10.1578/AM.33.3.2007.380>]
- HIND, A.T., GURNEY, W. (1998) Are there thermoregulatory constraints on the timing of pupping for harbour seals? *Canadian Journal of Zoology* vol. 76, n° 12, p. 2245-2254. [<https://doi.org/10.1139/z98-181>]
- HINDELL, M.A., SLIP, D.J., BURTON, H.R. (1991) The Diving Behavior of Adult Male and Female Southern Elephant Seals, *Mirounga-Leonina* (Pinnipedia, Phocidae). *Australian Journal of Zoology* vol. 39, n° 5, p. 595-619. [<https://doi.org/10.1071/zo9910595>]
- HINDELL, M.A., BRADSHAW, C.J.A., SUMNER, M.D., *et al.* (2003) Dispersal of female southern elephant seals and their prey consumption during the austral summer: relevance to management and oceanographic zones. *Journal of Applied Ecology* vol. 40, n° 4, p. 703-715. [<https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2003.00832.x>]
- HINDELL, M.A., MCMAHON, C.R., BESTER, M.N., *et al.* (2016) Circumpolar habitat use in the southern elephant seal: implications for foraging success and population trajectories. *Ecosphere* vol. 7, n° 5, p. e01213. [<https://doi.org/10.1002/ecs2.1213>]
- HINDELL, M.A. (2018) Elephant Seals: *Mirounga angustirostris* and *M. leonina*. In Würsig, B., Thewissen, J.G.M., Kovacs, K.M. (Éd.), *Encyclopedia of Marine Mammals* (Third Edition). San Diego, California, Academic Press, p. 303-307. [<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-804327-1.00115-1>]
- HOLTMANN, B., SANTOS, E.S.A., LARA, C.E., *et al.* (2017) Personality-matching habitat choice, rather than behavioural plasticity, is a likely driver of a phenotype–environment covariance. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. [<https://doi.org/10.1098/rspb.2017.0943>]
- HOUSER, D.S., CHAMPAGNE, C.D., CROCKER, D.E. (2007) Lipolysis and glycerol gluconeogenesis in simultaneously fasting and lactating northern elephant seals. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* vol. 293, n° 6, p. R2376-R2381. [<https://doi.org/10.1152/ajpregu.00403.2007>]
- IMMONEN, E., HÄMÄLÄINEN, A., SCHUETT, W., *et al.* (2018) Evolution of sex-specific pace-of-life syndromes: genetic architecture and physiological mechanisms. *Behavioral Ecology and Sociobiology* vol. 72, n° 3, p. 60. [<https://doi.org/10.1007/s00265-018-2462-1>]
- IRVING, L., SCHOLANDER, P.F., GRINNELL, S.W. (1941) Significance of the heart rate to the diving ability of seals. *Journal of Cellular and Comparative Physiology* vol. 18, n° 3, p. 283-297. [<https://doi.org/10.1002/jcp.1030180302>]
- JABLONKA, E., RAZ, G. (2009) Transgenerational epigenetic inheritance: prevalence, mechanisms, and implications for the study of heredity and evolution. *The Quarterly Review of Biology* vol. 84, n° 2, p. 131-176. [<https://doi.org/10.1086/598822>]

- JACOB, S., BESTION, E., LEGRAND, D., *et al.* (2015) Habitat matching and spatial heterogeneity of phenotypes: implications for metapopulation and metacommunity functioning. *Evolutionary Ecology* vol. 29, n° 6, p. 851-871. [<https://doi.org/10.1007/s10682-015-9776-5>]
- JOHN, T.M., RONALD, K., GEORGE, J.C. (1987) Blood levels of thyroid hormones and certain metabolites in relation to moult in the harp seal (*Phoca groenlandica*). *Comparative biochemistry and physiology A, Comparative physiology* vol. 88, n° 4, p. 655-657. [[https://doi.org/10.1016/0300-9629\(87\)90678-5](https://doi.org/10.1016/0300-9629(87)90678-5)]
- JOHNSON, J.C., SIH, A. (2005) Precopulatory sexual cannibalism in fishing spiders (*Dolomedes triton*): a role for behavioral syndromes. *Behavioral Ecology and Sociobiology* vol. 58, n° 4, p. 390-396. [<https://doi.org/10.1007/s00265-005-0943-5>]
- JONES, A.C., GOSLING, S.D. (2005) Temperament and personality in dogs (*Canis familiaris*): A review and evaluation of past research. *Applied Animal Behaviour Science* vol. 95, n° 1, p. 1-53. [<https://doi.org/10.1016/j.applanim.2005.04.008>]
- JOUMA'A, J., LE BRAS, Y., RICHARD, G., *et al.* (2016) Adjustment of diving behaviour with prey encounters and body condition in a deep diving predator: the Southern Elephant Seal. *Functional Ecology* vol. 30, n° 4, p. 636-648. [<https://doi.org/10.1111/1365-2435.12514>]
- KAWECKI, T.J., EBERT, D. (2004) Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters* vol. 7, n° 12, p. 1225-1241. [<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00684.x>]
- KETTERSON, E.D., NOLAN, V. (1992) *Hormones and Life Histories: An Integrative Approach*. *The American Naturalist* vol. 140, p. S33-S62. [<https://doi.org/10.1086/285396>]
- KINGMA, B., FRIJNS, A., VAN MARKEN LICHTENBELT, W. (2012) The thermoneutral zone: implications for metabolic studies. *Frontiers in Bioscience-Elite* vol. 4, n° no 5, p. 1975-1985.
- KIRKMAN, S.P., BESTER, M.N., PISTORIUS, P.A., *et al.* (2003) Variation in the timing of moult in southern elephant seals at Marion Island: research article. *South African Journal of Wildlife Research* vol. 33, n° 2, p. 79-84. [<https://doi.org/10.10520/EJC117173>]
- KOOLHAAS, J M, DE BOER, S.F., DE RUTTER, A.J., *et al.* (1997) Social stress in rats and mice. *Acta physiologica Scandinavica Supplementum* vol. 640, p. 69-72.
- KOOLHAAS, J. M., MEERLO, P., DE BOER, S.F., *et al.* (1997) The temporal dynamics of the stress response. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews, The neurobiology of defensive behavior in animals* vol. 21, n° 6, p. 775-782. [[https://doi.org/10.1016/S0149-7634\(96\)00057-7](https://doi.org/10.1016/S0149-7634(96)00057-7)]
- KOOLHAAS, J.M., KORTE, S.M., DE BOER, S.F., *et al.* (1999) Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* vol. 23, n° 7, p. 925-935. [[https://doi.org/10.1016/S0149-7634\(99\)00026-3](https://doi.org/10.1016/S0149-7634(99)00026-3)]
- KOOLHAAS, J. m. (2004) Coping styles and aggression: a biobehavioral approach. *The Japanese Journal of Animal Psychology* vol. 54, n° 1, p. 29-39. [<https://doi.org/10.2502/janip.54.29>]
- KOOLHAAS, J.M., DE BOER, S.F., BUWALDA, B., *et al.* (2007) Individual variation in coping with stress: a multidimensional approach of ultimate and proximate mechanisms. *Brain Behavior and Evolution* vol. 70, n° 4, p. 218-226. [<https://doi.org/10.1159/000105485>]

