

L'écologie en mer des Éléphants de Mer Australs au travers des isotopes stables du carbone et de l'azote

Matthieu Authier

▶ **To cite this version:**

Matthieu Authier. L'écologie en mer des Éléphants de Mer Australs au travers des isotopes stables du carbone et de l'azote. Sciences de l'environnement. Université de Poitiers, 2011. Français. NNT : . tel-00660199

HAL Id: tel-00660199
https://theses.hal.science/tel-00660199

Submitted on 16 Jan 2012

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.

UNIVERSITÉ DE POITIERS

ÉCOLE DOCTORALE GAY-LUSSAC
SCIENCES POUR L'ENVIRONNEMENT

T H È S E

Diplôme National - Arrêté du 7 août 2006

pour l'obtention du Grade de DOCTEUR

de l'UNIVERSITÉ DE POITIERS
Spécialité : Biologie de l'Environnement, des Populations, Écologie

Présentée par

Matthieu Authier

L'écologie en mer des Éléphants de Mer Australs au travers des isotopes stables du carbone et de l'azote

Directeurs de Thèse : Christophe GUINET
& Ilham BENTALEB

Effectuée au Centre d'Études Biologiques de Chizé,
Équipe Predateurs Marins

Soutenue le 21 Octobre 2011

Jury :

Rapporteur :	Andrew Parnell	-	University College Dublin
	Christophe Thébaud	-	Université Toulouse III
Directeur :	Christophe Guinet	-	Centre d'Études Biologiques de Chizé
Co-Directeur :	Ilham Bentaleb	-	Université de Montpellier 2
Président :	Didier Bouchon	-	Université de Poitiers

Remerciements

Je remercie Vincent Bretagnolle, directeur du Centre d'Études Biologiques de Chizé, de m'avoir accueilli au CEBC et permis d'effectuer ce travail de thèse.

Je remercie l'École Doctorale Gay-Lussac et l'Université de Poitiers pour m'avoir accueilli. Je remercie en particulier Mme Sylvie Perez et Sabrina Biais pour leur disponibilité et pour avoir toujours facilité les démarches administratives.

Je remercie grandement Christophe Guinet pour m'avoir encadré et fait partagé sa passion des mammifères marins. Merci de m'avoir repêché et donner la grande chance de pouvoir re-faire une thèse après mes déboires boréaux. Merci aussi d'avoir supporté mes sautes d'humeur et mes atermoiements.

Je tiens à remercier Ilham Bentaleb pour l'accueil à Montpellier ! Merci aussi à Céline Martin et Aurore Ponchon pour m'avoir aider à braver le micromill.

Je remercie également Olivier Commonwick pour la mise en forme LaTeX.

Je remercie également les chercheurs du CEBC en particulier Yves Cherel et Christophe Barbraud pour leurs conseils et leur disponibilité. Merci également à Dominique Besson, sans qui bien des choses auraient été plus compliquées.

Un merci tout particulier à mon petit JB ! Une belle rencontre, faîte sur cette bonne île d'Amsterdam, qui dure depuis... Peut-être y as tu d'ailleurs revu 'la masse' : ce brave petit V976. En tout cas, tu avais encore une fois raison : South Park pendant la rédaction de thèse, ça aide beaucoup !

Merci aussi à toi Clara, pour toute cette bonne humeur et tout ce talent ! Et pour avoir supporté ma maniaquerie (standardise ! ! ! !). Aucun doute que l'on recroisera encore autour d'une bonne graille ou pour parler RRRRrrrr !

Milles mercis à toi Quentin pour m'avoir permis de squatter ton appart pendant tout ce temps à Montpellier. Certes, cela s'est payé en soirée tri de pelotes de chouettes ! Rhââ ! Et puis surtout merci de m'avoir montré comment manipuler ces grosses bébêtes que sont les Éléphants de Mer !

Je ne sais pas non plus comment te remercier Manue pour toutes ces discussions et toutes ces interactions ! Merci aussi d'avoir été là pendant les périodes de tempêtes... Satanées matrices !

À Aurélie, Vincent, et Annette. Merci les colloques de votre soutien et bonne humeur. Ah ! Annette, le potager va mal : on aura quand même dû traiter un peu ! Vincent, il me reste encore des soupes en sachets, mais je ne crois pas les boire un jour, même à ta santé. Aurélie, ton chat fiche des roustes au mien : ça ne va pas du tout !

Merci à Sophie et Maxime, compagnons de galère des dernières heures de rédaction. Elles sont toujours extra ces petites pauses thé. Et Thibaut, je serai encore dispo pour plumer un dindon les soirs où tu t'ennuieras ! On ne laissera pas crever la viande !

Merci à la "Guinet's Team" : Anne-Cécile (à la découverte des Éléphants Mer ! Pas toujours facile mais on en est revenu !), Morgane (bonnes bestioles que tes otaries), Cédric (alors ça gam ?), Paul (sales bêtes que tes orques), Flore (dommage pour le dernier Pot-pot...), Adrien, Guillaume, Marie, et Cécile.

Merci à la Team agropip aussi pour la bonne humeur : Boen, Adrien, Vincent.

Et au fait Amélie, merci encore pour la Love room ! On retourne quand tu veux se baigner dans une eau à 10° avec Ibou !

Une pensée bien particulière aux gens que je néglige depuis trop longtemps avec mes histoires de sciences. En premier lieu mes amis VCAT, Jean-Marie, Odile, Anne et Vincent (et Manon ! ! !).

À Alicia et Mila, I still treasure your friendship, my preciousss ! J'espère que Mila se souvient bien de comment on fait la loutre.

À Paul et Claire, merci d'ouvrir encore votre porte parisienne à ce sauvage des Deux-Sèvres.

Anaïs, Thomas et Luka.... j'ai honte de mon silence !

Un immense merci à Lusignan : Tata Claudie et Tonton Jean-Paul ; Sébastien (merci de subvenir à la recherche avec ton jardin !), Florence, Antoine, et Adèle ; Florian, Pauline et Augustin ; Pauline.

Une pensée toute particulière à Joss et Delphin, Cathy et Domi, Xavier, Christine, Noémie, Aïcha : la joyeuse bande du 18 rue Rivals ! Merci de ces soirées incroyables !

Enfin, merci à mon petit frère, Stéphane et à mes parents, Gérard et Rolande de supporter mes longues absences et mes longs silences depuis 10 ans... Je n'aurai jamais pu faire tout ce que j'ai pu sans votre éternel soutien.

Et merci à toi Grégory, d'être là aujourd'hui et demain.

Nous devons toujours nous souvenir que nous n'observons jamais la Nature elle-même, mais seulement cette nature que nos méthodes entrevoient.
W. K. Heisenberg (1958)

Il apprit rapidement bien des choses, et généralisa beaucoup, de façon souvent erronée. [...]. Il s'en tira cependant, à la manière des gens de son espèce, en présentant ces généralisations comme des "essais".
Jack London (1909)

'J'ai cru comprendre que vous aviez de fortes opinions politiques.'
Je répondis : 'Oh non. Seulement des opinions extrêmes mollement maintenues.'
A.P.J. Taylor (1977)

Une autre erreur est la colère. Souvent un scientifique se courrouce, sans que cela n'arrange quoi que ce soit. Se divertir, oui, s'énerver, non. La colère touche rarement sa cible.
R. Hamming (1986)

La spécilisation des science nous a privé d'une grande part de notre passion. Nous voulions saisir les sciences dans leur intégralité, mais cette intégralité était bien trop vaste et complexe à harnacher. Bien trop rarement pouvons-nous poser les questions profondes qui nous ont amenées en premier lieu vers les sciences.
E.P. Wigner

La rage de vouloir conclure est une des manies les plus funestes et les plus stériles qui appartiennent à l'humanité. Chaque religion, et chaque philosophie, a prétendu avoir Dieu à elle, toiser l'infini et connaître la recette du bonheur. Quel orgueil et quel néant !
G. Flaubert (1863)

Table des matières

1 Introduction **1**
- 1.1 Écologie Alimentaire . . . 2
- 1.2 Étudier des Populations Sauvages . . . 4
  - 1.2.1 L'Approche dite de 'Biologging' . . . 5
  - 1.2.2 Une Approche Indirecte : les Isotopes Stables . . . 6
- 1.3 Informations Indirectes . . . 8
  - 1.3.1 Un Téléscope pour les Écologues . . . 8
  - 1.3.2 Le Statisticien comme Interprète . . . 9
- 1.4 Objectifs de cette Thèse . . . 11
  - 1.4.1 Cycle Biologique des Éléphants de Mer . . . 13
  - 1.4.2 Synopsis de la Thèse . . . 17

2 Tendance Actuelle de la Population **19**
- 2.1 Estimation de la Taille de la Population . . . 20
  - 2.1.1 Dénombrement des Femelles Reproductrices . . . 20
  - 2.1.2 Asynchronie dans la Reproduction . . . 20
- 2.2 Modélisation Hiérarchique . . . 21
  - 2.2.1 Présence à Terre des Femelles Reproductrices . . . 21
  - 2.2.2 Partition de la Variance . . . 23
  - 2.2.3 Pic de Présence et Synchronie . . . 24
- 2.3 Correction des Dénombrements . . . 28
  - 2.3.1 Phénoménologie de la Reproduction . . . 29
  - 2.3.2 Tendance Populationnelle . . . 30

3 Quête Alimentaire **33**
- 3.1 Zones d'Alimentation . . . 33
- 3.2 Isotopes Stables et Télémétrie . . . 37
  - 3.2.1 Analyse des Trajets . . . 37
  - 3.2.2 Résolution Temporelle . . . 37
  - 3.2.3 Cartographie Isotopique de l'Océan Austral . . . 42
- 3.3 Stratégies Maternelles . . . 47
  - 3.3.1 Proxy de la Valeur Sélective . . . 47
  - 3.3.2 Récolte des Données . . . 48
  - 3.3.3 Isotopes Stables du Sang . . . 49
  - 3.3.4 Stratégie Maternelle d'Approvisionnement . . . 51
  - 3.3.5 Conditions Environnementales . . . 59
- 3.4 Discussion . . . 64

4 Quête Alimentaire et Histoire de Vie **67**
4.1 Ontogénie de la Quête Alimentaire . . . 68
4.1.1 Données Transvervales . . . 68
4.1.2 Niveau Trophique des Éléphants de Mer . . . 72
4.2 Données Longitudinales . . . 75
4.3 Changements Ontogénétiques . . . 76
4.3.1 Collecte des Données . . . 76
4.3.2 Modèles à Point de Rupture . . . 78
4.3.3 Formulation Hiérarchique . . . 80
4.3.4 Résultats . . . 81
4.4 Quête Alimentaire et Longévité . . . 88
4.4.1 Longévité dans la Nature . . . 88
4.4.2 Modèlisation Jointe Données Longitudinales/Survie . . . 89
4.4.3 Résultats . . . 92
4.4.4 Conséquences à Long Terme de la Vie Juvénile . . . 94

5 Discussion Finale **97**
5.1 Information Indirecte . . . 98
5.2 Isotopes Stables et Modèles à Mélange . . . 100
5.3 Quelques Limites des Sources d'Informations Indirectes . . . 103
5.4 Perspectives . . . 106

A Statistiques Bayésiennes **109**

B Méthodes du Chapitre 2 **113**
B.1 Priors . . . 113
B.2 Distributions Alternatives au Prior Wishart Inverse . . . 114

C Méthodes du Chapitre 3 **121**
C.1 Analyses en Laboratoire . . . 121
C.2 Analyses Statistiques . . . 122
C.2.1 Résolution Temporelle . . . 122
C.2.2 Cartographie Isotopique de l'Océan Austral . . . 122
C.2.3 Stratégie Maternelle d'Approvisionnement . . . 124
C.2.4 Selection du Modèle à Mélange . . . 124
C.2.5 Une Fonction de Lien Robuste : le Robit . . . 125

D Méthodes du Chapitre 4 **129**
D.1 Analyses de Laboratoire . . . 129
D.1.1 Analyse du Sang . . . 129
D.1.2 Analyse des Dents . . . 130
D.2 Données Transversales . . . 132
D.3 Modèle à Point de Rupture Hiérarchique . . . 132
D.3.1 Priors . . . 132
D.3.2 Sélection et Ajustement des Modèles . . . 133

D.4 Modèle Joint Point de Rupture/Survie 138
D.4.1 Priors 138
D.4.2 Vérification de l'Ajustement 138
D.4.3 Stochastic Search Variable Selection 139

Bibliographie **143**

Chapitre 1

Introduction

Contents

1.1 Écologie Alimentaire 2
1.2 Étudier des Populations Sauvages 4
1.2.1 L'Approche dite de 'Biologging' 5
1.2.2 Une Approche Indirecte : les Isotopes Stables 6
1.3 Informations Indirectes 8
1.3.1 Un Téléscope pour les Écologues 8
1.3.2 Le Statisticien comme Interprète 9
1.4 Objectifs de cette Thèse 11
1.4.1 Cycle Biologique des Éléphants de Mer 13
1.4.2 Synopsis de la Thèse 17

1.1 Écologie Alimentaire

Il est entendu par quête alimentaire d'un organisme l'ensemble des comportements et des capacités à acquérir et assimiler des ressources dont l'utilisation ultérieure déterminera la valeur selective, ou aptitude biologique, de cet organisme. Les patrons d'utilisation de ces ressources se traduisent en patrons d'histoire de vie via le processus d'allocation (Boggs, 1992; Stearns, 1989). Alors que l'allocation des ressources à différentes fonctions biologiques est un processus intra-individuel, la quête alimentaire est quant-à-elle un processus inter-individuel (Graphique 1.1). Lorsque les ressources sont limitées, les organismes devront faire face à des compromis d'allocation : par exemple allouer temps et énergie à la reproduction peut entraîner une réduction des ressources dévouées à la croissance somatique ou la survie (Pianka, 1976; Stearns, 1989). La quête alimentaire est donc cruciale puisqu'elle détermine dans quelle mesure les organismes feront face à de tels compromis, soit parce que certaines ressources clés sont limitées dans l'environnement, soit parce que les individus diffèrent de par leur capacité à acquérir et extraire les ressources (van Noordwijk and de Jong, 1986). Alors que la compétition inter-individuelle découle d'une limitation globale des ressources, une capacité différentielle à extraire les ressources du milieu ne présuppose pas que ces ressources soient limitées. De telles différences pourraient dés lors refléter la qualité des individus, qualité signifiant ici un trait phénotypique, donc observable, corrélé de manière positive à la valeur selective (Cam et al., 2002; Bergeron et al., 2011).

Cette relation étroite entre quête alimentaire et traits d'histoire de vie préconise de connaître dans le détail l'écologie alimentaire des organismes afin de comprendre les conséquences populationnelles des différents patrons d'histoire de vie (Cole, 1954). Néanmoins, un tel degrés de détail est difficile à obtenir et le problème est fondamentalement hiérarchique puisque qu'il résulte de l'interaction entre un niveau individuel (allocation) et un niveau populationnel (compétition) (Robinson, 2009; Cooch et al., 2002). Ainsi que le soulignent les boucles de rétroaction du Graphique 1.1, des données sur les processus à la fois intra- et inter-individuel sont nécessaires pour une compréhension exhaustive de la quête alimentaire.