- KOOLHAAS, J.M., DE BOER, S.F., COPPENS, C.M., *et al.* (2010) Neuroendocrinology of coping styles: Towards understanding the biology of individual variation. *Frontiers in Neuroendocrinology* vol. 31, n° 3, p. 307-321. [<https://doi.org/10.1016/j.yfrne.2010.04.001>]
- KOVACS, K.M. (1987) Maternal behaviour and early behavioural ontogeny of grey seals (*Halichoerus grypus*) on the Isle of May, UK. *Journal of Zoology* vol. 213, n° 4, p. 697-715. [<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1987.tb03735.x>]
- KOZ, A.N. (1995) A review of the trophic role of mesopelagic fish of the family *Myctophidae* in the Southern Ocean ecosystem. *CCAMLR Science* vol. 2, p. 71-77.
- KRELLLENSTEIN, A. (2016) Mue et thermorégulation chez les éléphants de mer austraux (*Mirounga leonina*). Thèse de médecine Vétérinaire. Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort.
- KRUUK, L.E.B., SLATE, J., WILSON, A.J. (2008) New Answers for Old Questions: The Evolutionary Quantitative Genetics of Wild Animal Populations. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* vol. 39, n° Volume 39, 2008, p. 525-548. [<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173542>]
- KUHN, C.E., CROCKER, D.E., TREMBLAY, Y., *et al.* (2009) Time to eat: measurements of feeding behaviour in a large marine predator, the northern elephant seal *Mirounga angustirostris*. *Journal of Animal Ecology* vol. 78, n° 3, p. 513-523. [<https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01509.x>]
- KVIETYS, P.R., GRANGER, D.N. (1982) Relation between intestinal blood flow and oxygen uptake. *American Journal of Physiology-Gastrointestinal and Liver Physiology* vol. 242, n° 3, p. G202-G208. [<https://doi.org/10.1152/ajpgi.1982.242.3.G202>]
- LABORIE, J., AUTHIER, M., CHAIGNE, A., *et al.* (2023) Estimation of total population size of southern elephant seals (*Mirounga leonina*) on Kerguelen and Crozet Archipelagos using very high-resolution satellite imagery. *Frontiers in Marine Science* vol. 10, p. 1149100. [<https://doi.org/10.3389/fmars.2023.1149100>]
- LACK, D. (1954) *The Natural Regulation of Animal Numbers*. CABI Databases. Oxford, UK, Clarendon Press vol. VIII, p. 343. [<https://doi.org/10.5555/19552902187>]
- LANG, S.L.C., IVERSON, S.J., BOWEN, W.D. (2009) Repeatability in lactation performance and the consequences for maternal reproductive success in gray seals. *Ecology* vol. 90, n° 9, p. 2513-2523. [<https://doi.org/10.1890/08-1386.1>]
- LAWS, R.M. (1953) A new method of age determination in mammals with special reference to the elephant seal (*Mirounga leonina*, Linn.). Falkland Islands Dependencies Scientific Bureau, Science Report, n° 8, p. 1– 62
- LAWS, R.M. (1956a) The elephant seal (*Mirounga leonina* Linn.): III. The physiology of reproduction, Sci. Rep. Falkland Islands Dep. Surv. vol. Science Report, n° 3, p. (15): 1-66.
- LAWS, R.M. (1960) The southern elephant seal (*Mirounga leonina* LINN.) at South Georgia. *Norsk Hvalfangsttid* vol. 49, p. (10): 466-76; (11): 520-42.
- LE BOEUF, B.J., PETERSON, R.S. (1969) Social status and mating activity in elephant seals. *Science* vol. 163, n° 3862, p. 91-93. [<https://doi.org/10.1126/science.163.3862.91>]

- LE BOEUF, B.J., WHITING, R.J., GANTT, R.F. (1972) Perinatal behavior of Northern elephant Seal females and their young. *Behaviour* vol. 43, n° 1/4, p. 121-156.
- LE BOEUF, B.J. (1974) Male-male competition and reproductive success in elephant seals. *American Zoologist* vol. 14, n° 1, p. 163-176. [<https://doi.org/10.1093/icb/14.1.163>]
- LEWIS, M. (1996). El elefante marino del sur : biología de la especie, descripción general de la agrupación de la Península Valdés y protocolos de trabajo. Informes técnicos del Plan de Manejo Integrado de la Zona Costera Patagónica. Ushuaia, Argentina, Puerto Madryn, Argentina, 16, 1-29.
- LEWIS, M., CAMPAGNA, C., MARIN, M.R., *et al.* (2006) Southern elephant seals north of the Antarctic Polar Front. *Antarctic Science* vol. 18, n° 2, p. 213-221. [<https://doi.org/10.1017/S0954102006000253>]
- LEWIS, R., O'CONNELL, T.C., LEWIS, M., *et al.* (2006) Sex-specific foraging strategies and resource partitioning in the southern elephant seal (*Mirounga leonina*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* vol. 273, n° 1603, p. 2901-2907. [<https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3642>]
- LING, G.N., KROMASH, M.H. (1967) The Extracellular Space of Voluntary Muscle Tissues. *Journal of General Physiology* vol. 50, n° 3, p. 677-694. [<https://doi.org/10.1085/jgp.50.3.677>]
- LING, J.K. (2012) The Skin and hair of the southern elephant seal, *Mirounga leonina* (Linn.). IV. Annual cycle of pelage follicle activity and moult. *Aust. J. Zool.* p. 60.
- LING, J.K. (1970) Pelage and molting in wild mammals with special reference to aquatic forms. *The Quarterly Review of Biology* vol. 45, n° 1, p. 16-54. [<https://doi.org/10.1086/406361>]
- LING, J.K., THOMAS, C.D.B. (1967) The skin and hair of the southern elephant seal, (*Mirounga leonina* (L.)) II. pre-natal and early post-natal development and moulting. *Australian Journal of Zoology* vol. 15, n° 2, p. 349-365. [<https://doi.org/10.1071/zo9670349>]
- LIWANAG, H.E.M., BERTA, A., COSTA, D.P., *et al.* (2012) Morphological and thermal properties of mammalian insulation: the evolution of fur for aquatic living. *Biological Journal of the Linnean Society* vol. 106, n° 4, p. 926-939. [<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2012.01900.x>]
- LOVVORN, J.R., JONES, D.R. (1991) Body mass, volume, and buoyancy of some aquatic birds, and their relation to locomotor strategies. *Canadian Journal of Zoology* vol. 69, n° 11, p. 2888-2892. [<https://doi.org/10.1139/z91-407>]
- LUTZ, J., HENRICH, H., BAUEREISEN, E. (1975) Oxygen supply and uptake in the liver and the intestine. *Pflügers Archiv* vol. 360, n° 1, p. 7-15. [<https://doi.org/10.1007/BF00584322>]
- MACARTHUR, R.H., WILSON, E.O. (2001) *The Theory of Island Biogeography*. Princeton, New Jersey, Princeton University Press.
- MACKAY, J.R.D., HASKELL, M.J. (2015) Consistent Individual Behavioral Variation: The Difference between Temperament, Personality and Behavioral Syndromes. *Animals* vol. 5, n° 3, p. 455-478. [<https://doi.org/10.3390/ani5030366>]



- MACKINLAY, R.D., SHAW, R.C. (2023) A systematic review of animal personality in conservation science. *Conservation Biology* vol. 37, n° 1, p. e13935. [<https://doi.org/10.1111/cobi.13935>]
- MAGURRAN, A.E., MAY, R.M., WILSON, D.S. (1998) Adaptive individual differences within single populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* vol. 353, n° 1366, p. 199-205. [<https://doi.org/10.1098/rstb.1998.0202>]
- MATHOT, K.J., DINGEMANSE, N.J. (2015) Energetics and behavior: unrequited needs and new directions. *Trends in Ecology & Evolution* vol. 30, n° 4, p. 199-206. [<https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.01.010>]
- MATHOT, K.J., FRANKENHUIS, W.E. (2018) Models of pace-of-life syndromes (POLS): a systematic review. *Behavioral Ecology and Sociobiology* vol. 72, n° 3, p. 41. [<https://doi.org/10.1007/s00265-018-2459-9>]
- MCCAFFERTY, D.J., GILBERT, C., PATERSON, W., *et al.* (2011) Estimating metabolic heat loss in birds and mammals by combining infrared thermography with biophysical modelling. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology, The challenge of measuring energy expenditure: current field and laboratory methods* vol. 158, n° 3, p. 337-345. [<https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2010.09.012>]
- MCCANN, T.S. (1980) Population structure and social organization of Southern Elephant Seals, *Mirounga leonina* (L.). *Biological Journal of the Linnean Society* vol. 14, n° 1, p. 133-150. [<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1980.tb00102.x>]
- MCCANN, T.S. (1981) Aggression and sexual activity of male Southern elephant seals, *Mirounga leonina*. *Journal of Zoology* vol. 195, n° 3, p. 295-310. [<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1981.tb03467.x>]
- MCCONNELL, B.J., CHAMBERS, C., FEDAK, M.A. (1992) Foraging ecology of southern elephant seals in relation to the bathymetry and productivity of the Southern Ocean. *Antarctic Science* vol. 4, n° 4, p. 393-398. [<https://doi.org/10.1017/S0954102092000580>]
- MCCRAE, R.R. (1982) Consensual validation of personality traits: evidence from self-reports and ratings. *Journal of Personality and Social Psychology* vol. 43, n° 2, p. 293-303. [<https://doi.org/10.1037/0022-3514.43.2.293>]
- MCCRAE, R.R., COSTA JR., P.T., OSTENDORF, F., *et al.* (2000) Nature over nurture: temperament, personality, and life span development. *Journal of Personality and Social Psychology* vol. 78, n° 1, p. 173-186. [<https://doi.org/10.1037/0022-3514.78.1.173>]
- MCDONALD, B.I., PONGANIS, P.J. (2012) Lung collapse in the diving sea lion: hold the nitrogen and save the oxygen. *Biology Letters* vol. 8, n° 6, p. 1047-1049. [<https://doi.org/10.1098/rsbl.2012.0743>]
- MCGINNIS S.M., SCHUSTERMAN R.J. (1981) Northern elephant seal—*Mirounga angustirostris*. In *Handbook of marine mammals. Vol. 2. Seals*. Edited by S.H. Ridgway and R.J. Harrison. Academic Press, London. pp. 329–349.

- MCINTYRE, T., DE BRUYN, P.J.N., ANSORGE, I.J., *et al.* (2010) A lifetime at depth: vertical distribution of southern elephant seals in the water column. *Polar Biology* vol. 33, n° 8, p. 1037-1048. [<https://doi.org/10.1007/s00300-010-0782-3>]
- MCINTYRE, T., ANSORGE, I., BORNEMANN, H., *et al.* (2011) Elephant seal dive behaviour is influenced by ocean temperature: implications for climate change impacts on an ocean predator. *Marine Ecology Progress Series* vol. 441, p. 257-272. [<https://doi.org/10.3354/meps09383>]
- MCMAHON, C.R., BESTER, M.N., BURTON, H.R., *et al.* (2005) Population status, trends and a re-examination of the hypotheses explaining the recent declines of the southern elephant seal *Mirounga leonina*. *Mammal Review* vol. 35, n° 1, p. 82-100. [<https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2005.00055.x>]
- MCPHEE, M.V., QUINN, T.P. (1998) Factors affecting the duration of nest defense and reproductive lifespan of female sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*. *Environmental Biology of Fishes* vol. 51, n° 4, p. 369-375. [<https://doi.org/10.1023/A:1007432928783>]
- MESTRE, J., AUTHIER, M., CHEREL, Y., *et al.* (2020) Decadal changes in blood  $\delta^{13}\text{C}$  values, at-sea distribution, and weaning mass of southern elephant seals from Kerguelen Islands. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* vol. 287, n° 1933, p. 20201544. [<https://doi.org/10.1098/rspb.2020.1544>]
- MILLIDINE, K.J., ARMSTRONG, J.D., METCALFE, N.B. (2009) Juvenile salmon with high standard metabolic rates have higher energy costs but can process meals faster. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* vol. 276, n° 1664, p. 2103-2108. [<https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0080>]
- MINISTERE DE LA TRANSITION ECOLOGIQUE ET DE LA COHESION DES TERRITOIRES (2024) Liste rouge UICN des espèces marines. In Durable Gouv. [<https://www.statistiques.developpement-durable.gouv.fr/edition-numerique/chiffres-cles-mer-littoral-2024/34-liste-rouge-uicn-des-especes.php>] (consulté le 03/07/2024).
- MISCHEL, W. (1973) Toward a cognitive social learning reconceptualization of personality. *Psychological Review* vol. 80, n° 4, p. 252-283. [<https://doi.org/10.1037/h0035002>]
- MITTERMEIER, R., WILSON, D.E. (2014) Family Phocidae (earless seals), *Sea Mammals, Handbook of the Mammals of the World*. Barcelona, Lynx Edition.
- MOLYNEUX, G.S., BRYDEN, M.M. (1978) Arteriovenous anastomoses in the skin of seals. I. The Weddell seal *Leptonychotes weddelli* and the elephant seal *Mirounga leonina* (Pinnipedia: Phocidae). *The Anatomical Record* vol. 191, n° 2, p. 239-251. [<https://doi.org/10.1002/ar.1091910209>]
- MONTIGLIO, P.-O., DAMMHAHN, M., DUBUC MESSIER, G., *et al.* (2018) The pace-of-life syndrome revisited: the role of ecological conditions and natural history on the slow-fast continuum. *Behavioral Ecology and Sociobiology* vol. 72, n° 7, p. 116. [<https://doi.org/10.1007/s00265-018-2526-2>]
- MORAN, E.V., HARTIG, F., BELL, D.M. (2016) Intraspecific trait variation across scales: implications for understanding global change responses. *Global Change Biology* vol. 22, n° 1, p. 137-150. [<https://doi.org/10.1111/gcb.13000>]

- MOTTERLINI, R., OTTERBEIN, L.E. (2010) The therapeutic potential of carbon monoxide. *Nature Reviews Drug Discovery* vol. 9, n° 9, p. 728-743. [<https://doi.org/10.1038/nrd3228>]
- MUTZEL, A., DINGEMANSE, N.J., ARAYA-AJOY, Y.G., *et al.* (2013) Parental provisioning behaviour plays a key role in linking personality with reproductive success. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* vol. 280, n° 1764, p. 20131019. [<https://doi.org/10.1098/rspb.2013.1019>]
- NADEL, E.R. (1984) Energy exchanges in water. *Undersea biomedical research* vol. 11, n° 2, p. 149-158.
- NATOLI, E., SAY, L., CAFAZZO, S., *et al.* (2005) Bold attitude makes male urban feral domestic cats more vulnerable to Feline Immunodeficiency Virus. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews, Individual differences in behavior and physiology; causes and consequences* vol. 29, n° 1, p. 151-157. [<https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2004.06.011>]
- NEBOT, M. (2019) Étude des déplacements en mer des éléphants de mer austraux (*Mirounga leonina*) pendant la mue. Thèse de médecine vétérinaire, Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort.
- NEUMANN, D.R. (1999) Agonistic Behavior in Harbor Seals (*phoca Vitulina*) in Relation to the Availability of Haul-Out Space. *Marine Mammal Science* vol. 15, n° 2, p. 507-525. [<https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.1999.tb00816.x>]
- NEW, L., CLARK, J., COSTA, D., *et al.* (2014) Using short-term measures of behaviour to estimate long-term fitness of southern elephant seals. *Marine Ecology Progress Series* vol. 496, p. 99-108. [<https://doi.org/10.3354/meps10547>]
- NEWLAND, C., FIELD, I., CHEREL, Y., *et al.* (2011) Diet of juvenile southern elephant seals reappraised by stable isotopes in whiskers. *Marine Ecology Progress Series* vol. 424, p. 247-258. [<https://doi.org/10.3354/meps08769>]
- NUNNALLY, J.C. (1978) An Overview of Psychological Measurement. In Wolman, B.B. (Éd.), *Clinical Diagnosis of Mental Disorders: A Handbook*. Boston, MA, Springer US, p. 97-146. [[https://doi.org/10.1007/978-1-4684-2490-4\\_4](https://doi.org/10.1007/978-1-4684-2490-4_4)]
- NUSSEY, D.H., WILSON, A.J., BROMMER, J.E. (2007) The evolutionary ecology of individual phenotypic plasticity in wild populations. *Journal of Evolutionary Biology* vol. 20, n° 3, p. 831-844. [<https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2007.01300.x>]
- OERS, K. van, MUELLER, J.C. (2010) Evolutionary genomics of animal personality. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. [<https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0178>]
- ORTIZ, C.L., COSTA, D., LE BOEUF, B.J. (1978) Water and energy flux in elephant seal pups fasting under natural conditions. *Physiological Zoology* vol. 51, n° 2, p. 166-178. [<https://doi.org/10.1086/physzool.51.2.30157864>]
- PATERSON, W., SPARLING, C.E., THOMPSON, D., *et al.* (2012) Seals like it hot: changes in surface temperature of harbour seals (*Phoca vitulina*) from late pregnancy to moult. *Journal of Thermal Biology* vol. 37, n° 6, p. 454-461. [<https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2012.03.004>]