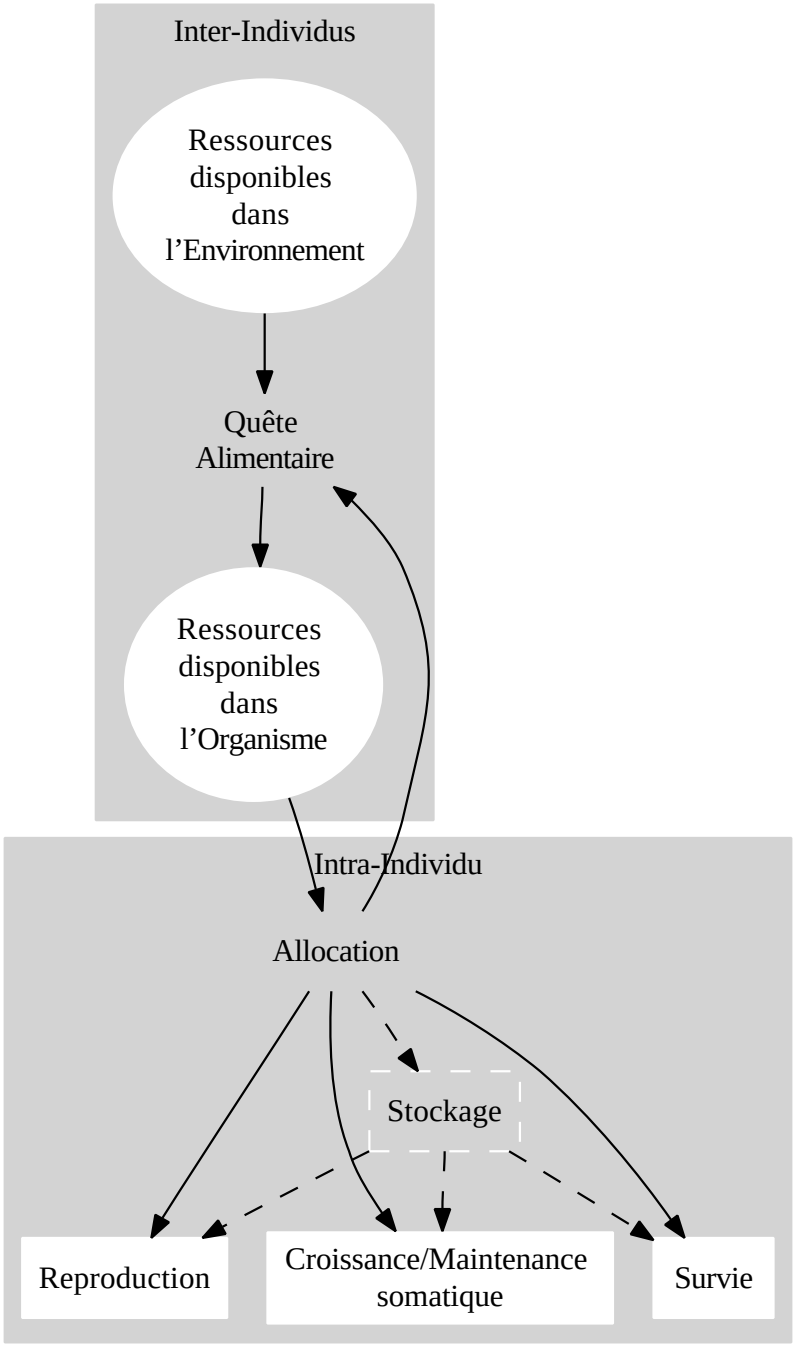


FIG. 1.1 – Niveaux d'analyse et interaction entre quête alimetaire et allocation (modifié de Boggs (1992). Dans le cas d'organismes avec une phase de dormance ou une stratégie de reproduction sur capital, il existe un décalage temporel entre acquisition et utilisation des ressources extraites du milieu.

1.2 Étudier des Populations Sauvages

Dans le milieu naturel, les ressources environnementales fluctuent généralement autant dans l'espace que dans le temps (Boggs, 1992). Une telle hétérogénéité structure la 'scène écologique' sur laquelle les organismes évoluent. La quête alimentaire peut ainsi être appréhendée comme un problème d'optimisation : puisque l'environnement au sens large, c'est-à-dire biotique et abiotique, impose certaines contraintes, comment les organismes s'adaptent-ils à ces contraintes pour une efficacité maximale des comportements de quête alimentaire ? L'efficacité peut se définir comme un taux d'énergie (ressources) extraite par unité de temps. Un lien causal entre aptitude biologique (la capacité des organismes à survivre et à contribuer des descendants viables à la génération suivante) et efficacité est alors supposé exister. Cette seconde hypothèse (la première étant que les organismes sont décrits adéquatement comme agents maximisateurs d'une fonction d'utilité) est le plus souvent nécessaire pour contourner l'épineux problème d'estimer directement une aptitude biologique (Link et al., 2002; Metcalf and Parvard, 2006). L'aptitude biologique est communément définie comme la monnaie de la sélection naturelle, c'est-à-dire comme un trait latent (ou inobservable directement, peut-être même un trait multi-dimensionel) indiquant le taux de propagation de génotypes au cours des générations (Link et al., 2002). Cette définition est rétrospective et rend difficile[1] l'estimation d'une aptitude biologique pour des individus encore vivants, qui ne se sont pas encore reproduits, *etc.*

La théorie de l'Approvisionnement Optimal ('Optimal foraging theory', MacArthur and Pianka (1966)) utilise ainsi un critère d'optimalité pour juger le mérite d'une stratégie de quête alimentaire par rapport à une autre. Dans ce cadre conceptuel, la quête alimentaire de plusieurs organismes contemporains peut donc être mesurée et comparée en terme d'efficacité. Toutefois, même en laissant de côté les problèmes philosophiques sous-jacent aux approches d'optimisation en biologie (par exemple Gould and Lewontin (1979); Sakar (2005); Depew (2010)), le biologiste de terrain continue de faire face à des problèmes pratiques pour mesurer *in natura* les comportements de recherche alimentaires d'animaux sauvages.

[1] mais non impossible pour autant (Link et al., 2002; Link and Barker, 2009)

1.2.1 L'Approche dite de 'Biologging'

Les challenges posés par l'étude d'animaux sauvages dans leur milieu naturel se sont érodés au cours des 20 dernières années durant lesquelles l'utilisation d'enregistreurs miniatures posés directement sur les organismes s'est considérablement développée (voir par exemple, Péron et al. (2010)) pour aboutir à ce qui est communément appelé la "révolution du biologging" (Ropert-Coudert and Wilson, 2005). Par le biais de méthodes télémétriques et d'analyses de trajectoire, la quête alimentaire s'infère à partir des mouvements dans l'espace des animaux sauvages (Jonsen et al., 2007; Patterson et al., 2008) même si, dans la plupart des cas, la nature des ressources consommées n'est pas directement connue (voir Davis et al. (1999) pour un contre exemple). Ces énormes progrès en miniaturisation signifient qu'il est désormais possible d'équiper des animaux aux moeurs aussi cryptiques que des anguilles (Aarestrup et al., 2009) ou des tortues aquatiques (Hart and Fujisaki, 2010). Hebblewhite and Haydon (2010) discutent de manière critique les impressionnants succés du 'biologging', et mettent en évidence plusieurs angles morts dans la révolution. Avec un ton délibéremment provocateur, Hebblewhite and Haydon (2010) haranguent les biologistes de distinguer entre ce qui est impressionnant et ce qui est important au fur et à mesure que grandit 'la montagne de données comprenant des millions de localisations'. Alors que ces données de locations sont toujours plus nombreuses et précises, le nombre d'animaux qui peuvent être ainsi équipés reste modeste, sinon faible, d'un point de vue statistique (voir Block et al. (2011) pour un contre-exemple).

Ce dernier point peut poser problème dés lors que l'on souhaite généraliser un patron observé sur un échantillon à l'ensemble de la population. Si aboutir à des décisions de conservation est un des buts de l'étude de 'biologging' (Thiebot, 2011), cette capacité à pouvoir généraliser est hautement désirable. Par exemple, Wakefield et al. (2011) ont analysé les comportements de quête alimetaire des Albatros à Sourcils Noirs (*Thalassarche melanophrys*). Leurs inférences concernaient l'ensemble de la population mondiale, estimée à quelques $\approx 600,000$ couples, mais proviennaient d'un échantillon de 163 individus suivis sur une période de 10 ans. Cet exemple illustre que des considérations d'ordre statistique ne peuvent être facilement écartées avec l'approche de 'biologging'.

1.2.2 Une Approche Indirecte : les Isotopes Stables

A l'opposé de l'approche de 'biologging' en terme de coûts financiers, se situe une approche indirecte consistant à mesurer dans divers échantillons biologiques le ratio naturel d'isotopes stables d'éléments chimiques (tels le carbone, l'azote, le soufre, l'hydrogène, l'oxygène, etc...). En effet, depuis les travaux fondateurs de DeNiro and Epstein (1978, 1981) et Fry et al. (1978), l'utilisation d'isotopes stables pour inférer et révéler les liens écologiques unissant les espèces est allée grandissante en écologie (West et al., 2006). Ces premières études démontrèrent comment la composition isotopique de consommateurs reflétait la composition isotopique de leur proies ; ce qui amène souvent à décrire cette approche comme l'incarnation scientifique du principe "on est ce que l'on mange". La connaissance des proies permet de prédire la composition isotopique des consommateurs (Norman et al., 2009).

Notation Isotopique Standard

En géochimie isotopique, l'abondance des isotopes se calcule relativement à un standard international. Cette abondance relative s'exprime par la "notation delta", dénotée par δ, dont l'unité est le pour mille (‰). Soit X l'élément chimique considéré (dont le nombre atomique est n et dont l'isotope lourd a m pour nombre atomique), la "notation delta" de X est $\delta^m X$:

$$\delta^m X = 1000 \times \left(\frac{R_{sample}}{R_{standard}} - 1\right)$$

où R_{sample} et $R_{standard}$ symbolisent les $\frac{^mX}{^nX}$ ratios de l'échantillon biologique et du standard international respectivement.

Pour le carbone le standard international est la Pee-Dee-Belemnite de Vienne, et celui de l'azote est le N_2 atmosphérique.

L'interaction de divers processus physiques, biologiques et chimiques va déterminer les valeurs des ratios isotopiques que l'on peut mesurer dans des échantillons biologiques. Sans connaître exactement ces processus, il est possible d'en prendre avantage pour pister le flux de nutriments au travers de réseaux trophiques (Peterson and Fry, 1987; West et al., 2006). Les éléments chimique C, N, S, H, et O ont tous plusieurs isotopes due à un nombre variable de neutrons dans leur noyau (Fry, 2006). L'isotope le plus léger est aussi le plus réactif, un phénomène appelé fractionnement[2] (Fry, 2006). Par exemple, l'isotope léger de l'azote ^{14}N est préférentiellement excrété alors que l'isotope lourd ^{15}N est quant-à-lui retenu dans l'organisme. Il résulte de cette réactivité différentielle un enrichissement prévisible du ratio ^{15}N sur ^{14}N entre proies et prédateurs (Kelly, 2000). Ainsi, la valeur de δ^{15}N est utilisée par les écologues en vue d'inférer le niveau trophique des organisms (Post, 2002; Vanderklift and Ponsard, 2003).

[2]Le fractionnement peut-être chimique ou physique. Voir http://en.wikipedia.org/wiki/Stable_isotope.

Les isotopes du carbone sont quant-à eux utilisés pour pister l'origine des flux de matières carbonées dans les écosystems (Kelly, 2000; Peterson and Fry, 1987; West et al., 2006). Il existe plusieurs voies métaboliques chez les végétaux photosynthétiques dont les deux principaux sont les plantes en C_3 ou en C_4 selon le nombre de carbones du composé issu de l'assimilation du CO_2 atmosphérique. Les valeurs isotopiques de ces plantes sont distinctes : les plantes en C_3 ont une valeur plus faible que celle en C_4, ce qui permet dans certains cas d'inférer le régime alimentaire probable d'un consommateur (Parnell et al., 2010; Semmens et al., 2009). Il existe des gradients isotopiques naturels entre les réseaux trophiques marins et terrestres (Schoeninger and DeNiro, 1984; Hobson et al., 1994), entre les écosystèmes néritiques et océaniques (Rau et al., 1982; Hobson et al., 1994), entre les écosystèmes benthiques et pélagiques (France, 1995) ou encore entre les eaux marines de hautes et basses latitudes (Rau et al., 1982, 1989).

Le carbone ($\delta^{13}C$) et l'azote ($\delta^{15}N$) sont de loin les éléments les plus étudiés en écologie (Kelly, 2000; West et al., 2006) : en effet, ces deux éléments nous informe 1) sur l'origine des proies assimilées par un consommateur, c'est-à-dire sur la localité de sa recherche alimentaire ; et 2) sur la position trophique de ce consommateur au sein du réseau trophique. Les progrès réalisés en spectrophotométrie de masse autorisent à l'heure actuelle l'utilisation d'infime quantité de matière biologique pour en mesurer la composition isotopique. Il en résulte une grande force de cette approche pour l'écologie : cette technique est faiblement invasive. Des échantillons de tissus biologiques tels du sang, du muscle, des griffes, des plumes *etc* peuvent facilement être prélevés sur un large panel d'animaux sauvages, et même des espèces menacées (par exemple Jaeger (2009); Thiebot (2011)), afin d'étudier de manière indirecte leur écologie alimentaire.

Un étude particulièrement illustrative de l'approche isotopique en écologie est celle de Popa-Lisseanu et al. (2007) qui ont mis en évidence que des chauves-souris, les Grandes Noctules (*Nyctalus lasiopterus*), s'alimentaient de passereaux migrateurs à certaines époques de l'année. En quantifiant les variations saisonnières des isotopes stables du sang de Grandes Noctules, Popa-Lisseanu et al. (2007) ont ensuite comparé ces valeurs à celles de proies potentielles telles des insectes ou des oiseaux. Les Grandes Noctules pouvaient chasser en vol des passereaux forestiers mais cela n'était visible via les valeurs isotopiques qu'au moment des migrations saisonnières de ces oiseaux. Cette étude résume parfaitement l'attractivité de la technique isotopique en écologie : ces chauves-souris sont de petits mammifères volants qui se nourrissent la nuit, des caractéristiques écologiques qui ne facilitent pas l'observation directe. Ainsi, l'étude des isotopes stables se prête tout particulièrement aux espèces aux moeurs cryptiques (Reich et al., 2007).

1.3 Informations Indirectes

Les isotopes stables tels qu'ils sont utilisés en écologie permettent donc de pister les flux de matière dans les réseaux trophiques. En s'appuyant sur l'existence de gradients isotopiques naturels, il est donc possible d'étudier le comportement de recherche alimentaire de consommateurs. Toutefois, il découle de cette dépendence vis-à-vis de gradients naturels que la nature des données isotopiques récoltées sur le terrain et dans le milieu naturel est plus observationelle qu'expérimentale (Sagarin and Pauchard, 2010). Les informations fournies par les isotopes stables sont donc indirectes du fait que l'identité précise ou l'origine géographique exacte des proies n'est pas connue, mais peut néanmoins être inférées. Comme l'illustre le cas du Grand Noctule, l'utilisation des isotopes stables en écologie est particulièrement à-propos dès lors que l'observation directe est peu pratique ou compromise.

1.3.1 Un Téléscope pour les Écologues

Une métaphore pour décrire les isotopes stables serait celle du téléscope permettant aux écologues de scruter jusqu'aux recoins les plus inaccessibles où les animaux s'alimentent[3]. Cette comparaison rappelle superficiellement l'histoire de Galilée et de la découverte des satellites de Jupiter, et il est possible que l'analogie ne soit pas si incongrue. En effet, alors qu'il utilisait son téléscope pour noter ses observations, Galilée ne disposait pas de théorie en optique capable d'expliquer ce qu'il voyait à travers sa lunette (Kuhn, 1996). Cette lacune attisa la suspiscion de ses contemporains (tout comme Darwin ne pouvait énoncer une théorie satisfaisante de l'hérédité qui aurait convaincu ses critiques (Stanford, 2006)). Cela n'est pas le cas avec les isotopes stables : le fractionnement résulte de réactions chimiques et ne souffre pas d'un déficit de théorie ou d'expériences (Fry, 2006). Cependant, il reste des zones d'ombres quant-aux mécanismes exacts qui déterminent les valeurs isotopiques observées dans les espèces sauvages (Gannes et al., 1997; Martìnez del Rio et al., 2009; Wolf et al., 2009*b*), en particulier pour tout ce qui concerne les facteurs d'enrichissement[4] (Vanderklift and Ponsard, 2003; Caut et al., 2009; Perga and Grey, 2010; Auerswald et al., 2010; Caut et al., 2010; Ellison and Dennis, 2010). Des analyses reposant sur les isotopes stables, telles les estimations de régime alimentaire au moyen de modèles à mélange (Parnell et al., 2010), sont extrêment sensibles à ces facteurs d'enrichissement qui restent mal connus dans la plupart des cas (Bond and Diamond, 2011).