- PATERSON, W.D., MOSS, S.E., MILNE, R., *et al.* (2021) Increased metabolic rate of hauled-out Harbor seals (*Phoca vitulina*) during the Molt. *Physiological and Biochemical Zoology* vol. 94, n° 3, p. 152-161. [<https://doi.org/10.1086/713958>]
- PATRICK, S.C., CHARMANTIER, A., WEIMERSKIRCH, H. (2013) Differences in boldness are repeatable and heritable in a long-lived marine predator. *Ecology and Evolution* vol. 3, n° 13, p. 4291-4299. [<https://doi.org/10.1002/ece3.748>]
- PAVLOV, I.P. (1906) The scientific investigation of the psychical faculties or processes in The Higher Animals. *Science* vol. 24, n° 620, p. 613-619. [<https://doi.org/10.1126/science.24.620.613>]
- PAVLOV, I.P., PETROVA, Dr.M.K. (1934) A Contribution to the physiology of the hypnotic state of dogs. *Journal of Personality* vol. 2, n° 3, p. 189-200. [<https://doi.org/10.1111/j.1467-6494.1934.tb02095.x>]
- PENKE, L., DENISSEN, J.J.A., MILLER, G.F. (2007) The evolutionary genetics of personality. *European Journal of Personality* vol. 21, n° 5, p. 549-587. [<https://doi.org/10.1002/per.629>]
- PERRIN, W.F., WÜRSIG, B., THEWISSEN, J.G.M. (2009) *Encyclopedia of Marine Mammals*. Amsterdam, Academic Press.
- PETELLE, M.B., MARTIN, J.G.A., BLUMSTEIN, D.T. (2015) Heritability and genetic correlations of personality traits in a wild population of yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*). *Journal of Evolutionary Biology* vol. 28, n° 10, p. 1840-1848. [<https://doi.org/10.1111/jeb.12700>]
- PIANKA, E.R. (1970) On r- and K-Selection. *The American Naturalist* vol. 104, n° 940, p. 592-597. [<https://doi.org/10.1086/282697>]
- PISTORIUS, P.A., BESTER, M.N. (2002) Juvenile survival and population regulation in southern elephant seals at Marion Island. *African Zoology* vol. 37, n° 1, p. 35-41. [<https://doi.org/10.1080/15627020.2002.11657152>]
- P. KIRKMAN, S., N. BESTER, M., J. G. HOFMEYR, G., *et al.* (2004) Variation in the timing of the breeding haulout of female southern elephant seals at Marion Island. *Australian Journal of Zoology* vol. 52, n° 4, p. 379-388. [<https://doi.org/10.1071/zo03038>]
- POWERS, S.K., JACKSON, M.J. (2008) Exercise-Induced Oxidative Stress: cellular Mechanisms and Impact on Muscle Force Production. *Physiological Reviews* vol. 88, n° 4, p. 1243-1276. [<https://doi.org/10.1152/physrev.00031.2007>]
- PROMISLOW, D.E.L., HARVEY, P.H. (1990) Living fast and dying young: A comparative analysis of life-history variation among mammals. *Journal of Zoology* vol. 220, n° 3, p. 417-437. [<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1990.tb04316.x>]
- RÉALE, D., GALLANT, B.Y., LEBLANC, M., *et al.* (2000) Consistency of temperament in bighorn ewes and correlates with behaviour and life history. *Animal Behaviour* vol. 60, n° 5, p. 589-597. [<https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1530>]
- RÉALE, D., FESTA-BIANCHET, M. (2003) Predator-induced natural selection on temperament in bighorn ewes. *Animal Behaviour* vol. 65, n° 3, p. 463-470. [<https://doi.org/10.1006/anbe.2003.2100>]

- RÉALE, D., READER, S.M., SOL, D., *et al.* (2007) Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews* vol. 82, n° 2, p. 291-318. [<https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2007.00010.x>]
- RÉALE, D., MARTIN, J., COLTMAN, D.W., *et al.* (2009) Male personality, life-history strategies and reproductive success in a promiscuous mammal. *Journal of Evolutionary Biology* vol. 22, n° 8, p. 1599-1607. [<https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2009.01781.x>]
- RÉALE, D., DINGEMANSE, N.J., KAZEM, A.J.N., *et al.* (2010a) Evolutionary and ecological approaches to the study of personality. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* vol. 365, n° 1560, p. 3937-3946. [<https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0222>]
- RÉALE, D., GARANT, D., HUMPHRIES, M.M., *et al.* (2010b) Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* vol. 365, n° 1560, p. 4051-4063. [<https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0208>]
- REITER, J., STINSON, N.L., LE BOEUF, B.J. (1978) Northern elephant seal development: The transition from weaning to nutritional independence. *Behavioral Ecology and Sociobiology* vol. 3, n° 4, p. 337-367. [<https://doi.org/10.1007/BF00303199>]
- REITHER, F. (1981) Thinking and Acting in Complex Situations: A Study of Experts' Behavior. *Simulation & Games* vol. 12, n° 2, p. 125-140. [<https://doi.org/10.1177/104687818101200202>]
- RICHARD, G., VACQUIÉ-GARCIA, J., JOUMA'A, J., *et al.* (2014) Variation in body condition during the post-moult foraging trip of southern elephant seals and its consequences on diving behaviour. *The Journal of Experimental Biology* vol. 217, n° Pt 14, p. 2609-2619. [<https://doi.org/10.1242/jeb.088542>]
- RICKLEFS, R.E., WIKELSKI, M. (2002) The physiology/life-history nexus. *Trends in Ecology & Evolution* vol. 17, n° 10, p. 462-468. [[https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02578-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02578-8)]
- ROBINSON, M.R., WILSON, A.J., PILKINGTON, J.G., *et al.* (2009) The impact of environmental heterogeneity on genetic architecture in a wild population of soay sheep. *Genetics* vol. 181, n° 4, p. 1639-1648. [<https://doi.org/10.1534/genetics.108.086801>]
- RODHOUSE, P., ARNBOM, T., FEDAK, M., *et al.* (1992) Cephalopod prey of the southern elephant seal, *Mirounga leonina* L. *Canadian Journal of Zoology* vol. 70, n° 5, p. 1007-1015. [<https://doi.org/10.1139/z92-143>]
- RODRÍGUEZ, J.P., FERNÁNDEZ-GRACIA, J., THUMS, M., *et al.* (2017) Big data analyses reveal patterns and drivers of the movements of southern elephant seals. *Scientific Reports* vol. 7, n° 1, p. 112. [<https://doi.org/10.1038/s41598-017-00165-0>]
- ROUTTI, H., JENSSEN, B.M., LYDERSEN, C., *et al.* (2010) Hormone, vitamin and contaminant status during the moulting/fasting period in ringed seals (*Pusa* [*Phoca*] *hispida*) from Svalbard. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* vol. 155, n° 1, p. 70-76. [<https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2009.09.024>]

- ROWE, L., HOULE, D. (1997) The lek paradox and the capture of genetic variance by condition dependent traits. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* vol. 263, n° 1375, p. 1415-1421. [<https://doi.org/10.1098/rspb.1996.0207>]
- ROYAUTÉ, R., BERDAL, M.A., GARRISON, C.R., *et al.* (2018) PACELESS life? A meta-analysis of the pace-of-life syndrome hypothesis. *Behavioral Ecology and Sociobiology* vol. 72, n° 3, p. 64. [<https://doi.org/10.1007/s00265-018-2472-z>]
- RUS HOELZEL, A., CAMPAGNA, C., ARNBOM, T. (2001) Genetic and morphometric differentiation between island and mainland southern elephant seal populations. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* vol. 268, n° 1464, p. 325-332. [<https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1375>]
- RUTTER, M. (2007) Gene–environment interdependence. *Developmental Science* vol. 10, n° 1, p. 12-18. [<https://doi.org/10.1111/j.1467-7687.2007.00557.x>]
- SANVITO, S., GALIMBERTI, F. (2003) Source Level of Male Vocalisations in the Genus *Mirounga*: Repeatability and Correlates. *Bioacoustics* vol. 14, n° 1, p. 47-59. [<https://doi.org/10.1080/09524622.2003.9753512>]
- SANVITO, S., GALIMBERTI, F., MILLER, E.H. (2007b) Vocal signalling of male southern elephant seals is honest but imprecise. *Animal Behaviour* vol. 73, n° 2, p. 287-299. [<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.08.005>]
- SATO, K., NAITO, Y., KATO, A., *et al.* (2002) Buoyancy and maximal diving depth in penguins: do they control inhaling air volume? *Journal of Experimental Biology* vol. 205, n° 9, p. 1189-1197. [<https://doi.org/10.1242/jeb.205.9.1189>]
- SCHEFFER, V.B. (1950) Growth layers on the teeth of Pinnipedia as an indication of age. *Science* vol. 112, n° 2907, p. 309-311. [<https://doi.org/10.1126/science.112.2907.309.b>]
- SCHJOLDEN, J., WINBERG, S. (2007) Genetically determined variation in stress responsiveness in rainbow Trout: behavior and neurobiology. *Brain Behavior and Evolution* vol. 70, n° 4, p. 227-238. [<https://doi.org/10.1159/000105486>]
- SCHMIDT-NIELSEN, K. (1997) *Animal physiology: adaptation and environment*. Cambridge, UK, Cambridge University Press.
- SCHOLANDER, P.F., WALTERS, V., HOCK, R., *et al.* (1950) Body insulation of some arctic and tropical mammals and birds. *The Biological Bulletin* vol. 99, n° 2, p. 225-236. [<https://doi.org/10.2307/1538740>]
- SGRÒ, C.M., HOFFMANN, A.A. (2004) Genetic correlations, tradeoffs and environmental variation. *Heredity* vol. 93, n° 3, p. 241-248. [<https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800532>]
- SIH, A., KATS, L.B., MAURER, E.F. (2003) Behavioural correlations across situations and the evolution of antipredator behaviour in a sunfish–salamander system. *Animal Behaviour* vol. 65, n° 1, p. 29-44. [<https://doi.org/10.1006/anbe.2002.2025>]
- SIH, A., BELL, A., JOHNSON, J.C. (2004a) Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology & Evolution* vol. 19, n° 7, p. 372-378. [<https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.04.009>]