[3] Il est instructif de noter que le système de suivi satellitaire Argos porte le nom d'un personnage mythologique capable de voir partout en permanence.

[4] Un facteur d'enrichissement, noté ΔX, est la différence entre la valeur en $\delta^m X$ d'un consommateur et de sa proie, où X est l'élément chimique étudié.
Soit $\Delta X = \delta^m X_{\text{consummateur}} - \delta^m X_{\text{proie}}$.

De par la nature indirecte des informations que nous fournissent les isotopes stables, nous avons pris le parti dans ce travail de thèse d'analyser ce type de données en s'appuyant à la fois sur des connaissances préalables conséquentes et sur des traitements statistiques sophistiqués. Le choix d'utiliser des méthodes statistiques complexes résulte de notre volonté de tenir compte des différentes sources de variations pouvant affecter les ratios isotopiques mesurés. Le premier point est trivial dans le sens où toutes les études en écologie utilisant la technique des isotopes stables ne sortent pas *ex nihilo* et utilisent les connaissances préalables. Toutefois l'utilisation d'analyses statistiques sophistiquées est moins courante mais non moins pertinente une fois que l'on réalise bien que les isotopes stables sont utilisés pour inférer des états latents ou inobservables (la quête alimentaire), eux même sous l'influence potentielle de nombreux facteurs. Il apparaît donc nécessaire d'utiliser des outils statistiques sur mesure pour aboutir à de solides et lumineuses inférences[5].

1.3.2 Le Statisticien comme Interprète

Après tout, les statistiques servent à connaître l'inconnu.
Meng (2000)

–

Les statistiques sont une langue pour interprétrer une autre langue.
Ellison (2004*b*)

Quantifier la contribution de différentes sources de variation est l'une des tâches des analyses statistiques. Ainsi, même les approches de 'biologging' reposent solidement sur des modèles statistiques sophistiqués : les modèles Espace-État permettent par exemple de séparer l'erreur de mesure des instruments télémétriques des autres sources de variation lors de l'analyse des mouvements des animaux (Jonsen et al., 2003; Patterson et al., 2008). Les modèles de partition de la variance sont utilisés de manière routinière en génétique quantitative pour séparer les contributions génétiques des contributions environnementales (Lynch and Walsh, 1998), et sont désormais un outil de plus pour l'étude de populations sauvages pour lesquelles les données sont souvent plus observationnelles qu'expérimentales (Kruuk, 2004; Browne et al., 2007; Authier et al., 2011*a*). Les ordinateurs de bureau modernes disposent d'une puissance de calculs impressionnante, qui, une fois couplée à la disponibilité de programmes statistiques libres comme le language `R` (R Development Core Team, 2009), signifie qu'il n'a probablement jamais été aussi accessible d'ajuster des modèles statistiques sophistiqués adaptés aux questions scientifiques.

[5] Je pense cela être particulièrement vrai dés lors que l'on étudie des animaux sauvages dans leur milieux naturels où la marge de manoeuvre expérimentale est typiquement étroite, voire inexistante. La situation dans un laboratoire où différentes sources de variations peuvent être neutralisées est complétement différente.

Néanmoins, on peut remarquer qu'en ce domaine, les analyses de données isotopiques ne font usage que trop rarement de ces avantages (mais voir Semmens et al. (2009); Parnell et al. (2010); Ward et al. (2011); Jackson et al. (2011) pour des contre-exemples) ; et trop souvent l'accent est mis sur les tests d'hypothèses plutôt que sur l'estimation (Ellison and Dennis, 2010). Un défaut de ces tests est d'exagérer l'usage d'hypothèses intenables, en général celles d'un effet nul de differents facteurs (Burnham and Anderson, 2002; Gelman, 2010; Nelder, 1996). Sans pour autant dénier l'importance des tests d'hypothèses dans l'avancement des connaissances scientifiques, on peut remarquer que l'estimation des effets de différents facteurs est tout aussi importante en écologie (Burnham and Anderson, 2002; Ellison and Dennis, 2010). Dans le cas des isotopes stables, si l'objectif des inférences porte sur des états inobservables, l'utilisation explicite d'un modèle statistique adapté (plutôt que par défaut) permettra sans doute mieux de répondre à cet objectif. Ainsi Hénaux et al. (2011) se sont intéressés aux routes de migration de quatres Cougars (*Puma concolor*) à travers l'Amérique du Nord. À l'aide d'une approche basée sur la vraisemblance statistique[6], Hénaux et al. (2011) purent estimer les couloirs de dispersion les plus probables des animaux à partir des valeurs isotopiques de leur griffes. De manière similaire Van Wilgenburg and Hobson (2011) ont combiné des données isotopiques à des données de Capture-Marquage-Recapture afin d'inférer la localité d'origine d'oiseaux migrateurs.

L'interprétation de données fait toujours appel à un modèle scientifique (compris ici comme une idéalisation de la "réalité") (Kuhn, 1996; Chalmers, 2006). Un tel modèle scientifique nécessite d'être traduit en un modèle statistique, qui une fois combiné aux données nous permettra de juger des mérites de différentes théories. Ce modéle statistique impose à son tour des hypothèses simplificatrices, certaines plus raisonnables que d'autres. Ces hypothèses sont un "mal nécessaire"[7] et doivent être explicitées pour être mieux critiquées (Box, 1990). Le rôle du statisticien est donc d'aider le biologiste à faire le lien entre les données, le modèle scientifique et les méthodes statistiques, et enfin d'écouter les conclusions de ce triumvirat (Graphique 1.2).

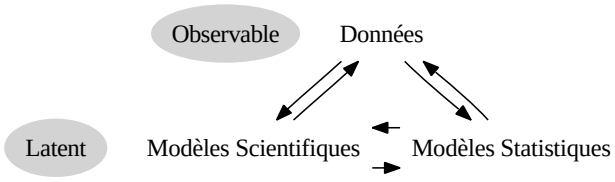


FIG. 1.2 – Interconnections entre les modèles scientifiques, statistiques et les données (modifé de Kass (2011).

[6] voir Annexe A

[7] même les approches dites non-paramétriques ou le 'bootstrap font des hypothèses restrictives (Efron, 1979; Rubin, 1981; Johnson, 1995; Fagerland and Sandvik, 2009).

Savoir remettre son travail en question est une part essentielle de toute recherche scientifique (Box, 1990; Gelman and Shalizi, 2010; Kass, 2011) qui permet d'identifier les zones d'ombres restantes[8]. Pour ces raisons nous avons privilégié dans ce travail une approche Bayésienne car cette approche permet avec une certaine facilité de tenir compte de nombreuses sources de variations tout en ajustant des modèles sophistiqués adaptés aux données à analyser. Le principal défaut actuel de l'approche est la difficulté de sélectionner un modèle (Jordan, 2011). Une conséquence de ce probl'eme est que nous avons dû faire appel à des procédures peu familière, et parfois exotiques, afin de choisir un modèle sur lequel baser nos inférences. Des introductions accessibles aux méthodes Bayésiennes, ainsi qu'un large panel d'applications, sont fournies par Gelman et al. (2003); Gelman and Hill (2007); Gill (2009) et par MacCarthy (2007); Link and Barker (2009) pour l'écologie en particulier. Une très brève et superficielle exposition du principe des statistiques Bayésienne est décrite en Annexe A.

1.4 Objectifs de cette Thèse

Les objectifs de cette thèse sont d'étudier au moyen des isotopes stables l'écologie alimentaire d'un prédateur marin : l'Éléphant de Mer Austral (*Mirounga leonina*, Linnée 1758, Graphique 1.3) se reproduisant sur les îles Kerguelen (49°30' S, 69°30' E) dans l'Océan Austral. Les moeurs cryptiques de ce phoque - il peut passer jusqu'à 80% de sa vie en mer (McIntyre et al., 2010), dont plus de 90% immergé (Hindell et al., 1991) - rendent l'utilisation des isotopes stables tout particulièrement attractive.

[8] ou nos erreurs ! On pourra voir à ce sujet l'amusante présentation de Kathryn Schulz : http://www.ted.com/talks/lang/eng/kathryn_schulz_on_being_wrong.html



FIG. 1.3 – L'Éléphant de Mer Austral : un mâle reproducteur, une femelle et un veau sur la plage de Ratmanoff des îles Kerguelen (Credit : M. Authier 2009).

1.4.1 Cycle Biologique des Éléphants de Mer

L'Éléphant de Mer Austral est l'espèce contemporaine de pinnipèdes la plus grande au monde, et également l'espèce avec le plus fort dimorphisme sexuel observé chez les mammifères (Laws, 1953). Les Éléphants de Mer adultes passent la majeure partie de leur vie en mer et ne reviennent à terre que pour deux occasions : la reproduction durant le printemps austral (Septembre-Novembre) et la mue durant l'été austral (Janvier-Février) (Laws, 1960). Au printemps, les femelles se regroupent en des colonies très denses et mettent au monde un unique petit qu'elles sèvreront en 3 semaines à peine avant de repartir en mer. L'oestrus des femelles intervient peu avant le sevrage du petit et les femelles sont donc fécondées avant de reprendre la mer. Elles effectuent alors un court voyage en mer de l'ordre de 2 ou 3 mois pour restaurer leur condition corporelle. En effet, la lactation est très coûteuse en énergie : une femelle moyenne perd un tiers (et jusqu'à la moitié pour certaines) de sa masse corporelle durant les trois semaines de soins qu'elles prodiguent à son petit, ce qui correspond à une perte moyenne de 8 kg par jour (Arnbom et al., 1997). Le second retour à terre des femelles commence en janvier pour la mue et les animaux se regroupent en colonies de plus faibles densités que lors de la reproduction. Ces colonies comprennent à la fois des mâles juvéniles et des femelles : les mâles adultes et reproducteurs arrivent en effet plutôt vers la fin de l'été (Laws, 1960; Ling and Bryden, 1981). Le cycle biologique des femelles est résumé sur le Graphique 1.4. Lorsque les animaux sont à terre, ils jeûnent : la quête alimentaire est donc séparée à la fois dans le temps et dans l'espace de la reproduction ou de la mue.

Le graphique 1.4 met en évidence une différence flagrante entre les durées des deux séjours en mer qui ponctuent le cycle des Éléphants de Mer : le voyage en mer post-reproduction est $\approx$ 3 à 4 fois plus court que le voyage en mer post-mue, qui dure 7 à 8 mois. Les Éléphants de Mer sont donc moins contraints en temps pour le voyage en mer après la mue que pendant le voyage en mer après la reproduction, voyage durant lequel les animaux doivent rapidement restaurer leur condition corporelle avant un second jeûn.

Une question récurrente autour de cette espèce est celle des causes du déclin de la population observée dans les années 1970 (Guinet et al., 1999; McMahon et al., 2005*a*). Une forte diminution des effectifs de la population des Éléphants de Mer Austraux a été observée sur les principaux sites de reproduction du Sud de l'Océan Indien (les îles Kerguelen) et du Sud de l'Océan Pacifique (île Macquarie, 54°30' S, 158°57' E), mais pas sur ceux du Sud de l'Océan Atlantique (île de la Géorgie du Sud, 54°15' S, 37°05' W) (McMahon et al., 2005*a*). Les causes sous-jacentes à ce déclin sont encore débattues, mais les hypothèses les plus sérieuses concernent l'écologie en mer de ces animaux (McMahon et al., 2005*a*; Ainley and Blight, 2009).

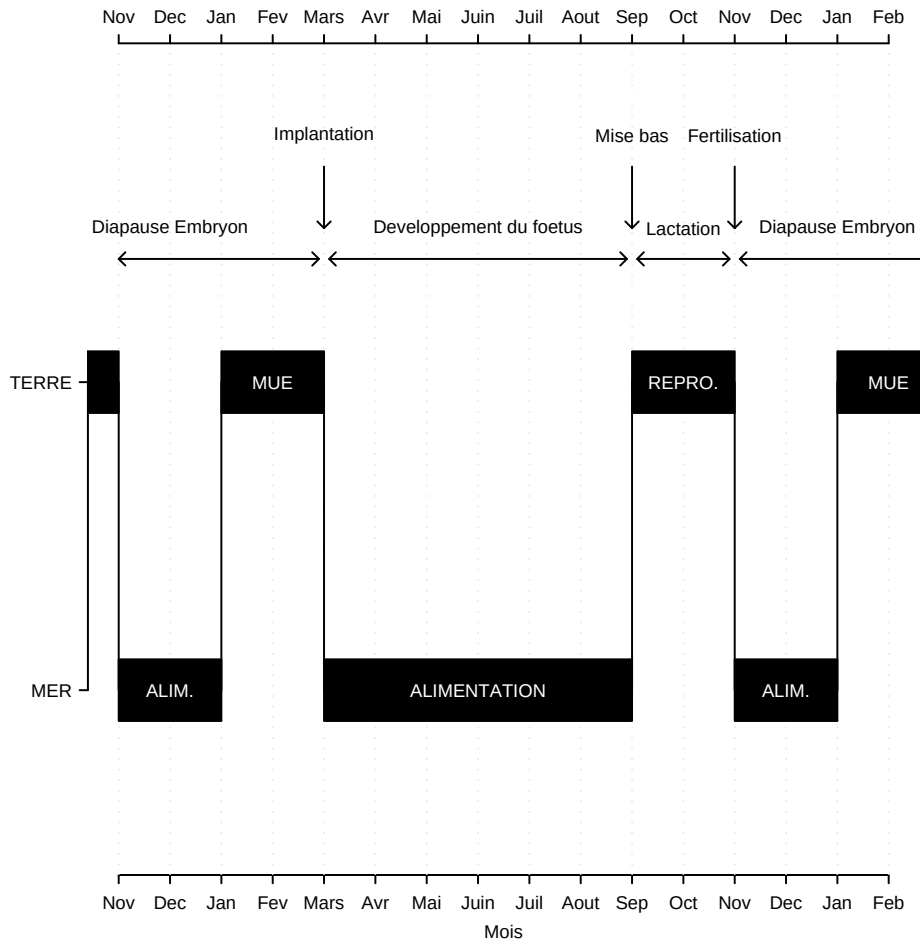


FIG. 1.4 – Représentation schématique du cycle biologique d'une femelle adulte Éléphant de Mer (modifié depuis Laws (1960)).

Alors que 30 ans plut tôt Ling and Bryden (1981) regrettaient le peu de connaissances sur les zones d'alimentation des Éléphants de Mer, la situation est tout autre à l'heure actuelle grâce à l'avènement de balises télémétriques miniaturisées (McConnell et al., 1992; Biuw et al., 2007). Une étude de 'biologging', issue d'un effort de coordination internationale, s'est intéressée à caractériser l'environnement physique où 85 Éléphants de Mer issus des principaux sites de reproduction mentionnés plus haut avaient amélioré leur condition corporelle au cours de leur voyage en mer (Biuw et al., 2007). Biuw et al. (2007) ont pu ainsi mettre en évidence des différences entre les sites de reproduction localisés dans le Sud de l'Océan Atlantique et les autres, notamment des temps de transit plus longs entre sites de reproduction/mue et zone d'alimentation en mer pouvant affecter le budget énergétique des animaux.

Bailleul et al. (2007*a*,*b*) et Bailleul et al. (2010) ont décrit, grâce à des données receuillies par des balises télémétriques directement posées sur les animaux, l'environnement physique que rencontraient les Éléphants de Mer des îles Kerguelen au cours de leur voyage en mer. Ces études ont alors identifié les conditions océanographiques associées à une amélioration de la condition corporelle des animaux, ainsi que les principales zones d'alimentation à large échelle. La principale limite de ces études provient du fait que les animaux équipés ne pouvaient être suivis que sur un seul voyage en mer, et que l'histoire de vie des animaux équipés était dans une large mesure inconnue. Bien que philopatriques, les Éléphants de Mer ne sont pas strictement inféodés à un site en particulier sur les îles Kerguelen : des animaux équipés sur une plage pouvaient être re-observés loin de leur site initial (Graphique 1.5). Alors que les études de 'biologging' permettent d'obtenir des données extrêmement détaillées sur un unique voyage en mer d'un animal, il est difficile de relier ces données à des données concernant l'histoire des vie des animaux, étant donné l'impossibilité logistique de mener une étude de Capture-Marquage-Recapture aux îles Kerguelen vu la grande vagilité des Éléphants de Mer (Graphique 1.5). Étudier la quête alimentaire, sa mise en place et ses conséquences sur l'histoire de vie des Éléphants de Mer est ardue, et c'est ici qu'une approche via l'utilisation des isotopes stables peut se révéler fructueuse.