- SIH, A., BELL, A.M., JOHNSON, J.C., *et al.* (2004b) Behavioral syndromes: an integrative overview. *The Quarterly Review of Biology* vol. 79, n° 3, p. 241-277. [<https://doi.org/10.1086/422893>]
- SIH, A. (2013) Understanding variation in behavioural responses to human-induced rapid environmental change: a conceptual overview. *Animal Behaviour*, Special Issue: Behavioural Plasticity and Evolution vol. 85, n° 5, p. 1077-1088. [<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.02.017>]
- SIH, A., BELL, A.M. (2008) Insights for behavioral ecology from behavioral syndromes. In *Advances in the Study of Behavior*. Academic Press, Chapter 5, p. 227-281. [[https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(08\)00005-3](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(08)00005-3)]
- SIH, A., WATTERS, J.V. (2005) The mix matters: behavioural types and group dynamics in water striders. [<https://doi.org/10.1163/156853905774539454>]
- SINN, D.L., APIOLAZA, L.A., MOLTSCHANIWSKYJ, N.A. (2006) Heritability and fitness-related consequences of squid personality traits. *Journal of Evolutionary Biology* vol. 19, n° 5, p. 1437-1447. [<https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2006.01136.x>]
- SLADE, R.W., MORITZ, C., HOELZEL, A.R., *et al.* (1998) Molecular population genetics of the Southern elephant seal *Mirounga leonina*. *Genetics* vol. 149, n° 4, p. 1945-1957. [<https://doi.org/10.1093/genetics/149.4.1945>]
- SLIP, D.J., BURTON, H.R. (1999) Population status and seasonal haulout patterns of the southern elephant seal (*Mirounga leonina*) at Heard Island. *Antarctic Science* vol. 11, n° 1, p. 38-47. [<https://doi.org/10.1017/S0954102099000061>]
- SLOAN WILSON, D., CLARK, A.B., COLEMAN, K., *et al.* (1994) Shyness and boldness in humans and other animals. *Trends in Ecology & Evolution* vol. 9, n° 11, p. 442-446. [[https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90134-1](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90134-1)]
- SMITH, B.R., BLUMSTEIN, D.T. (2008) Fitness consequences of personality: a meta-analysis. *Behavioral Ecology* vol. 19, n° 2, p. 448-455. [<https://doi.org/10.1093/beheco/arm144>]
- STAMPS, J.A. (2007) Growth-mortality tradeoffs and 'personality traits' in animals. *Ecology Letters* vol. 10, n° 5, p. 355-363. [<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01034.x>]
- STAMPS, J.A., DAVIS, J.M. (2006) Adaptive effects of natal experience on habitat selection by dispersers. *Animal Behaviour* vol. 72, n° 6, p. 1279-1289. [<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.03.010>]
- STAMPS, J., GROOTHUIS, T.G.G. (2010) The development of animal personality: relevance, concepts and perspectives. *Biological Reviews* vol. 85, n° 2, p. 301-325. [<https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2009.00103.x>]
- STAMPS, J.A., GROOTHUIS, T.G.G. (2010) Developmental perspectives on personality: implications for ecological and evolutionary studies of individual differences. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* vol. 365, n° 1560, p. 4029-4041. [<https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0218>]

- STANLEY, C.Q., MACPHERSON, M., FRASER, K.C., *et al.* (2012) Repeat tracking of individual songbirds reveals consistent migration timing but flexibility in route. *PLOS ONE* vol. 7, n° 7, p. e40688. [<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0040688>]
- STEARNS, S.C. (1983) The influence of size and phylogeny on patterns of covariation among life-history traits in the mammals. *Oikos* vol. 41, n° 2, p. 173-187. [<https://doi.org/10.2307/3544261>]
- SUTHERLAND, W.J. (1998) The importance of behavioural studies in conservation biology. *Animal Behaviour* vol. 56, n° 4, p. 801-809. [<https://doi.org/10.1006/anbe.1998.0896>]
- SZÉKELY, T., MOORE, A.J., KOMDEUR, J. (2010) *Social Behaviour: Genes, Ecology and Evolution*. Cambridge University Press.
- TARKA, M., GUENTHER, A., NIEMELÄ, P.T., *et al.* (2018) Sex differences in life history, behavior, and physiology along a slow-fast continuum: a meta-analysis. *Behavioral Ecology and Sociobiology* vol. 72, n° 8, p. 132. [<https://doi.org/10.1007/s00265-018-2534-2>]
- TAYLOR, K.D., MILLS, D.S. (2006) The development and assessment of temperament tests for adult companion dogs. *Journal of Veterinary Behavior* vol. 1, n° 3, p. 94-108. [<https://doi.org/10.1016/j.jveb.2006.09.002>]
- TETT, R.P., GUTERMAN, H.A. (2000) Situation trait relevance, trait expression, and cross-situational consistency: testing a principle of trait activation. *Journal of Research in Personality* vol. 34, n° 4, p. 397-423. [<https://doi.org/10.1006/jrpe.2000.2292>]
- TERRES AUSTRALES ET ANTARCTIQUES FRANÇAISES (2024) Présentation des territoires : les îles Australes. In *Terres Australes et Antarctiques Françaises*. [<https://taaf.fr/collectivites/presentation-des-territoires/les-iles-australes/>] (consulté le 05/11/2023).
- THOMETZ, N.M., ROSEN, D.A.S., HERMANN-SORENSEN, H., *et al.* (2023) Maintaining control: metabolism of molting Arctic seals in water and when hauled out. *Journal of Experimental Biology* vol. 226, n° 1, p. jeb244862. [<https://doi.org/10.1242/jeb.244862>]
- THUMS, M., BRADSHAW, C., HINDELL, M. (2008) Tracking changes in relative body composition of southern elephant seals using swim speed data. *Marine Ecology Progress Series* vol. 370, p. 249-261. [<https://doi.org/10.3354/meps07613>]
- TIELEMAN, B.I. (2018) Understanding immune function as a pace of life trait requires environmental context. *Behavioral Ecology and Sociobiology* vol. 72, n° 3, p. 55. [<https://doi.org/10.1007/s00265-018-2464-z>]
- TIFT, M.S., HÜCKSTÄDT, L.A., MCDONALD, B.I., *et al.* (2017) Flipper stroke rate and venous oxygen levels in free-ranging California sea lions. *Journal of Experimental Biology* p. jeb.152314. [<https://doi.org/10.1242/jeb.152314>]
- TIFT, M.S., PONGANIS, P.J. (2019) Time domains of hypoxia adaptation—elephant seals stand out among divers. *Frontiers in Physiology* vol. 10, p. 677. [<https://doi.org/10.3389/fphys.2019.00677>]
- TRILLMICH, F., MÜLLER, T., MÜLLER, C. (2018) Understanding the evolution of personality requires the study of mechanisms behind the development and life history of personality traits. *Biology Letters* vol. 14, n° 2, p. 20170740. [<https://doi.org/10.1098/rsbl.2017.0740>]

- TURNER, J.R., WHITE, E.M., COLLINS, M.A., *et al.* (2009) Vision in lanternfish (Myctophidae): Adaptations for viewing bioluminescence in the deep-sea. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* vol. 56, n° 6, p. 1003-1017. [<https://doi.org/10.1016/j.dsr.2009.01.007>]
- TWISS, S.D., POMEROY, P.P., ANDERSON, S.S. (1994) Dispersion and site fidelity of breeding male grey seals (*Halichoerus grypus*) on North Rona, Scotland. *Journal of Zoology* vol. 233, n° 4, p. 683-693. [<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1994.tb05374.x>]
- TWISS, S.D., CAIRNS, C., CULLOCH, R.M., *et al.* (2012a) Variation in female grey seal (*Halichoerus grypus*) Reproductive Performance Correlates to Proactive-Reactive Behavioural Types. *PLOS ONE* vol. 7, n° 11, p. e49598. [<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0049598>]
- TWISS, S.D., CULLOCH, R., POMEROY, P.P. (2012b) An in-field experimental test of pinniped behavioral types. *Marine Mammal Science* vol. 28, n° 3, p. E280-E294. [<https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2011.00523.x>]
- TWISS, S.D., FRANKLIN, J. (2010) Individually Consistent Behavioural Patterns in Wild, Breeding Male Grey Seals (*Halichoerus grypus*). *Aquatic Mammals* vol. 36, n° 3, p. 234-238. [<https://doi.org/10.1578/AM.36.3.2010.234>]
- UHER, J. (2008) Comparative personality research: methodological approaches. *European Journal of Personality* vol. 22, n° 5, p. 427-455. [<https://doi.org/10.1002/per.680>]
- UHER, J. (2011) Personality in Nonhuman Primates: what can we learn from human personality psychology? In Weiss, A., King, J.E., Murray, L. (Éd.), *Personality and Temperament in Nonhuman Primates*. New York, NY, Springer, p. 41-76. [[https://doi.org/10.1007/978-1-4614-0176-6\\_3](https://doi.org/10.1007/978-1-4614-0176-6_3)]
- UICN (2024) La Liste rouge mondiale des espèces menacées. In UICN France. [<https://uicn.fr/liste-rouge-mondiale/>] (consulté le 03/07/2024).
- UICN (2024) The IUCN Red List of Threatened Species. In IUCN Red List of Threatened Species. [<https://www.iucnredlist.org/en>] (consulté le 03/07/2024).
- VALTIN, H. (1973) Renal function: mechanisms preserving fluid and solute balance In *Health*. Boston, MA, USA, Brown and Company, Books by Alumni.
- VASILIEVA, N.A. (2022) Pace-of-Life Syndrome (POLS): Evolution of the Concept. *Biology Bulletin* vol. 49, n° 7, p. 750-762. [<https://doi.org/10.1134/S1062359022070238>]
- VAZIRE, S., GOSLING, S.D., DICKEY, A.S., *et al.* (2007) Measuring personality in nonhuman animals. In *Handbook of research methods in personality psychology*. New York, NY, US, The Guilford Press, p. 190-206.
- VILLAIN, N. (2017) Rôle de la plasticité comportementale dans l'adaptation aux variations nutritionnelles chez un primate malgache. Doctoral dissertation, Museum national d'histoire naturelle-MNHN PARIS.
- VOLZKE, S., MCMAHON, C.R., HINDELL, M.A., *et al.* (2021) Climate influences on female survival in a declining population of southern elephant seals (*Mirounga leonina*). *Ecology and Evolution* vol. 11, n° 16, p. 11333-11344. [<https://doi.org/10.1002/ece3.7919>]

- WALCOTT, S.M., KIRKHAM, A.L., BURNS, J.M. (2020) Thermoregulatory costs in molting Antarctic Weddell seals: impacts of physiological and environmental conditions. *Conservation Physiology* vol. 8, n° 1, p. coaa022. [<https://doi.org/10.1093/conphys/coaa022>]
- WEBB, P.M., CROCKER, D.E., BLACKWELL, S.B., *et al.* (1998) Effects of buoyancy on the diving behavior of Northern elephant seals. *Journal of Experimental Biology* vol. 201, n° 16, p. 2349-2358. [<https://doi.org/10.1242/jeb.201.16.2349>]
- WEISS, A., ADAMS, M. J. (2013). Differential behavioral ecology. In *Animal Personalities: Behavior, Physiology and Evolution* (eds C. Carere and D. Maestriperi). Chicago, USA, University of Chicago Press.
- WEST-EBERHARD, M.J. (2003) *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford, UK, Oxford University Press.
- WIELEBNOWSKI, N.C. (1999) Behavioral differences as predictors of breeding status in captive cheetahs. *Zoo Biology* vol. 18, n° 4, p. 335-349. [[https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1098-2361\(1999\)18:4<335::AID-ZOO8>3.0.CO;2-X](https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2361(1999)18:4<335::AID-ZOO8>3.0.CO;2-X)]
- WIKELSKI, M., HAU, M., WINGFIELD, J.C. (1999) Social instability increases plasma testosterone in a year-round territorial neotropical bird. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* vol. 266, n° 1419, p. 551-556. [<https://doi.org/10.1098/rspb.1999.0671>]
- WIKELSKI, M., RICKLEFS, R.E. (2001) The physiology of life histories. *Trends in Ecology & Evolution* vol. 16, n° 9, p. 479-481. [[https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02279-0](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02279-0)]
- WIKELSKI, M., SPINNEY, L., SCHELSKY, W., *et al.* (2003) Slow pace of life in tropical sedentary birds: a common-garden experiment on four stonechat populations from different latitudes. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* vol. 270, n° 1531, p. 2383-2388. [<https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2500>]
- WILKINSON, I.S., BESTER, M.N. (1990) Duration of post-weaning fast and local dispersion in the southern elephant seal, *Mirounga leonina*, at Marion Island. *Journal of Zoology* vol. 222, n° 4, p. 591-600. [<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1990.tb06016.x>]
- WILLIAMS, T.M., DAVIS, R.W., FUIMAN, L.A., *et al.* (2000) Sink or swim: strategies for cost-efficient diving by marine mammals. *Science* vol. 288, n° 5463, p. 133-136. [<https://doi.org/10.1126/science.288.5463.133>]
- WILSON, D.S., COLEMAN, K., CLARK, A.B., *et al.* (1993) Shy-bold continuum in pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*): an ecological study of a psychological trait. *Journal of Comparative Psychology* vol. 107, n° 3, p. 250-260. [<https://doi.org/10.1037/0735-7036.107.3.250>]
- WOLF, M., VAN DOORN, G.S., LEIMAR, O., *et al.* (2007) Life-history trade-offs favour the evolution of animal personalities. *Nature* vol. 447, n° 7144, p. 581-584. [<https://doi.org/10.1038/nature05835>]
- WOLF, M., WEISSING, F.J. (2010) An explanatory framework for adaptive personality differences. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* vol. 365, n° 1560, p. 3959-3968. [<https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0215>]
- WOLF, M., WEISSING, F.J. (2012) *Animal personalities: consequences for ecology and evolution*. *Trends in Ecology & Evolution*

- WORTHY, G. a. J., MORRIS, P.A., COSTA, D.P., *et al.* (1992) Moulting energetics of the northern elephant seal (*Mirounga angustirostris*). *Journal of Zoology* vol. 227, n° 2, p. 257-265. [<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1992.tb04821.x>]
- WRIGHT, J., BOLSTAD, G.H., ARAYA-AJOY, Y.G., *et al.* (2019) Life-history evolution under fluctuating density-dependent selection and the adaptive alignment of pace-of-life syndromes. *Biological Reviews* vol. 94, n° 1, p. 230-247. [<https://doi.org/10.1111/brv.12451>]
- ZERA, A.J., HARSHMAN, L.G., WILLIAMS, T.D. (2007) Evolutionary Endocrinology: The Developing Synthesis between Endocrinology and Evolutionary Genetics. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* vol. 38, n° Volume 38, 2007, p. 793-817. [<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095615>]
- ZHANG, X., HO, S.-M. (2011) Epigenetics meets endocrinology. *Journal of molecular endocrinology* vol. 46, n° 1, p. R11-R32.
-





# Annexes

## Annexe 1 : Récapitulatif des données vidéos analysées sur le logiciel BORIS, par année de campagne, par type de test, par nombre et par durée (s)