0
(km)
100
0
(mi)
60
Projection UTM - WGS84 datum
OCÉAN INDIEN
Péninsule Loranchet
Péninsule Courbet
Péninsule Rallier du Baty
Péninsule Gallieni
Presqu'île Joffre
Presqu'île Jeanne d'Arc
Presqu'île Ronarc'h
Presqu'île du Prince de Galles
Presqu'île du Génie
Presqu'île de la Société de Géographie
Ile Foch
Ile Howe
Ile du Port
Ile du Prince de Monaco
Iles Leygues
Iles Nuageuses
CALOTTE GLACIAIRE COOK
MASSIF GALLIENI
Golfe des Baleiniers
Golfe Choiseul
Golfe du Morbihan
Baie Rocheuse
Baie Rhodes
Baie Accessible
Baie du Hillsborough
Baie du Noroît
Baie Norvégienne
Baie Bretonne
Baie d'Audierne
Passe de la Résolution
Passe Royale
Chenal Jean-Baptiste Charcot
Port-aux-Français
Cap Digby
Cap Ratmanoff
Cap Suzenet
Cap Cotter
Cap Marigny
Cap d'Aiguillon
Cap Louis
Cap Poincaré
Cap de la Découverte
Cap Bourbon
Cap Mac Lear
Mont Ross
Mont Wyville Thomson
Mont Tizard
Mont Ampère
Mont de la Faille
Mont Courbet
Mont de Plessis
Mont Raymond
Mont Pinart
Pic Bayonnaise
Pic Saint-Louvard
Pic Marie
Pic Richard
Pic Rallier du Baty
Pic Ronarc'h
Pic Jeanne d'Arc
Pic Gallieni
Pic Joffre
Pic Foch
Pic Loranchet
Pic Saint-Pierre
Pic Saint-Paul
Pic Saint-Jacques
Pic Saint-Jean
Pic Saint-Simon
Pic Saint-Antoine
Pic Saint-Barthélemy
Pic Saint-Thomas
Pic Saint-Philippe

1.4.2 Synopsis de la Thèse

Le Chapitre 2 s'intéressera au statut actuel de la population des îles Kerguelen, et met à jour la précédente analyse de Guinet et al. (1999) avec 10 ans de données supplémentaires. Le Chapitre 3 détaillera l'utilisation des isotopes stables pour inférer la zone d'alimentation des Éléphants de Mer. Dans un premier temps nous croiserons données isotopiques et données de télémétrie afin de valider l'approche isotopique et de quantifier ce que constitue une différence isotopique biologiquement significative. Puis, nous étudierons les conséquences de la quête alimentaire sur la valeur sélective des femelles, évaluées au travers d'un proxy : la masse au sevrage de l'unique petit des ces femelles. Il sera question de l'ontogénie de la quête alimentaire dans le Chapitre 4, question qui sera abordée par une approche transversale et longitudinale. Une telle approche longitudinale est extrêment difficile à mettre en oeuvre avec le 'biologging' et nous utiliserons ici des mesures isotopiques de tissus archives, les dents. Cette approche permettra en outre de comparer des animaux ayant vécu avant et après le déclin de la population. Enfin, nous explorerons la relation entre quête alimentaire et longévité chez les Éléphants de Mer mâles avant de conclure brièvement ce travail de thèse (Chapitre 5).

Chapitre 2

Tendance Actuelle de la Population

Contents

2.1 Estimation de la Taille de la Population 20
2.1.1 Dénombrement des Femelles Reproductrices 20
2.1.2 Asynchronie dans la Reproduction 20
2.2 Modélisation Hiérarchique 21
2.2.1 Présence à Terre des Femelles Reproductrices 21
2.2.2 Partition de la Variance 23
2.2.3 Pic de Présence et Synchronie 24
2.3 Correction des Dénombrements 28
2.3.1 Phénoménologie de la Reproduction 29
2.3.2 Tendance Populationnelle 30

Ce chapitre a été publié dans la revue *Polar Biology* :
Authier, M., Delord, K. & Guinet, C. (2011) Population Trends of Female Elephant Seals Breeding on the Courbet Peninsula, îles Kerguelen. *Polar Biology*, 34, 319-328.

2.1 Estimation de la Taille de la Population

2.1.1 Dénombrement des Femelles Reproductrices

L'estimation de la taille de la population des Éléphants de Mer est ardue du fait de leur cycle biologique (Graphique 1.4) et du peu de temps où ils sont présent à terre. Une fois qu'une femelle devient sexuellement mature vers l'âge de 3 ans (McMahon et al., 2003), ses périodes de présence à terre deviennent très prévisibles. Parce que les femelles gestantes sont forcées de mettre bas à terre et que leur probabilité de se reproduire atteint rapidement 1 avec l'âge (McMahon et al., 2003), les dénombrements de femelles reproductrices au moment du printemps austral sont les plus fiables pour estimer une tendance populationnelle. En effet, seul un petit nombre de mâles (les pachas) se reproduit avec un très grand nombre de femelles (Jones, 1981), ce qui rend le dénombrement des mâles reproducteurs très variable. Des dénombrements effectués au moment de la reproduction ne tiennent pas compte des individus non-reproducteurs, mais ce biais est bien moindre chez les femelles que chez les mâles qui ne se reproduisent pas avant l'âge de 8 ou 9 ans (Jones, 1981). La densité des harems de femelles est en général tellement élevée que ces dénombrements sont sujets à une erreur d'observation non-négligeable. Si ces erreurs ne sont pas prises en compte explicitement, elles pourraient se confondre avec un vrai signal biologique et donner lieu à des inférences infondées (Hovestadt and Nowicki, 2008).

2.1.2 Asynchronie dans la Reproduction

Le retour des femelles pour donner naissance à leur unique petit s'étale sur une période de 2 mois, mais chaque femelle ne reste en moyenne que 3 ou 4 semaines à terre (Van Aarde, 1980). Comme la période durant laquelle a lieu la reproduction excède la durée moyenne du séjour à terre d'une femelle, il est impossible d'obtenir un recensement exhaustif des femelles reproductrices. Le nombre total de femelles reproductrices doit donc être estimé puisqu'il n'est pas observable directement. Les Éléphants de Mer femelles se regroupent en harems de taille variable, et ces harems évoluent au cours de la saison de reproduction. Tous les harems des îles Kerguelen ne peuvent être recensés simultanément au vu de la taille de l'archipel (environ 7,200 km^2 dont 2,800 km de côtes littorales). Ainsi les dénombrements sont intrinsèquement entachés d'une variabilité spatio-temporelle. Une autre source de variation est l'erreur de comptage faîte par les biologistes de terrain.

Un des objectifs de cette thèse était de mettre à jour la tendance de la population des Éléphants de Mer des îles Kerguelen. La dernière analyse des tendances populationnelles pour les îles Kerguelen est celle de Guinet et al. (1999) qui se demandaient au vu des données si cette phase de déclin était finie. Nous nous proposons ici de mettre à jour cette analyse avec 10 ans de données supplémentaires.

2.2 Modélisation Hiérarchique

2.2.1 Présence à Terre des Femelles Reproductrices

Il existe à ce jour plusieurs modèles décrivant le patron asynchrone de retour à terre des Éléphants de Mer (Van Aarde, 1980; Pascal, 1981; Rothery and McCann, 1987). Parmi ces modèles, celui de Rothery and McCann (1987) utilisent 4 paramètres biologiquement interprétables, ce qui le rend tout particulièrement attractif. En effet, ce modèle est paramétré en fonction du nombre total de femelles reproductrices (N_{max}) et d'une proportion variable en fonction du jour dans la saison de reproduction. Cette proportion (p), qui par définition varie entre 0 et 1, est représentée par une courbe en cloche qui varie en fonction de la date du dénombrement (t). Elle est centrée sur le jour de présence maximale des animaux (μ), son évasement dépend de la synchronicité des femelles (σ) et de la durée moyenne du séjour à terre d'une femelles (S). Cette proportion s'interprète comme la résultante du nombre de femelles rentrées se reproduire avant la date t, Arr_t, moins le nombre de femelles qui sont déjà reparties à cette date t, Dep_t. Pour un dénombrement effectué à la date t :

$$N_t = N_{max} \times p(t, \mu, \sigma, S) \tag{2.1}$$

avec

$$\begin{aligned} p(t, \mu, \sigma, S) &= \text{Arr}_t - \text{Dep}_t \\ \text{Arr}_t &= \Phi\left(\frac{t-\mu}{\sigma}\right) \\ \text{Dep}_t &= \Phi\left(\frac{t-S-\mu}{\sigma}\right) \\ \Phi(.) &\text{ est la fonction de répartition d'une loi normale standardisée.} \end{aligned}$$

L'ensemble des paramètres $(N_{max}, \mu, \sigma, S)$ ne peuvent pas être tous estimés par le même jeu de données[1] (Rothery and McCann, 1987; Galimberti and Sanvito, 2001; Condit et al., 2007). Van Aarde (1980) a estimé le séjour moyen d'une femelle à terre, S, à 28 jours avec une incertitude de $\sqrt{5}$ jours : une femelle à terre attend em moyenne 5 ± 2 jours avant de mettre bas, puis sèvre son petit en 23 ± 1 jours. Si des estimations des paramètres μ et σ sont disponibles, alors pour un dénombrement effectué à la date t, il est possible de calculer le nombre total de femelles reproductrices $N_{max} = \frac{N_t}{p(t, \mu, \sigma, S)}$. Des recensements des femelles reproductrices sont entrepris au moment du printemps austral depuis les années 1950 sur la Péninsule Courbet aux îles Kerguelen (Figure 2.1). Ce dénombrement correspond à un transect de 80 km de long effectué à pied, ce qui interdit de le réaliser en une seule journée. Néanmoins, si nous disposons de bonnes estimations de μ et σ, alors le nombre total de femelles reproductrices peut être estimé à l'aide d'un seul dénombrement effectué à une date t arbitraire.

[1] Tous les paramètres de l'Équation 2.1 ne sont pas identifiables.


0
(km)
100
0
(mi)
60
Projection UTM - WGS84 datum
OCÉAN INDIEN
Péninsule Loranchet
Ile Foch
Presqu'île Joffre
Golfe des Baleiniers
Cap Cotter
Cap Digby
Cap Sandwich
Cap Ratmanoff
Péninsule Courbet
Port-aux-Français
Molloy
CALOTTE GLACIAIRE COOK
Péninsule Rallier du Baty
Péninsule Gallieni
MASSIF GALLIENI
Presqu'île Ronarc'h
Presqu'île Jeanne d'Arc
Ile du Prince de Monaco
Ile de l'Ouest
Golfe du Morbihan
Presqu'île du Prince de Galles
Baie Norvégienne
Passe Royale
Baie Rocheuse
Baie Bretonne
Baie d'Audierne
Baie du Noroît
Baie du Hillsborough
Baie Accessible
Golfe Choiseul
Passe de la Résolution
Iles Nuageuses
Iles Leygues
Ile Howe
Ile du Port
Ile Bellouard
Ile Maroun
Ile Violette
Ile de Castries
Iles Dauphine
Iles Denis
Iles Ternay
Ile du Roland
Ile de Croÿ
Ile Clugny
Cap d'Aiguillon
Cap Marigny
Cap Louis
Cap Poincaré
Cap de la Découverte
Cap Bourbon
Cap Mac Lear
Cap des Ecueils
Cap des Rochers
Chenal Jean-Baptiste Charcot
Pointe de l'Arche des Kerguelen
Roches Glass
Ile Rondé
Iles de Boynes
Presqu'île du Gausse
Presqu'île de la Société de Géographie
Presqu'île du Fabrin
Presqu'île de Cornouaille
Presqu'île du Cerisel
Presqu'île du Bouquet de la Croix
Mont Ross
Mont Wyville Thomson
Mont Tillard
Mont Crozier
Mont Raymond
Mont Pinnet
Mont de la Faille
Mont de Fourcroy
Mont de Lens
Dôme du Parc Central
Pic Saint-Laurent
Pic Bouquet
Pic Bayonnaise
Pic Marie Louise
Pic Sarmiento
Pic Bonne Cime
Pic Gallieni
Pic Richelieu
Pic Jeanne
Pic Ampère
Pic Suzanne
Pic Joffre
Pic Bayonnaise
Pic Marie Louise
Pic Sarmiento
Pic Bonne Cime
Pic Gallieni
Pic Richelieu
Pic Jeanne
Pic Ampère
Pic Suzanne
Pic Joffre
Val Studer
Lac Marville
Port Dauzère
Port Ross
Port Jeanne d'Arc
Port Couvreux
Port Dauphin
Ile Longue
Ile Albatros
Ile Gaby
Ile Suzanne
Ile Australia
Ile Haute
Ile Murray
Ile Mac Lear
Ile Greenland

2.2.2 Partition de la Variance

Pour estimer les paramètres μ et σ associés à la population des îles Kerguele, 6 et 9 harems de taille variable furent suivis quotidiennement entre le 21 septembre et le 16 novembre sur les plages du Cap Ratmanoff en 2008 et en 2009 respectivement (Graphique 1.5). Chacun de ces comptages N_t est influencé par deux sources de variations :

1. celle dû aux biologistes de terrain (erreur de mesure),
2. celle dû à l'échantillonnage d'un petit nombre de harems par rapport au nombre total, certains harems se formant plus tôt et d'autres plus tard au cours de la saison de reproduction.

Pour tenir compte de ces variations, à chaque harem est attribué un lot de paramètres spécifique $N^i_{max}, \mu^i, \sigma^i$, où l'exposant i dénote le i^{ieme} harem. Nous avons également modélisé la variabilité entre harems et les corrélations entre les différents paramètres explicitement au moyen d'un modèle hiérarchique. Les paramètres $(N_{max}, \mu, \sigma)^i$ sont supposés échangeables[2] et modélisés par une distribution normale trivariée.

Quelques dix huit personnes de terrain prirent part au dénombrement quotidien des harems. Nous avons testé différentes hypothèses sur cette erreur de mesure parce que ces différentes personnes n'avaient pas toutes la même expérience pour compter des animaux sauvages. Les erreurs dues aux recenseurs ont été modélisées comme issues soit d'une loi normale, soit d'une loi de Student (c'est-à-dire que quelques recenseurs peuvent avoir fait de grosses erreurs), ou d'une loi Normale biaisée (c'est-à-dire que tous les recenseurs peuvent avoir eu tendance à sur- ou sous-estimer les animaux présents à terre). Enfin, nous avons tester deux hypothéses concernant la distribution de l'erreur résiduelle : un distribution normale et une distribution de Student. L'ensemble des modèles considérés ne différaient donc au maximum que de deux paramètres : ils ont été comparés à l'aide de la déviance (plus la déviance est faible, meilleure est l'ajustement du modèle aux données ; voir à ce sujet la contribution de Dawid dans la discussion de Spiegelhalter et al. (2002)). Tous les modèles ont été implémentés à l'aide du logiciel `winBUGS` (Lunn et al., 2000; Spiegelhalter et al., 2003) et l'ensemble de la méthologie est décrite dans l'Annexe B.

[2] 'The Bayesian justification of the random effects model reflects an *a priori* assumption of *exchangeability* about the treatment effects, that is the joint distribution of the treatment effects is independent of the identity of the actual [levels] being considered. In practice, the exchangeability assumption involves two components. First that the [effects] are unlikely to be identical, but are likely to be similar [...]. Second, that there is no reason to expect the [effect of any specified level] to be larger than the [effect of another specified level]. The second component has the consequence that an *a priori* ranking of the effect sizes is not possible (Higgins and Spiegelhalter, 2002).' Nous avons évité d'employer le terme d'"effets aléatoires" de par son ambiguité (Gelman and Hill, 2007) et du fait que sa définition a changé au cours du temps (Hodges and Clayton, 2011)

Le modèle selectionné est celui avec une erreur résiduelle suivant une loi de Student, et une erreur normale pour les recenseurs (Table 2.1). Dans ce modèle, l'erreur de mesure due aux personnes de terrain représentait 6 ± 9 % de la variance totale. Des personnes différentes effectuent chaque année les recensements de la Péninsule Courbet : il était donc essentiel de quantifier l'erreur de mesure due à ces différents observateurs. Cette dernière est plutôt faible et témoigne de l'application des biologistes de terrain.

		$\text{Erreur}_{\text{residuelle}}$	
	Deviance ($\bar{D}$)	Normale	Student
$\text{Erreur}_{\text{Recenseur}}$	Normale	10 080	**10 000**
	Student	10 260	10 230
	Normale Biaisée	10 090	10 020

TAB. 2.1 – Sélection de Modèle. Différentes distributions ont été comparées pour les erreurs residuelles et les erreurs de mesure dues aux recenseurs. Le meilleur modèle est celui avec une erreur résiduelle Student et une erreur normale pour les recenseurs.

Le modèle sélectionné comportait des erreurs résiduelles suivant une loi de Student et reflète donc l'occurrence d'observations extrêmes dans les données. Celles-ci pourraient provenir des conditions climatiques souvent peu clémentes au printemps austral sur les îles Kerguelen (vents violents, neige). De plus, le relief très plat de la Péninsule Courbet (Figure 1.5) ne facilite pas les dénombrements par l'absence de promontoires d'où les harems pourraient être recensés. Le modèle selectionné reflète donc l'expérience des nombreuses personnes de terrain en suggérant que ces dénombrements sont intrinsèquement difficiles à réaliser. On peut toutefois souligner que notre analyse ignore la variabilité due au fait que ce suivi s'est étalé sur deux années de reproduction. Néanmoins, cette variabilité semble faible au vu de la similarité des années 2008 et 2009 (voir le Chapiter 3).

2.2.3 Pic de Présence et Synchronie

Le pic de présence des femelles sur les îles Kerguelen se situait au ${}_{13}15_{17}$ octobre[3] et le paramètre quantifiant la synchronie des femelles était estimé à ${}_{7.3}8.3_{9.3}$ jours. Au niveau des harems, le nombre total de femelles reproductrices n'était pas corrélé ni avec la date du pic de présence μ ($\rho =_{-0.57} -0.08_{0.42}$, ni avec la synchronie σ ($\rho =_{-0.64} -0.09_{0.51}$. Par contre, pic de présence et synchronie étaient corrélés de manière négative ($\rho =_{-0.93} -0.59_{-0.11}$)[4] : les harems précoces étaient également moins synchrones que les harems se formant plus tardivement dans la saison de re-

[3] Suivant les recommendations de Louis and Zeger (2009), le valeur moyenne de la distribution *a posteriori* des paramètres est encadrée par un intervalle de confiance à 95%.

[4] Il est à noter que cette estimation est probablement une surestimation due à l'utilisation d'une distribution *a priori* Wishart inverse pour la matrice de variance-covariance. Voir l'Annexe B

production. L'ajustement du modèle sélectionné est représenté sur le Graphique 2.2.

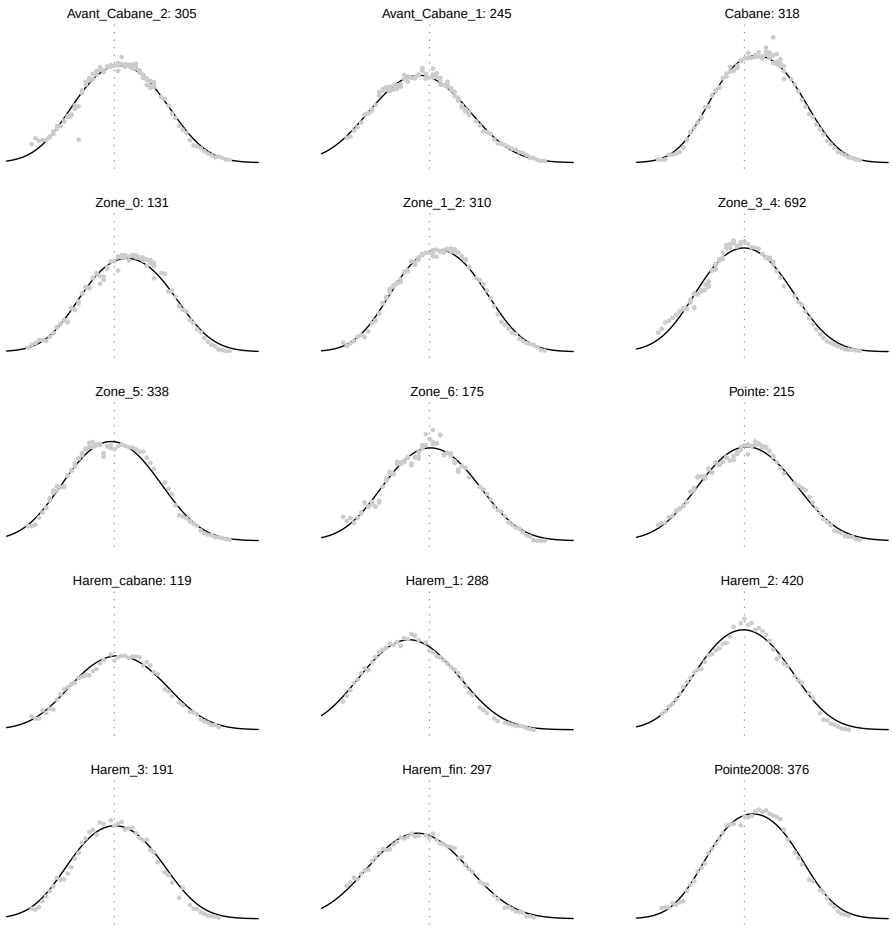


FIG. 2.2 – Répresentation graphique des dénombrements quotidiens effectués sur 9 harems en 2009 (trois premières lignes) et 6 harems en 2008 (deux dernières lignes) au Cap Ratmanoff. Le nom de chaque harem est suivi de l'estimation du nombre total de femelles reproductrices N_{max}. L'axe des abscisses représente la date du dénombrement et la ligne verticale grise marque le 15 Octobre. Les points gris symbolisent les données brutes et la ligne noire continue le nombre estimé de femelles présentes dans un harem à la date t.

Le modèle hiérarchique que nous avons utilisé s'ajustait correctement aux données. Néanmoins Condit et al. (2007) ont montré une limite de ce modèle liée à l'hypothèse de symétrie entre arrivée et départ des femelles, c'est-à-dire l'hypothèse que les femelles retournent en mer au même rythme qu'elles n'arrivent à terre. Cette hypothèse ne se vérifie pas empiriquement comme le remarquaient aussi Galimberti and Sanvito (2001) : les animaux qui reviennent plus tard à terre ont également tendance à rester moins longtemps. Il existe une petite corrélation entre date d'arrivée et date de départ d'une femelle (Condit et al., 2007). Le modèle de Rothery and McCann (1987) n'en tient pas compte, mais nous l'avons tout de même utilisé afin de pouvoir comparer nos résultats à ceux d'études antérieures.

Pour évaluer le biais induit sur le nombre total estimé de femelles reproductrices N_{max}, nous avons recensé le nombre de petits (morts, sevrés ou non) observés dans chacun des 9 harems suivis en 2009. Ces 9 harems ce situaient entre le Cap Ratmanoff et un autre cap au nord, sans nom (Graphique 2.1). Ces limites naturelles ont entravé dans une certaine mesure les mouvements des petits sevrés. De plus, certains petits étant marqués, nous avons pu observé leurs déplacements. Ainsi, un seul petit sur 220 n'a été observé régulièrement en dehors de la zone d'étude. Du fait du relief plat de la zone d'étude et de la végétation rase dominée par *Acaena magellanica*, la plupart des petits sevrés dans notre zone d'étude se retranchaient vers l'intérieur des terres et se regroupaient autour de mares boueuses ou de la rivière Manchot. Ces observations permettent de penser que les dénombrements de petits étaient relativement peu biaisés. Les petits Éléphants de Mer sont en effet faciles à approcher et restent autour de leur harem de naissance pendant environ 3 à 8 semaines après le sevrage (Lenglart and Bester, 1982). Comme chaque femelle ne met au monde qu'un unique petit, le nombre total de petits nous renseigne directement sur le nombre total de femelles reproductrices.

Pour l'année 2009, notre modèle a estimé la venue de quelques ${}_{2580}2730_{2870}$ femelles reproductrices sur la zone détude. Les 1, 2, 3 et 5 novembre, un nombre moyen de ${}_{2840}2960_{3080}$ petits ont étés recensés sur la zone d'étude. Le modèle a donc tendance à sous-estimer le nombre de femelles reproductrices. Le modèle de Rothery and McCann (1987) sous-estime le nombre de femelles au moment du pic de présence (residus positifs), mais sur-estime ce nombre vers la fin de la saison de reproduction (residus négatifs), d'où une forme systématique de vague dans les résidus (Graphique 2.3). Ce patron était visible dans tous les harems suivis sauf les plus petits. Il résulte de l'existence d'une petite corrélation entre date d'arrivée et date de départ des femelles (Condit et al., 2007). Cette corrélation induit une asymétrie de la courbe en cloche autour du pic de présence : la partie droite de la courbe diminue plus vite que n'augmente la partie gauche (voir le Graphique 2.3), ce qui induit une sous-estimation du nombre de femelles au moment du pic de présence. Donc les facteurs de corrections $p(t, \mu, \sigma, S)$ auront tendance à sous-estimer N_{max}.

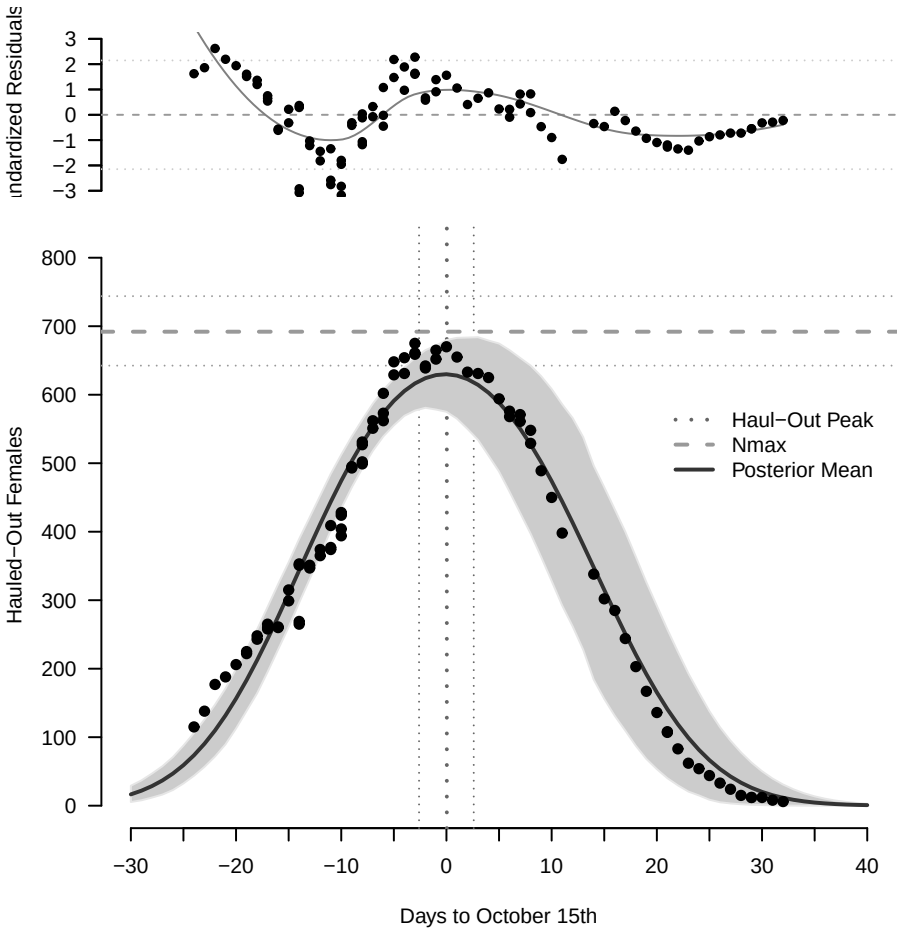


FIG. 2.3 – Présence à terre des femelles dans le plus gros harem suivi en 2009. Les lignes pointillées et la zone grisée symbolisent des intervalles de confiance à 95%. La partie supérieure du graphique montre les résidus standardisés dont le patron en forme de vague atteste d'un léger manque d'ajustement.

2.3 Correction des Dénombrements

Le modèle que nous avons utilisé peut encore être amélioré (Condit et al., 2007). Le plus problématique semble être la sous-estimation que provoque l'utilisation de facteurs de corrections biaisés. Néanmoins, Galimberti and Sanvito (2001) ont quantifié la magnitude de ce biais à moins de 5% ce qui est acceptable d'un point de vue pragmatique. En utilisant la distribution postérieure des paramètres μ et σ (qui tient compte de la correlation entre les deux), des facteurs de corrections pour un harem moyen ont pu être calculés. Ces facteurs ont ensuite été appliqués aux dénombrements de l'ensemble de la Péninsule Courbet. Chaque recensement effectué depuis les années 1950 entre le Cap Digby et le Cap Molloy (environ 80 km, Graphique 2.1) a ainsi été corrigé et nous avons aussi calculé un intervalle de confiance à 95%.

Trente-deux recensements de la Péninsule Courbet, débutant en 1952 et couvrant 60 ans, sont disponibles dans la base de données à long terme du CEBC CNRS. Ces dénombrements ont été réalisés dans la plupart des cas en une semaine centrée autour du 15 octobre. Toutefois, trois de ces dénombrements sont incomplets (en 1952, 1970 et 1984). En 1952 et 1984, une large partie de la Péninsule Courbet n'a pas été couverte : ces années ont donc été exclues pour la suite de l'analyse. En 1970, seule la zone autour de la base permanente de Port-Aux-Français est manquante : cette zone ne représente typiquement que $\approx 5-7\%$ du chiffre total de femelles dénombrées, ce qui est inférieur à l'erreur lié aux facteurs de corrections. Ce recensement a donc quand même été inclus dans l'analyse. Il est également à noté que le rapport original concernant ce recensement fut retrouvé en 2009. Ce rapport met en évidence une erreur dans les dates des dénombrements rapportées par des sources secondaires (par exemple Pascal (1981)). Du fait de la dépendance étroite des facteurs de correction à la date du dénombrement, ces erreurs ont donné lieu à une forte sur-estimation du nombre de femelles reproductrices dans des travaux antérieurs.

Nous avons utilisé des splines linéaires pénalisées pour déterminer la tendance populationnelle (Gurrin et al., 2005). Cette technique de régression semi-paramétrique permet d'éviter de spécifier *a priori* la tendance. Toutefois, la distribution *a posteriori* de nos estimations corrigées des dénombrement de la Péninsule Courbet étaient dans certains cas fortement asymétriques, et pour en tenir compte, nous avons sous-échantillonnés 1,000 fois ces distributions pour générer autant de jeu de données que nous avons analysés grâce à des splines. Les résultats obtenus nous ont permis d'approximer la distribution *a posteriori* de la tendance populationnelle tout en tenant compte de l'incertitude liée aux facteurs de correction. Cette procédure ignore néanmoins l'incertitude d'estimation des paramètres des splines mais celle-ci est négligeable par rapport à celle des facteurs de corrections. Nous rapportons donc les médianes et les variations de l'écart absolu à la médiane pour tenir compte de l'asymétrie des distributions *a posteriori* des dénombrement corrigés.

2.3.1 Phénoménologie de la Reproduction

Notre jeu de données concernant la Péninsule Courbet couvre 60 ans, mais nos facteurs de corrections sont issus de données pour la population actuelle d'Éléphants de Mer. Afin de d'évaluer si des changements de phénologie dans la reproduction des Éléphants de Mer avait eu lieu, nous avons recherché dans la littérature scientifique publiée des estimations précédentes des dates de pic de présence (μ) et de synchronie (σ). Cinq publications pertinentes[5] ont pu être identifiées (Rothery and McCann, 1987; Hindell and Burton, 1988; Boyd et al., 1996; Slip and Burton, 1999; Galimberti and Sanvito, 2001) : elles concernaient 5 îles sub-antarctiques dont les îles Kerguelen (Tableau 2.2), et couvraient les trois stocks génétiques reconnus d'Éléphants de Mer (Slade et al., 1998).