Campagne	Individu	Sexe	Age	Statut	Type de test	Date vidéo		Heure vidéo		Durée		Date vidéo		Heure vidéo		Durée					
						25/12/2017	06:42	01:28	26/12/2017	10:18	01:59	27/12/2017	10:20	02:00	28/12/2017	09:46	03:00				
2017-2018	1	F	Juvenile	6	chouquette	25/12/2017	08:14	02:24	24/12/2017	05:41	02:49	26/12/2017	10:18	01:59	27/12/2017	10:20	02:00	28/12/2017	09:46	03:00	13:40
2017-2018	2	F	Juvenile	6	chouquette	25/12/2017	06:42	03:06	24/12/2017	06:26	03:06	26/12/2017	10:18	01:59	27/12/2017	10:20	02:00	28/12/2017	09:46	03:00	05:23
2017-2018	3	F	Adulte	5	chouquette	25/12/2017	05:34	01:48	24/12/2017	07:23	04:05	26/12/2017	09:49	02:15	27/12/2017	07:16	01:20	28/12/2017	09:46	03:00	11:01
2017-2018	4	F	Juvenile	4	chouquette	24/12/2017	04:34	03:24	25/12/2017	07:53	02:36	26/12/2017	09:49	02:15	27/12/2017	07:16	01:20	28/12/2017	09:46	03:00	07:35
2017-2018	5	F	Juvenile	4	chouquette	25/12/2017	05:55	03:10	24/12/2017	06:44	03:10	26/12/2017	09:49	02:15	27/12/2017	07:16	01:20	28/12/2017	09:46	03:00	12:04
2017-2018	6	F	Adulte	4	chouquette	28/12/2017	07:28	02:44	29/12/2017	11:56	03:06	30/12/2017	09:49	02:15	31/12/2017	09:49	02:15	01/01/2018	09:49	02:15	08:17
2017-2018	7	F	Adulte	3	chouquette	29/12/2017	06:38	02:35	30/12/2017	11:56	03:10	01/01/2018	09:49	02:15	02/01/2018	09:49	02:15	03/01/2018	09:49	02:15	03:16
2017-2018	9	F	Juvenile	2	chouquette	05/01/2018	11:12	02:04	06/01/2018	11:15	02:45	07/01/2018	09:49	02:15	08/01/2018	09:49	02:15	09/01/2018	09:49	02:15	05:54
2017-2018	10	F	Adulte	4	chouquette	06/01/2018	09:58	03:09	07/01/2018	09:46	03:37	08/01/2018	09:49	02:15	09/01/2018	09:49	02:15	10/01/2018	09:49	02:15	09:41
2017-2018	11	F	Adulte	3	chouquette	06/01/2018	04:58	02:35	07/01/2018	09:43	01:54	08/01/2018	09:49	02:15	09/01/2018	09:49	02:15	10/01/2018	09:49	02:15	07:06
2017-2018	12	F	Adulte	5	chouquette	06/01/2018	11:15	02:25	07/01/2018	09:43	03:35	08/01/2018	09:49	02:15	09/01/2018	09:49	02:15	10/01/2018	09:49	02:15	08:21
2017-2018	13	F	Juvenile	2	chouquette	07/01/2018	08:43	02:15	08/01/2018	09:43	03:35	09/01/2018	09:49	02:15	10/01/2018	09:49	02:15	11/01/2018	09:49	02:15	07:06
2017-2018	14	F	Juvenile	2	chouquette	07/01/2018	08:43	02:15	08/01/2018	09:43	03:35	09/01/2018	09:49	02:15	10/01/2018	09:49	02:15	11/01/2018	09:49	02:15	06:48
2017-2018	15	F	Juvenile	2	chouquette	07/01/2018	08:43	02:15	08/01/2018	09:43	03:35	09/01/2018	09:49	02:15	10/01/2018	09:49	02:15	11/01/2018	09:49	02:15	06:48
2017-2018	16	F	Juvenile	3	chouquette	16/01/2018	04:56	02:46	18/01/2018	09:41	03:02	20/01/2018	09:49	02:15	22/01/2018	09:49	02:15	24/01/2018	09:49	02:15	09:21
2017-2018	17	F	Juvenile	3	chouquette	16/01/2018	04:56	02:46	18/01/2018	09:41	03:02	20/01/2018	09:49	02:15	22/01/2018	09:49	02:15	24/01/2018	09:49	02:15	09:21
2017-2018	18	F	Adulte	3	chouquette	16/01/2018	05:52	05:07	20/01/2018	12:17	05:24	24/01/2018	09:49	02:15	28/01/2018	09:49	02:15	30/01/2018	09:49	02:15	08:53
2017-2018	19	F	Adulte	3	chouquette	16/01/2018	09:45	04:03	18/01/2018	12:17	05:24	24/01/2018	09:49	02:15	28/01/2018	09:49	02:15	30/01/2018	09:49	02:15	08:53
2017-2018	20	F	Adulte	3	chouquette	16/01/2018	09:45	04:03	18/01/2018	12:17	05:24	24/01/2018	09:49	02:15	28/01/2018	09:49	02:15	30/01/2018	09:49	02:15	08:53
2017-2018	21	F	Adulte	3	chouquette	16/01/2018	11:26	03:32	18/01/2018	11:01	02:45	20/01/2018	09:49	02:15	22/01/2018	09:49	02:15	24/01/2018	09:49	02:15	11:02
2017-2018	22	F	Juvenile	2	chouquette	17/01/2018	06:15	02:35	19/01/2018	12:52	02:28	21/01/2018	09:49	02:15	23/01/2018	09:49	02:15	25/01/2018	09:49	02:15	10:30
2017-2018	24	F	Adulte	3	chouquette	19/01/2018	04:25	03:49	21/01/2018	12:55	03:33	23/01/2018	09:49	02:15	25/01/2018	09:49	02:15	27/01/2018	09:49	02:15	06:03
2017-2018	26	F	Adulte	3	chouquette	19/01/2018	06:27	03:44	21/01/2018	12:55	03:33	23/01/2018	09:49	02:15	25/01/2018	09:49	02:15	27/01/2018	09:49	02:15	06:03
2017-2018	27	F	Adulte	3	chouquette	03/02/2018	09:21	02:44	05/02/2018	11:40	01:37	07/02/2018	09:49	02:15	09/02/2018	09:49	02:15	11/02/2018	09:49	02:15	04:21
2017-2018	28	F	Adulte	3	chouquette	03/02/2018	09:21	02:44	05/02/2018	11:40	01:37	07/02/2018	09:49	02:15	09/02/2018	09:49	02:15	11/02/2018	09:49	02:15	04:21
2017-2018	29	F	Adulte	3	chouquette	04/02/2018	06:20	03:34	06/02/2018	11:24	02:03	08/02/2018	09:49	02:15	10/02/2018	09:49	02:15	12/02/2018	09:49	02:15	06:46
2017-2018	30	F	Adulte	3	chouquette	04/02/2018	12:05	02:17	06/02/2018	09:45	02:21	08/02/2018	09:49	02:15	10/02/2018	09:49	02:15	12/02/2018	09:49	02:15	06:46
2017-2018	32	F	Adulte	2	chouquette	04/02/2018	09:48	02:07	06/02/2018	09:45	02:21	08/02/2018	09:49	02:15	10/02/2018	09:49	02:15	12/02/2018	09:49	02:15	06:46
2017-2018	33	F	Adulte	2	chouquette	05/02/2018	04:40	02:41	07/02/2018	05:27	03:37	09/02/2018	09:49	02:15	11/02/2018	09:49	02:15	13/02/2018	09:49	02:15	06:00
2017-2018	34	F	Adulte	2	chouquette	05/02/2018	09:53	02:04	07/02/2018	06:52	01:11	09/02/2018	09:49	02:15	11/02/2018	09:49	02:15	13/02/2018	09:49	02:15	06:00
2017-2018	35	F	Adulte	2	chouquette	05/02/2018	09:53	02:04	07/02/2018	06:52	01:11	09/02/2018	09:49	02:15	11/02/2018	09:49	02:15	13/02/2018	09:49	02:15	06:00
2017-2018	36	F	Adulte	2	chouquette	18/01/2018	09:37	01:59	20/01/2018	09:40	01:44	22/01/2018	09:49	02:15	24/01/2018	09:49	02:15	26/01/2018	09:49	02:15	03:25
2017-2018	37	F	Juvenile	3	chouquette	18/01/2018	04:30	03:33	20/01/2018	09:42	01:54	22/01/2018	09:49	02:15	24/01/2018	09:49	02:15	26/01/2018	09:49	02:15	03:25
2017-2018	38	F	Adulte	2	chouquette	06/01/2018	09:43	03:34	18/01/2018	11:39	03:06	20/01/2018	09:49	02:15	22/01/2018	09:49	02:15	24/01/2018	09:49	02:15	06:56
2017-2018	39	F	Adulte	2	chouquette	06/01/2018	09:43	03:34	18/01/2018	11:39	03:06	20/01/2018	09:49	02:15	22/01/2018	09:49	02:15	24/01/2018	09:49	02:15	06:56
2017-2018	40	F	Adulte	2	chouquette	06/01/2018	11:26	03:31	07/02/2018	03:50	03:04	09/02/2018	09:49	02:15	11/02/2018	09:49	02:15	13/02/2018	09:49	02:15	06:40
2017-2018	41	F	Juvenile	59	chouquette	20/12/2018	14:30	02:03	29/12/2018	08:30	01:57	31/12/2018	09:49	02:15	01/01/2019	09:49	02:15	03/01/2019	09:49	02:15	04:00
2018-2019	PH502	F	Juvenile	2	chouquette	20/12/2018	14:30	02:03	29/12/2018	08:30	01:57	31/12/2018	09:49	02:15	01/01/2019	09:49	02:15	03/01/2019	09:49	02:15	04:00
2018-2019	PH504	F	Adulte	2	chouquette	18/01/2019	09:40	01:36	28/01/2019	15:30	02:29	29/01/2019	09:49	02:15	30/01/2019	09:49	02:15	31/01/2019	09:49	02:15	04:05
2018-2019	PH507	F	Adulte	2	chouquette	05/02/2019	15:42	01:49	12/02/2019	09:46	01:18	19/02/2019	09:49	02:15	26/02/2019	09:49	02:15	05/03/2019	09:49	02:15	03:07
total 2018-2019	3	F	Adulte	6	chouquette	05/02/2019	15:42	01:49	12/02/2019	09:46	01:18	19/02/2019	09:49	02:15	26/02/2019	09:49	02:15	05/03/2019	09:49	02:15	03:07
2019-2020	1	F	Adulte	2	humain et chouquette	12/01/2020	11:06	01:14	12/01/2020	NA	01:56	13/01/2020	09:49	02:15	14/01/2020	09:49	02:15	15/01/2020	09:49	02:15	02:47
2019-2020	2	F	Adulte	2	humain et chouquette	12/01/2020	11:06	01:14	12/01/2020	NA	01:56	13/01/2020	09:49	02:15	14/01/2020	09:49	02:15	15/01/2020	09:49	02:15	02:47
2019-2020	3	F	Adulte	2	humain et chouquette	12/01/2020	11:06	01:14	12/01/2020	NA	01:56	13/01/2020	09:49	02:15	14/01/2020	09:49	02:15	15/01/2020	09:49	02:15	02:47
2019-2020	4	F	Adulte	2	humain et chouquette	12/01/2020	11:06	01:14	12/01/2020	NA	01:56	13/01/2020	09:49	02:15	14/01/2020	09:49	02:15	15/01/2020	09:49	02:15	02:47
2019-2020	5	F	Adulte	2	humain et chouquette	12/01/2020	11:06	01:14	12/01/2020	NA	01:56	13/01/2020	09:49	02:15	14/01/2020	09:49	02:15	15/01/2020	09:49	02:15	02:47
2019-2020	6	F	Adulte	2	humain et chouquette	12/01/2020	11:06	01:14	12/01/2020	NA	01:56	13/01/2020	09:49	02:15	14/01/2020	09:49	02:15	15/01/2020	09:49	02:15	02:47
2019-2020	7	F	Adulte	2	humain et chouquette	12/01/2020	11:06	01:14	12/01/2020	NA	01:56	13/01/2020	09:49	02:15	14/01/2020	09:49	02:15	15/01/2020	09:49	02:15	02:47
2019-2020	8	F	Adulte	2	humain et chouquette	12/01/2020	11:06	01:14	12/01/2020	NA	01:56	13/01/2020	09:49	02:15	14/01/2020	09:49	02:15	15/01/2020	09:49	02:15	02:47
2019-2020	9	F	Adulte	2	humain et chouquette	12/01/2020	11:06	01:14	12/01/2020	NA	01:56	13/01/2020	09:49	02:15	14/01/2020	09:49	02:15	15/01/2020	09:49	02:15	02:47
2019-2020	10	F	Adulte	2	humain et chouquette	12/01/2020	11:06	01:14	12/0												