Îles	Latitude	Longitude	N	Années
Kerguelen	49°30' S	69°30' E	2	1970-1971
Falkland	52°26' S	59°05' W	5	1995-1999
Heard	53°05' S	73°30' E	7	1949-1992
Géorgie du Sud	54°15' S	37°05' W	15	1951-1995
Macquarie	54°30' S	158°57' E	3	1959-1985

TAB. 2.2 – Populations d'Éléphants de Mer pour lesquelles des estimations de μ (date du pic de présence) et σ (synchronie des femelles) sont disponibles. Ces estimations proviennent de données collectées sur différents sites de ces îles et sur plusieurs années.

La plupart des estimations trouvées dans la littérature n' étaient pas accompagnées de mesure d'incertitude, qui n'ont donc pu être incorporées dans notre méta-analyse. Celle-ci tient compte du fait que les estimations proviennent de différentes îles, c'est-à-dire qu'elle tient donc compte d'un éventuel effet de la latitude (Galimberti and Boitani, 1999). Dans cette méta-analyse, notre attention se portait également sur la corrélation entre μ et σ au sein de chaque île afin de pouvoir comparer cette valeur à celle que nous avons estimé précédemment. Il n'y avait pas de corrélation entre les différentes îles ($\rho =_{-0.35} 0.00_{0.38}$), mais au sein de chaque île cette corrélation tendait à être négative ($\rho =_{-0.96} -0.50_{0.32}$) : les harems précoces sont moins synchrones que les harems se formant plus tard dans la saison. Cette corrélation est liée à l'expérience reproductive des femelles : les femelles plus agées reviennent plus tard dans la saison (Arnbom et al., 1997). L'implantation de l'embryon est retardée chez cette espèce et n'intervient quà la fin de la mue estivale alors que la fécondation a lieu 4 ou 5 mois plus tôt (Graphique 1.4) (Laws, 1960). Les femelles plus agées, et par conséquent plus expérimentées, pourraient mieux s'ajuster aux conditions environnementales prévalentes à la fin de la mue que les

[5] qui rapportaient des estimations par moindre carrés pondérés de manière itérative, ou Iteratively Weighted Least-Square estimates.

femelles primipares ou moins expérimentées. Elles seraient ainsi plus synchrones dans leur patron de retour à terre au moment de la mise bas. Enfin, notre petite méta-analyse a également montré que la date du pic de présence des femelles reproductrices dans les années 1970 ($_{13}18_{22}$ Octobre) et 2000 ($_{13}15_{17}$ Octobre) n'était pas sensiblement différente, mais cette estimation était peu précise pour les années 1970.

2.3.2 Tendance Populationnelle

La tendance de la population de femelles reproductrices sur la Péninsule Courbet aux îles Kerguelen est représentée sur le Graphique 2.4. Cette tendance prenait en compte 35 ± 17 % de la variance totale et le paramètre de lissage de la spline, λ, était plutôt large ($\lambda = 82 \pm 49$). Après un fort déclin ($\approx$ un tiers) au cours des années 1960 à 1980, la population est dorénavant stable.

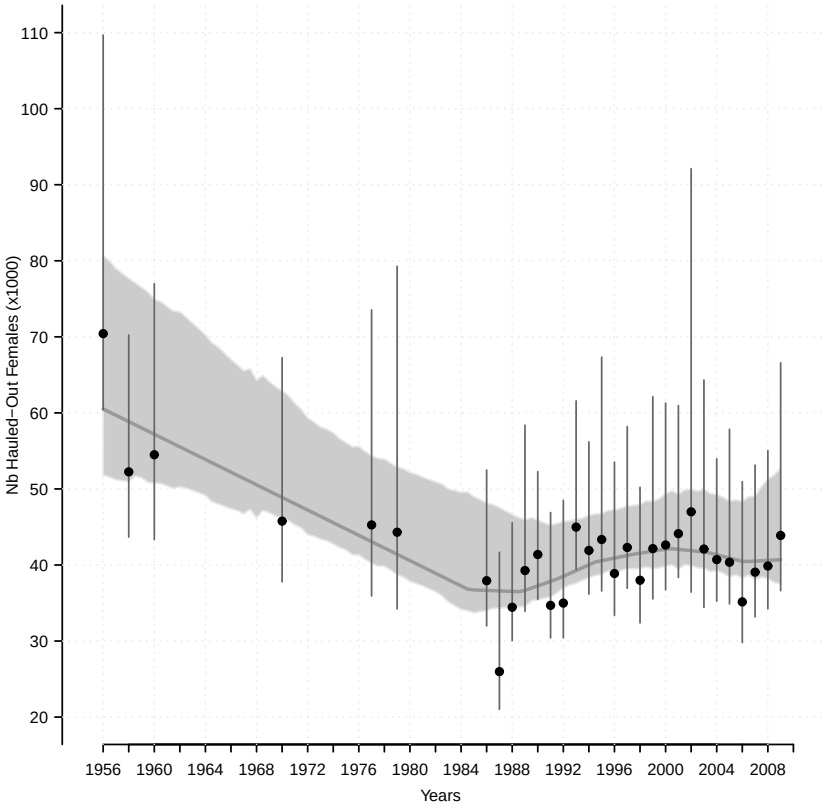


FIG. 2.4 – Tendance de la population de femelles reproductrices d'Éléphants de Mer sur la Péninsule Courbet évaluée depuis les années 1950. Les médianes des distributions postérieures des dénombrements corrigés sont représentées ainsi qu'un intervalle de confiance à 95%. L'enveloppe grise autour de la ligne continue symbolise l'intervalle de confiance à 95% et la médiane de la tendance respectivement.

La population de femelles reproductrices sur la Péninsule Courbet aux îles Kerguelen s'est donc stabilisée ces 20 dernières années autour d'environ 40,000 individus. Toutefois, la forte valeur du paramètre de lissage pourrait signaler un sur-lissage des données, tout comme la modeste valeur du coefficient de détermination. Ce sur-lissage est probablement une conséquence des incertitudes autour des dénombrements corrigés, qui de par leur magnitude peuvent masquer d'éventuelles variations plus petites, d'ordre biologique. Malgré ces incertitudes, notre analyse retrouve que la population de Kerguelen a diminué, comme ce fut observé sur d'autres localités (Guinet et al., 1999; McMahon et al., 2005*a*), et notre travail quantifie ce déclin à environ un tiers.

McMahon et al. (2005*a*) ont évalué de manière critique les différentes hypothèses expliquant ce déclin et ils en dénombraient 8 :

1. les gênes occasionnées lors de la reproduction à terre par les activités humaines ;
2. un faible nombre de mâles reproducteurs, insuffisant pour garantir la fécondation de toutes les femelles ;
3. des épizooties ;
4. un retour à un équilibre suite à une croissance populationnelle débridée par la fin de l'exploitation des phoquiers ;
5. la prédation accrue des jeunes veaux par les Orques (*Orcinus orca*) consécutif à la réduction des proies préférées (les grandes baleines) de celles-ci ;
6. la compétition interspécifique ;
7. une interférence d'ordre compétitive avec les activités humaines de pêches ; et
8. un changement de régime global de l'écosystème de l'Océan Austral.

On peut remarquer en préambule qu'inférer des causes à partir de données observationnelles est une délicate entreprise (Glymour, 1998). Néanmoins, certaines causes semblent plus raisonnables que d'autres et parmi celles listées plus haut, (1), (2) et (3) sont peu plausibles (McMahon et al., 2005*a*). Les hypothèses (4), (5) et (6) ne semblent pas pouvoir entraîner des chutes des effectifs aussi dramatiques et globales que celles qui ont été observées. Toutefois, ces hypothèses sont difficiles à évaluer rigoureusement de par le manque de données pour la période critique, et du fait des difficultés à obtenir des données sur les animaux lorsqu'ils sont en mer. Enfin, les deux dernières hypothèses soulignent une diminution des ressources de l'Océan Austral au cours des années 1970, soit par la surexploitation due à la pêche commerciale (Ainley and Blight, 2009), soit par un changement environmental à large échelle (Weimerskirch et al., 2003). Ainsi, les hypothèses les plus sérieuses expliquant le déclin des effectifs d'Éléphants de Mer sur les îles Kerguelen sont reliées à l'écologie alimentaire de ces animaux, que nous allons aborder au moyen des isotopes stables dans le chapitre suivant.

Chapitre 3

Quête Alimentaire

Contents

3.1 Zones d'Alimentation 33
3.2 Isotopes Stables et Télémétrie 37
3.2.1 Analyse des Trajets 37
3.2.2 Résolution Temporelle 37
3.2.3 Cartographie Isotopique de l'Océan Austral 42
3.3 Stratégies Maternelles 47
3.3.1 Proxy de la Valeur Sélective 47
3.3.2 Récolte des Données 48
3.3.3 Isotopes Stables du Sang 49
3.3.4 Stratégie Maternelle d'Approvisionnement 51
3.3.5 Conditions Environnementales 59
3.4 Discussion 64

La partie 3.3 est en révision après avoir été soumise á la revue *Proceedings of the Royal Society Series B* :
Authier, M., Dragon, A., Richard, P., Cherel, Y. & Guinet, C. (en révision) O'Mother, Where Wert Thou ? Maternal Strategies in the Southern Elephant Seal : a Stable Isotope Investigation.

3.1 Zones d'Alimentation

Pour la population de Kerguelen, Bailleul et al. (2010) ont identifié deux zones principales où les Éléphants de Mer se rendent pour s'alimenter : une zone en haute mer au niveau du Front Polaire et une autre dans les eaux océaniques au large du continent Antarctique (Graphique 3.1). Fronts et tourbillons structurent et influencent la productivité primaire des océans (Bakun, 2006). Ces structures dynamiques déterminent la distribution spatial des proies des prédateurs marins supérieurs (Bost et al., 2009*b*). La Zone Interfrontale, entre les fronts polaire et subtropical, est une zone extrêment dynamique avec des poches locales de productivité primaire. Au sud du Front Polaire, la zone autour de l'Antarctique est sous l'influence saisonnière de la glace de mer. L'interaction entre étendue de glace de mer et les conditions océanographiques locales y determine l'abondance d'espèces clées-de-voûte tel que le krill (Loeb et al., 1997).

Par ailleurs, les îles Kerguelen occupent une position particulière au sein de la zone sud de l'Océan Indien : elles sont en effet le sommet d'un immense plateau, et ce dernier représente une zone de productivité primaire privilégiée (Blain et al., 2001).

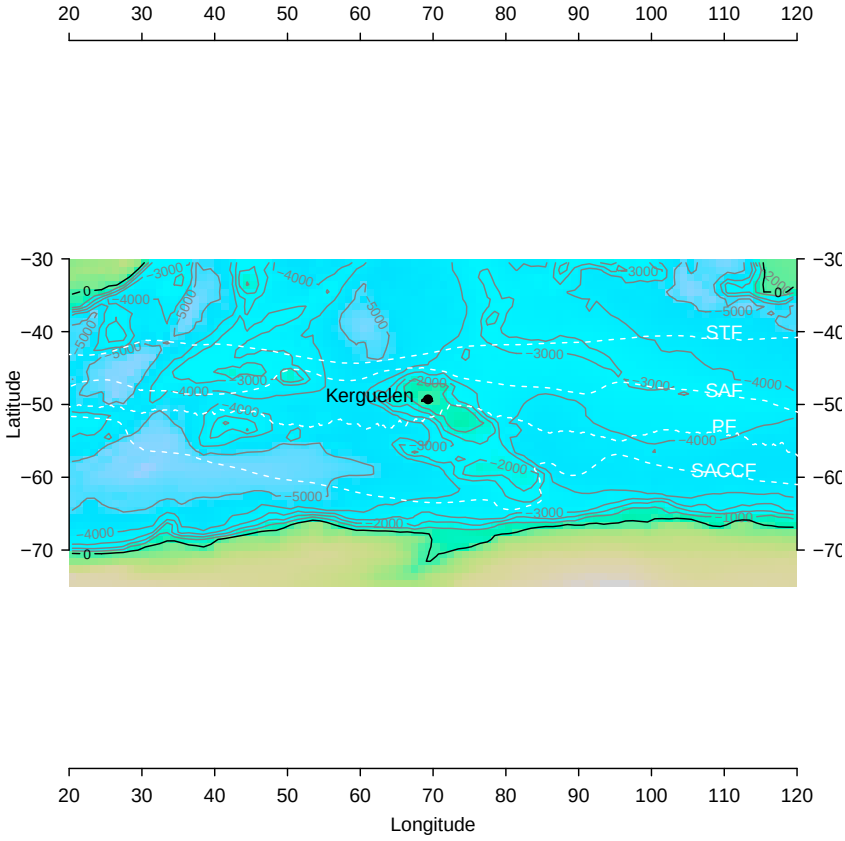


FIG. 3.1 – Positions moyennes des structures frontales autour des îles Kerguelen. Les lignes blanches pointillées symbolisent les différents fronts de l'Océan Austral : le Front Sub-Tropical (SSTF), le Front Sub-Antarctic (SAF), le Front Polaire (PF) et le Front Sud du Courant Circumpolaire Antarctique (SACCF) (Orsi et al., 1995). La Zone Interfrontale s'étend entre les Fronts Sub-Tropical (SSTF) et Sud du Courant Circumpolaire Antarctique (SACCF).

L'utilisation des isotopes stable du carbone pour inférer les zones d'alimentation des prédateurs marins dépend étroitement de l'assimilation par ces prédateurs de proies dont les valeurs isotopiques sont bien distinctes. Alors qu'il existe pour les écosystèmes terrestres des cartes de la distribution de l'abondance d'isotopes dans l'environnement (par exemple Hobson et al. (1999); Van Wilgenburg and Hobson (2011)), ces cartes sont beaucoup plus rares en ce qui concernent le milieu marin (Jaeger et al., 2010). L'Océan Austral présente un gradient latitudinal en $\delta^{13}C$ pour la matière organique suspendue (Bentaleb et al., 1998; Trull and Armand, 2001), c'est à dire à la base du réseau trophique du milieu marin. L'enrichissement en $\delta^{13}C$ qui peut exister entre niveaux trophiques est en général supposé négligeable (Kelly (2000) mais voir Rau et al. (1984); Caut et al. (2009)), mais la complexité du réseau trophique de l'Océan Austral (Figure 3.2) pose la question de l'impact cumulé de même un faible incrément dans la valeur de $\delta^{13}C$ entre un consommateur et sa proie. Il est donc important de pouvoir établir empiriquement l'exactitude de la méthode isotopique pour inférer les localités d'alimentation des animaux.

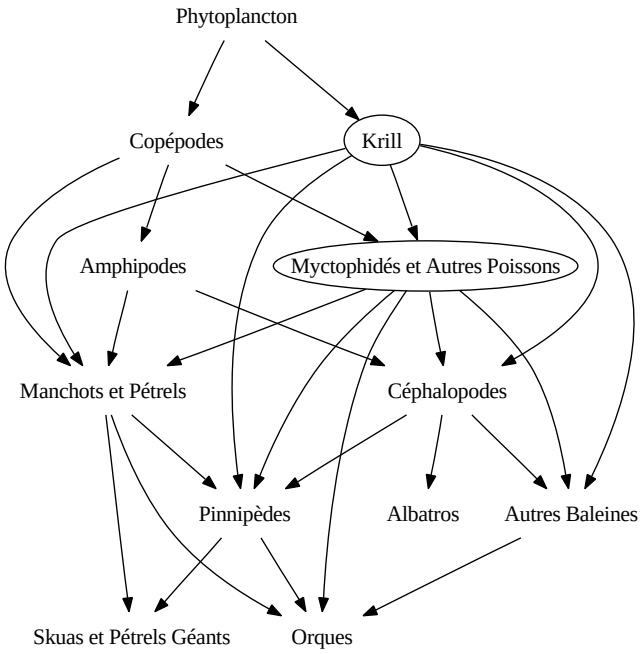


FIG. 3.2 – Représentation schématique et simplifiée du réseau trophique de l'Océan Austral illustrant les principales relations proies-consommateurs entre différents groupes taxonomiques. On peut noter l'importance de deux groupes en particulier : le krill et les poissons lanternes de la famille des myctophidés (modifié d'après Péron (2011)).

A priori, la signature en $\delta^{13}C$ des eaux antarctiques devrait être plus faible que celle des eaux de la Zone Interfrontale (Rau et al., 1982; Cherel et al., 2007) ; cette valeur serait elle même inférieure à la valeur en $\delta^{13}C$ du Plateau de Kerguelen à cause de la forte productivité primaire de ce dernier (Blain et al., 2001; Michener and Kaufman, 2007; Cherel and Hobson, 2007). Toutefois, le bloom phytoplanctonique du Plateau de Kerguelen est déporté en un panache à l'est du Plateau par les courant marins (Graphique 3.3) et ce panache pénétre les eaux pélagiques de la Zone Interfrontale (Blain et al., 2001) : on peut donc s'attendre à une différence modeste entre la signature isotopique en carbone entre le Plateau et la Zone Interfrontale. Au final, les relations suivantes sont attendues *a priori* : $\delta^{13}C_{\text{Antarctique}} < \delta^{13}C_{\text{Interfrontal}} \leqslant \delta^{13}C_{\text{Plateau}}$.

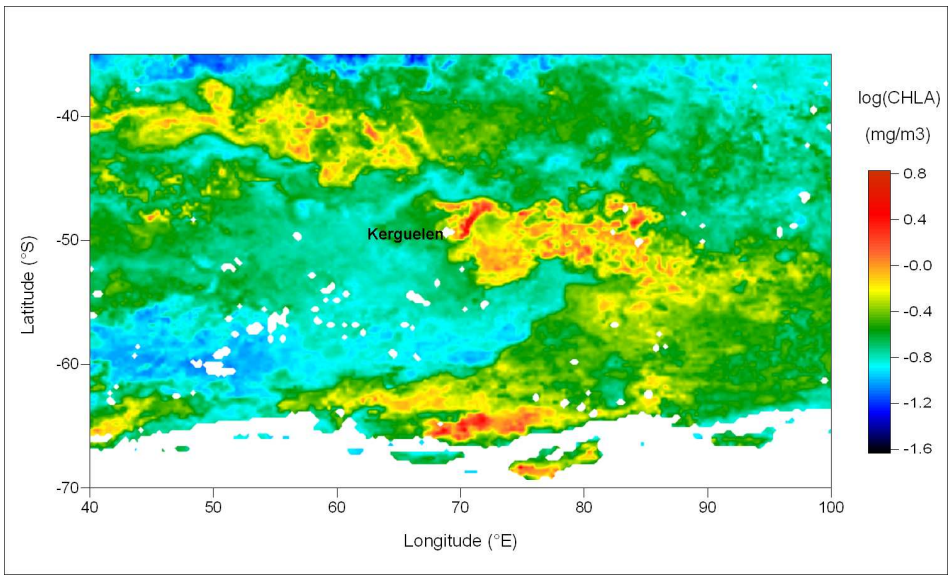


FIG. 3.3 – Carte de la production de Chlorophylle autour des îles Kerguelen pendant le pic estival de production phytoplanctonique. L'influence du Plateau de Kerguelen est visible par le long panache de chlorophylle qui se déporte vers l'est des îles Kerguelen (Crédits C. Péron).

3.2 Isotopes Stables et Télémétrie

Entre 2003 et 2011, 80 Éléphants de Mer furent capturés aux îles Kerguelen à la fin de la saison de reproduction (Octobre-Novembre) ou de la mue (Février à Avril) pour être équipés de balises télémétriques. Les animaux furent anésthésiés avec une solution 1 :1 de Tiletamine et de Zolazepam (Zoletil 100) injectée directement dans le sang (McMahon et al., 2000*b*). Les animaux furent pesés et un échantillon de sang a été prélevé. Les balises ont été posées et fixées sur la tête des animaux avec une colle epoxy à prise rapide (Araldite AW 2101). Les balises déployées fournissaient des localisations ARGOS des animaux au cours de leur voyage en mer. À leur retour à terre sur Kerguelen, 26 phoques furent recapturés et un échantillon de sang fut pris à cette occasion. Le sang a été prélevé dans le sinus veineux dorsal avec des aiguilles de 90mm de longueur et 1.2mm de diamètre. Les échantillons de sang ont été conservés avec de l'éthanol à 70% avant analyses isotopiques (voir Annexe C).

3.2.1 Analyse des Trajets

Afin de tenir compte des erreurs de mesures inhérentes aux localisations satellitaires, les trajets complets des 26 animaux recapturés ont été analysés avec un modèle espace-état ('switching-state-space model') (Jonsen et al., 2003; Patterson et al., 2008). Ces modèles furent implémentés avec le logiciel `winBUGS` au cours du travail de thèse d'Anne-Cécile Dragon : une description complète de la méthode est fournie par Dragon et al. (2011*a*). Dans notre cas, l'objectif était ici de lisser et de standardiser les trajets (Graphique 3.4).

3.2.2 Résolution Temporelle

Afin d'évaluer la résolution temporelle du renouvellement des isotopes du carbone dans le sang des Éléphants de Mer, nous avons utilisé les données des 26 suivis télémétriques complets. Nous avons calculé la latitude moyenne où se trouvait un animal pendant sont voyage en mer[1]. Comme le renouvellement des cellules sanguines est un processus physiologique continu, nous avons calculé la latitude moyenne du trajet en mer des animaux un mois avant leur retour à terre, puis deux mois avant et ainsi de suite. Puis nous avons corrélé cette latitude moyenne avec la valeur de $\delta^{13}C$ mesurée dans le sang des animaux à leur retour à terre. Nous nous attendions à ce que toute relation statistiquement significative entre la latitude et $\delta^{13}C$ s'estompe progressivement au fur et à mesure que nous remontions dans le temps à cause du renouvellement des cellules sanguines. Le moment où cette relation n'est plus différente de 0 indiquerait alors la résolution temporelle des isotopes du carbone dans le sang.

[1]Une approche plus sophistiquée utilisant les sorties d'un modèle espace-état pour distinguer entre zone d'alimentation intensive (forte sinuosité et vitesse de déplacement réduite) et extensive (faible sinuosité et grande vitesse de déplacement) a donné des résultats similaires.

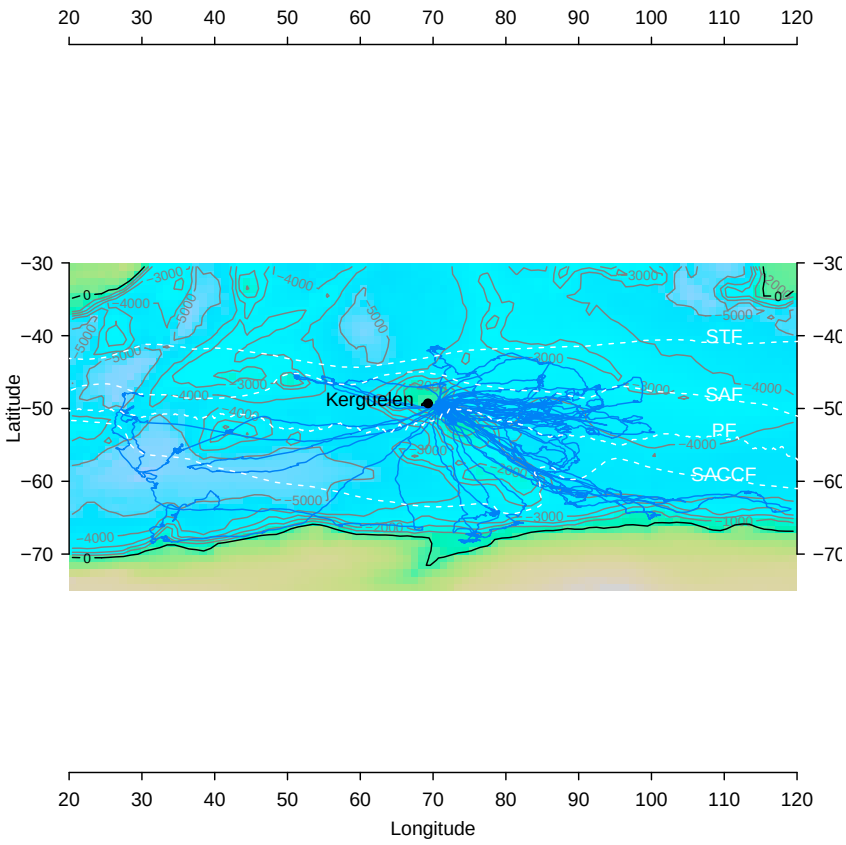


FIG. 3.4 – Suivi ARGOS de 26 Éléphants de Mer se reproduisant sur les îles Kerguelen. Les trajets des animaux sont représentés par les lignes continues et illustrent les deux zones d'alimentation principales : les phoques se rendent soient dans les eaux pélagiques au niveau du Front Polaire, soit près du continent Antarctique. On peut remarquer que des animaux, principalement de jeunes mâles, se retrouvent également au niveau du Plateau Antarctique (profondeurs < 500 mètres, (Bailleul et al., 2007*a*)) et du Plateau de Kerguelen (profondeur < 1000 mètres, (Bailleul et al., 2010)). Les lignes blanches pointillées symbolisent les différents fronts de l'Océan Austral : le Front Sub-Tropical (SSTF), le Front Sub-Antarctic (SAF), le Front Polaire (PF) et le Front Sud du Courant Circumpolaire Antarctique (SACCF) (Orsi et al., 1995). La zone interfrontale s'étend entre les Fronts Sub-Tropical (SSTF) et Sud du Courant Circumpolaire Antarctique (SACCF).

Le renouvellement de tissus chez un organisme dépend de sa masse corporelle (Carleton and Martìnez del Rio, 2005). Dans le cas des Éléphants de Mer, la masse n'est pas toujours facilement mesurable alors que la taille corporelle l'est. Puisque masse et taille corporelle sont corrélées ($\rho = 0.87$, $p < 0.001$), nous avons inclus cette dernière dans nos modèles. Le type de trajet, selon que c'était un trajet post-mue ou un trajet post-reproduction a également été inclus, mais pas le sexe des individus car cette variable était confondue avec le type de trajets : tous les mâles de notre échantillon furent équipés à la fin de la période de mue.

Nous avons trouvé une relation statistiquement significative entre valeur de $\delta^{13}C$ et la latitude moyenne du trajet en mer jusquà 4 mois avant le retour sur terre des animaux ($p < 0.001$, Tableau 3.1). Un taille d'échantillon trop faible limitait considérablement toutes inférences au delà de 4 mois avant le retour à terre, mais on peut noter que la relation trouvé restait significative même lorsque en considérant le trajet complet (Graphique 3.5 et Tableau 3.1). La valeur en $\delta^{13}C$ du sang semblerait ainsi refléter l'ensemble du trajet d'un individu. À l'opposé et comme attendu, la longitude moyenne n'est jamais ressortie comme un facteur statistiquement significatif et son coefficient était toujours proche de 0.

Mois avant Retour	N	$\bar{\theta}$	se	z_{score}	p_{value}
1	26	1.49	0.18	8.3	< 0.01
2	26	1.69	0.72	2.4	< 0.01
3	26	1.66	0.71	2.3	< 0.01
4	13	1.65	0.15	11.0	< 0.01
5	7	0.90	0.41	2.2	< 0.05
Trajet Complet	26	2.04	0.29	7.0	< 0.01

TAB. 3.1 – Valeurs des coefficients de la regression de la valeur de $\delta^{13}C$ du sang des Éléphants de Mer et la latitude moyenne de leur voyage d'alimentation.

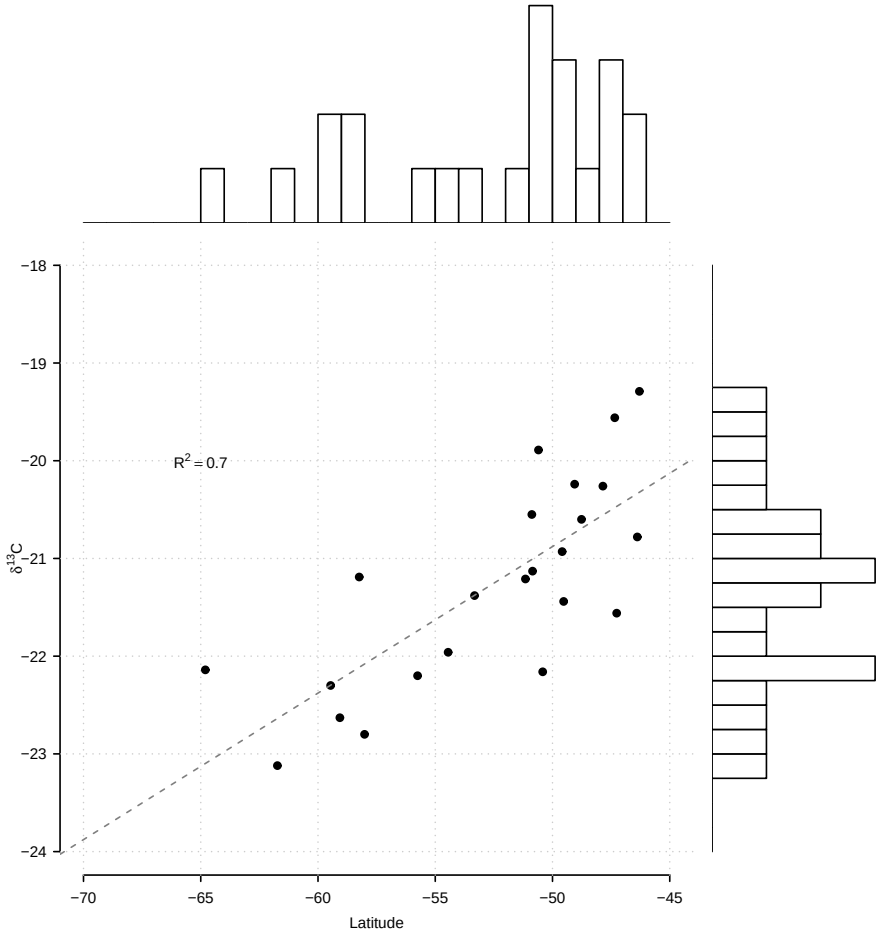


FIG. 3.5 – Relation entre la latitude moyenne d'un voyage d'alimentation d'un Éléphant de Mer et la valeur en isotopes de carbone δ^{13}C du sang. Les distributions marginales des deux variables sont représentées dans les marges du graphique.

Une fois, cette relation établie, nous avons inclus la valeur en isotope du carbone correspondante au moment de l'équipement d'un individu. Cette valeur reflète donc le voyage alimentaire précédent d'un animal et est notée $\delta^{13}C_{t-1}$. Si les animaux sont fidèles à une zone d'alimentation, il est attendu que le coefficient de régression de $\delta^{13}C$ sur $\delta^{13}C_{t-1}$ soit égal à 1 et que la relation avec la latitude devienne égale à 0.

Dès lors que $\delta^{13}C_{t-1}$ était inclus dans le modèle, la relation entre valeur en isotopes du carbone et latitude disparaissait ($\bar{\theta}_{se} = 0.01_{0.26}$, $p = 0.97$). Le coefficient de régression pour $\delta^{13}C_{t-1}$ était à la fois différent de 0 ($p < 0.001$) ou de 1 ($p = 0.004$, $\bar{\theta}_{se} = 0.987_{0.005}$). Le type de trajet quant-à lui restait un facteur significatif : aux trajets post-mue étaient associés de plus faibles valeurs de $\delta^{13}C$. Toutefois ce facteur se confondait avec le sexe des animaux. Il est probable que cet effet s'explique en partie du fait que les mâles s'alimentent sous de plus hautes latitudes que les femelles : Bailleul et al. (2007*a*) a montré que les mâles s'aventuraient dans la zone de glace de mer alors que les femelles restaient dans la zone marginale des glaces. Toutefois, l'effet du trajet persistait même en écartant les mâles de l'analyse et pourrait donc également refléter comment les animaux seraient moins limités par la glace de mer à la fin de l'été par rapport au printemps.