**Annexe 2 : Exemples de comportements exprimés par les éléphants de mer du Sud face à l'approche d'un objet nouveau ou d'un humain (captures vidéos : IPEV, Kerguelen, 2017-2020)**



# STRATÉGIES D'ADAPTATION ET PERSONNALITÉ DES ÉLÉPHANTS DE MER AUSTRAUX (*MIROUNGA LEONINA*)

---

**AUTEUR :** Caroline ROCHER

## **RÉSUMÉ :**

Cette thèse se concentre sur les éléphants de mer austraux de l'archipel de Kerguelen, en tant qu'échantillonneurs de l'océan Austral, où les effets du réchauffement climatique, comme la réduction de la banquise, sont particulièrement marqués. L'étude explore la personnalité animale en examinant comment des facteurs tels que la génétique, la plasticité comportementale, la physiologie et l'environnement social influencent les traits de personnalité chez ces animaux, notamment l'audace, l'exploration et l'activité.

À travers des tests d'approche menés pendant trois ans sur des individus en milieu naturel, incluant d'abord des juvéniles et des adultes puis des femelles adultes, cette recherche met en évidence les variations individuelles dans le comportement des éléphants de mer. Ces observations révèlent des liens potentiels entre les traits de personnalité et la capacité d'adaptation aux environnements changeants. L'étude souligne l'importance des expériences de vie et des facteurs contextuels dans le développement de la personnalité animale.

Les résultats obtenus ouvrent la voie à de futures recherches sur les syndromes comportementaux en intégrant les mécanismes physiologiques et écologiques. Cela pourrait permettre d'évaluer comment les variations environnementales et les défis d'adaptation influencent la diversité comportementale des mammifères marins. Bien que les études en milieu naturel soient plus complexes que celles en laboratoire, elles sont essentielles pour prédire comment les animaux pourraient s'adapter aux changements climatiques en reliant traits de personnalité, morphologie et succès reproducteur.

## **MOTS CLÉS :**

COMPORTEMENT - ÉLÉPHANT DE MER - PERSONNALITÉ - STYLE D'ADAPTATION - SYNDROME DU RYTHME DE VIE - PHOCIDÉ - PLASTICITÉ

## **JURY :**

Président : Pr Grégory JOUVION

Directrice de thèse : Pr Caroline GILBERT

Examineur : Dr Pascal ARNÉ

Invité : Dr Guillaume LE LOC'H

# **COPING STRATEGIES AND PERSONALITY OF SOUTHERN ELEPHANT SEALS (*MIROUNGA LEONINA*)**

---

**AUTHOR:** Caroline ROCHER

## **SUMMARY:**

This thesis focuses on the southern elephant seals of the Kerguelen Archipelago, which serve as indicators of the Southern Ocean where the effects of climate change, such as the reduction of sea ice, are particularly pronounced. The study explores animal personality by examining how factors such as genetics, behavioural plasticity, physiology, and social environment influence personality traits in these animals, including boldness, exploration, and activity.

Through approach tests conducted over three years on individuals in their natural environment, initially including juveniles and adults, followed by adult females, this research highlights individual variations in the behaviour of elephant seals. These observations reveal potential links between personality traits and the ability to adapt to changing environments. The study emphasises the importance of life experiences and contextual factors in the development of animal personality.

The results pave the way for future research on behavioural syndromes by integrating physiological and ecological mechanisms. This could help assess how environmental variations and adaptation challenges influence the behavioural diversity of marine mammals. Although field studies are more complex than laboratory research, they are crucial for predicting how animals might adapt to climate change by linking personality traits, morphology, and reproductive success.

## **KEYWORDS:**

BEHAVIOUR - ELEPHANT SEAL - PERSONALITY – COPING STYLE – PACE OF LIFE  
SYNDROME - PHOCID - PLASTICITY

## **JURY:**

Chairperson: Pr Grégory JOUVION  
Thesis Director: Pr Caroline GILBERT  
Reviewer: Dr Pascal ARNÉ  
Guest: Dr Guillaume LE LOC'H