3.2.3 Cartographie Isotopique de l'Océan Austral

Comme nos données suggèraient que les animaux restaient fidèles à une zone d'alimentation, nous avons utilisé les données isotopiques récoltées au moment de l'équipement de 80 animaux avec des balises télémétriques. Les données télémétriques, même partielles, nous renseignent sur la zone d'alimentation principale (Plateau de Kerguelen, Zone Interfrontale ou Zone Antarctique) des animaux, sous l'hypothèse que les trajets incomplets soient réprésentatifs de l'ensemble du trajet. Nous avons utilisé des modèles linéaires pour évaluer l'effet du sexe, de la taille corporelle, du type de trajet (post-mue ou post-reproduction), de la zone d'alimentation principale et les interactions entre sexe et autres cofacteurs. Parce ce que les mâles ont tendance à plus s'alimenter sur le Plateau de Kerguelen ou le Plateau Antarctique que les femelles (Bailleul et al., 2007*a*, 2010), des interactions entre sexe et zone d'alimentation sont à envisager.

Notre jeu de données, tout en étant conséquent par rapport à la plupart des études de 'biologging', n'était pas équilibré : les femelles (54) y étaient deux fois plus abondantes que les mâles (26), seulement 5 mâles furent équipés après la période de reproduction et une seule femelle s'était alimentée sur le Plateau de Kerguelen. Ce déséquilibre a pour conséquence que certaines covariables (ou certaines de leur interaction) sont grandement corrélées. Pour tenir compte des problèmes que cela peut engendrer d'un point de vue statistique, nous avons procédé à une sélection de variable par régréssion "spike-and-slab"[2] (Ishwaran and Rao, 2005; Ishwaran et al., 2010). Cette approche a été choisie pour identifier les quelques variables les plus importantes susceptibles d'influencer la valeur isotopique en carbone δ^{13}C du sang chez les Éléphants de Mer. Nous avons vérifié les résultats au moyen d'une procédure de validation croisée : par exemple une valeur de stabilité de 1.00 pour une covariable signifie que cette covariable a toujours été selectionnée par le modèle lors de la procédure de validation croisée. Le jeu de données original a donc ainsi été coupé en deux moitiés, une pour l'estimation des paramètres et l'autre pour la prédiction des valeurs non-incluses pour l'estimation. L'évolution de l'erreur de prédiction ("Mean Squared Error"$= \sum (y_{\text{obs}} - y_{\text{pred}})^2$) en fonction de l'ajout séquentiel de covariable permet de déterminer dans quelle mesure cette covariable améliore les capacités prédictives du modèle. Cette procédure a été répétée 40 fois et les résultats sont rapportés dans le Tableau 3.2 et représentés par le Graphique 3.6.

[2] L'expression "*spike-and-slab*" se réfère à l'utilisation d'un prior spécifique pour les coefficients de régression : ce prior est composé d'une première distribution vague et diffuse qui autorise une large gamme de valeurs possibles ("the slab" ou pavé) et d'une autre distribution dégénérée à la valeur 0 ("the spike" ou clou). Ce clou assure que certains coefficients sont ramenés à exactement 0, et ne sont conservées dans le modèle que les quelques covariables dont le coefficient n'est pas nul. L'avantage de cette approche est qu'il suffit d'un seul modèle pour parvenir à une sélection de variables.

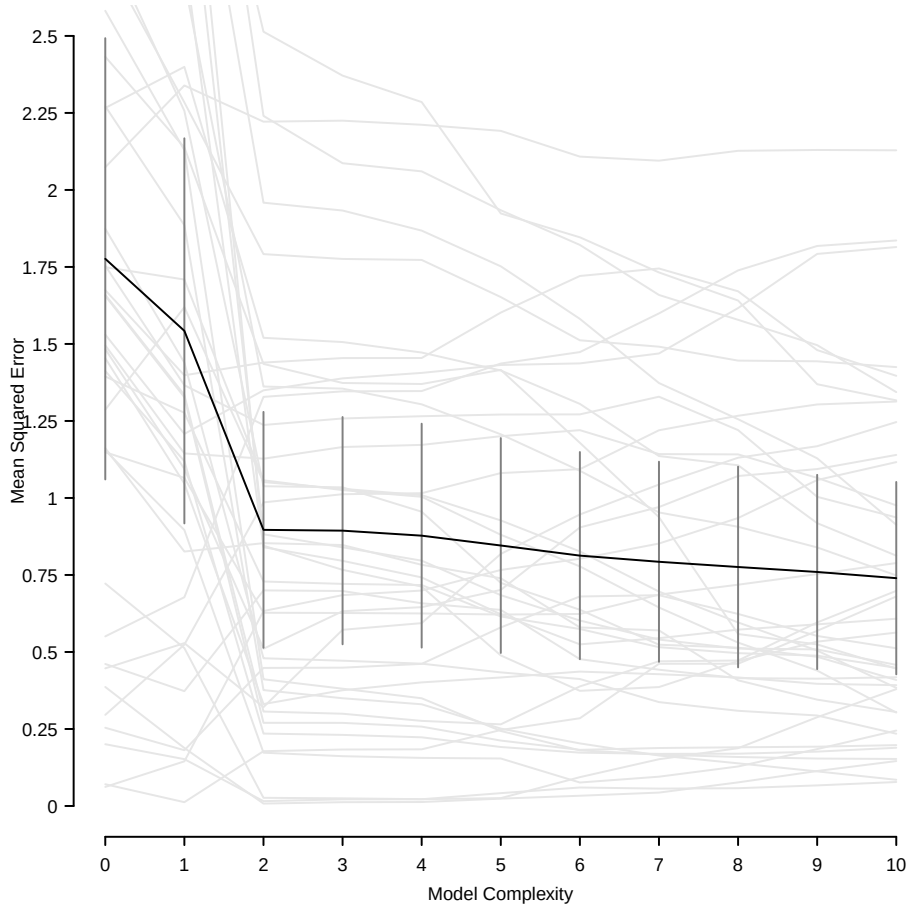


FIG. 3.6 – Procédure de validation croisée pour sélectionner le nombre de variables du modèle. Les plus grand gains en terme de minimisation de l'erreur de prédiction sont obtenus par l'inclusion de seulement deux covariables : la Zone Antarctique et le type de trajet. Les autres covariables ont un effet marginal sur les prédictions et n'ont été sélectionnées que dans moins de 80% des 40 validations croisées. Les lignes grises représentent ces dernières alors que les moyennes et intervalles de confiance à 95% sont en noir.

Paramètre	Moyenne		OLS	Stabilité
	Standardisée	Originale		
Antarctique	-0.77	-1.7	-2.0	0.900
Trajet	-0.64	-1.3	-1.6	0.800
Mâle × Taille Corporelle	-0.38	-0.9	-1.9	0.675
Plateau	0.08	0.2	0.2	0.675
Mâle × Interfrontale	0.07	0.3	-0.1	0.650
Mâle × Plateau	0.10	0.1	NA	0.600
Taille Corporelle	0.20	0.4	-0.1	0.500
Mâle	0.03	0.1	0.1	0.475
Mâle × Antarctique	-0.05	-0.2	-0.2	0.475
Mâle × Trajet	0.02	0.1	0.4	0.475

TAB. 3.2 – Résultat de la sélection de variables par régression "Spike-and-Slab". Les coefficients de régression de 10 variables/interactions s'interprètent par rapport à une valeur de référence correspondant à la valeur en $\delta^{13}C$ d'une femelle de taille moyenne 250 cm qui s'est principalement alimentée en Zone Interfrontale ($\delta^{13}C = -20.2$ ‰). Les variables standardisées permettent de jauger l'importance relative des différentes variables/interactions, les autres permettent de faire des prédictions. Par exemple, un animal s'alimentant principalement en Zone Antarctique a une valeur en isotope du carbone de $-20.2 - 1.7 = -21.9$ ‰. La taille corporelle a été standardisée selon Gelman (2008) : la valeur de 0.20‰ correspond à l'effet attendu pour un animal de 50 cm plus grand que la moyenne. OLS signifie "Moindres Carrés Ordinaire" et permet de juger du rétrécissement induit par le prior "Spike-and-Slab" par rapport à une analyse classique par moindres carrés.

Notre analyse de stabilité a montré que les deux variables affectant la valeur de $\delta^{13}C$ étaient un voyage alimentaire en Antarctique et le type de trajet (Graphique 3.6). Comme attendue, la signature isotopique associée à la Zone Antarctique était inférieure à celle de la Zone Interfrontale. Les trajets post-mue étaient encore associés avec une valeur de $\delta^{13}C$ plus faible que celle associée aux trajets post-reproduction. Dans le cas présent, sexe et type de trajet n'étaient pas confondus (5 mâles juvéniles parmi 26 ont été équipés après la reproduction). Cet effet pourrait refléter comment les animaux seraient moins limités par la glace mer à la fin de l'été par rapport au printemps. Par ailleurs, les femelles perdent jusqu'à un tiers de leur masse corporelle pendant la lactation (Arnbom et al., 1997), et mettent jusqu'à 3 semaines pour atteindre la Zone Antarctique (Biuw et al., 2007). Le voyage post-reproduction ne durant que 2 mois environ (Graphique 1.4), aller jusqu'en Zone Antarctique n'est probablement pas une option raisonnable pour la plupart des femelles qui ont besoin de restaurer leur condition corporelle avant une seconde période de demande énergétique liée à la mue.

Les autres variables avec une stabilité proche de 80% étaient une alimentation sur le Plateau de Kerguelen et une interaction chez les mâles avec la taille corporelle. La signature isotopique en carbone du Plateau de Kerguelen est très proche, mais légèrement enrichie de 0.2 ‰, de celle de la Zone Interfrontale. Cette différence est petite et étant donnée la magnitude de la déviation standard résiduelle de l'ordre de 0.8 ‰, les signatures du Plateau de Kerguelen et de la Zone Interfrontale étaient trop proches pour être distinguables avec notre jeu de données. Toutefois la différence estimée est plausible à la fois de par son signe et de par sa magnitude : le Plateau de Kerguelen, de par sa forte productivité (Blain et al., 2001), devrait avoir une signature en isotopes du carbone plus élevée que celle de la Zone Interfrontale. Il est à noter que la différence que nous avons ici estimée est identique selon que l'on utilise l'estimateur OLS ou la régression "spike-and-slab" (Tableau 3.2). Il est possible que la taille modeste de notre jeu de données empêchait de tirer des conclusions univoques quant-à l'existence d'une différence de signature isotopique entre le Plateau de Kerguelen et la Zone Interfrontale.

L'interaction chez les mâles avec la taille corporelle suggèrait que les grands mâles avaient une valeur de δ^{13}C plus faible que des mâles plus petits (l'effet est de -0.9‰ pour un mâle de 3 mètres comparé à un mâle de 2.5 mètres[3]). Cette interaction est plausible. Étant donné que les Éléphants de Mer ont une croissance indéterminée (Laws, 1953; McLaren, 1993; Bell et al., 2005), leur taille corporelle est un proxy de leur âge et l'interaction observée pourrait signifier que les mâles les plus âgés vont s'alimenter à de plus hautes latitudes que les autres individus.

La différence de signature isotopique entre Zone Antarctique et Zone Interfrontale mesurée par du sang complet d'Éléphant de Mer était de -1.7‰. Jaeger et al. (2010) ont cherché à établir une cartographie des valeurs isotopiques observées dans l'Océan Austral à partir de mesures réalisées sur du plasma de Grand Albatros (*Diomedea exulans*). Chez cette espèce, une différence de 10° de latitude était associée à une diminution de -3.1‰. En considérant que la Zone Antarctique commence à -60°S, les îles Kerguelen se stituant vers -50°S, nous aurions pu nous attendre à une différence de 3.1‰ chez les Éléphants de Mer également. Notre estimation était presque moitié moindre que ce chiffre (Tableaux 3.1 & 3.2). Un tel écart pourrait provenir des taux de renouvellement différents entre plasma et sang complet, de la différence de taille entre les deux espèces, d'extrapolation invalide[4], ou d'erreur de type M[5].

[3] On peut remarquer que la moyenne *a posteriori* de ce coefficient était considérablement rétréci vers 0 par rapport à l'estimateur classique OLS. Ce dernier était en effet très sensible à une seule observation influente, celle du plus grand mâle de l'échantillon (3.8 mètres) dont la valeur de δ^{13}C était de -22.2 ‰.

[4] aucun des oiseaux étudiés par Jaeger et al. (2010) ne sont descendus aussi bas que -60°S.

[5] Les erreurs de Type M correspondent à des erreurs de magnitude dans l'estimation d'un effet : si un effet est statistiquement significatif, il est aussi probable qu'il soit surestimé (Gelman and Tuerlinckx, 2000; Whittingham et al., 2006). Ce phénomène est parfois décrit comme la 'Malédiction du Vainqueur' et on pourra voir à ce sujet le billet du statisticien Andrew Gelman :

Avec notre approche par régression "Spike-and-Slab", la surestimation est moins probable du fait du rétrécissement des effets vers 0 que le prior induit (voir l'Annexe C). Quatre points avec une forte influence sont visibles sur le graphique 2 de Jaeger et al. (2010) et leurs données étaient également compatibles avec un regroupement en 3 sous-groupes distincts. Nos données avec les Éléphants de Mer sont en comparaison mieux réparties par classe de latitude (Graphique 3.5), et pourraient également être compatibles avec une relation faiblement non-linéaire entre latitude et valeur de δ^{13}C : une plus forte pente pourrait bien exister à de faibles latitudes en accord avec les résultats de Francois et al. (1993). Francois et al. (1993) ont mis en évidence une relation négative très marquée entre la valeur en δ^{13}C des Particules de Matière Organique et les latitudes $-40°$S à $-45°$S, puis une pente plus douce pour des latitudes inférieures à $-45°$S. Très peu d'Éléphants de Mer parmi les 80 équipés se sont retrouvés dans des eaux subtropicales, c'est-à-dire à des latitudes supérieures à $-45°$S. Une relation linéaire entre latitude et valeur en δ^{13}C du sang des Éléphant de Mer semble donc raisonnable[6]. Par contre, plusieurs albatros suivis par Jaeger et al. (2010) se sont retrouvés au dessus de la latitude $-45°$S, ce qui, au vu des résultats de Francois et al. (1993), pourrait induire une surestimation de la différence isotopique entre les eaux de la Zone Interfrontale et de la Zone Antarctique pour notre étude. Enfin, on peut noter que notre différence estimée de l'ordre de 2‰ est compatible avec les données isotopiques de Bentaleb et al. (1998), mesurées sur des Particules de Matières Organiques aux abords des îles Kerguelen. En effet, Bentaleb et al. (1998) avaient estimé une diminution moyenne de ≈ -2‰ entre les latitudes -40° Sud et -50° Sud.

En résumé, notre étude a établit que nous pouvions bien détecter des différences en isotopes du carbone dans les tissus sanguins d'Éléphant de Mer s'étant alimenter dans différents zones de l'Océan Austral. Il est donc possible d'utiliser la valeur en δ^{13}C pour inférer les zones d'alimentation principales des animaux. Alors qu'il était possible de distinguer entre Zone Antarctique et les autres, la différence entre la Zone Interfrontale et le Plateau de Kerguelen était trop faible pour pouvoir être détectée de manière fiable chez les Éléphants de Mer avec notre jeu de données actuel. Ceci pourrait provenir du panache de productivité primaire observé sur la Plateau de Kerguelen (Blain et al., 2001) (Graphique 3.3), ou de la stratégie de reproduction sur capital des Éléphants de Mer. En effet, une telle stratégie, couplée à une imposante masse corporelle, implique que ces animaux peuvent accumuler beaucoup de réserves pour les mobiliser ultérieurement. Ainsi le signal isotopique que nous pouvons mesurer est une moyenne et ne reflèterait que de larges variations au détriment de plus petites variations. Nous pourrions ainsi expliquer le fait que Plateau de Kerguelen et Zone Interfrontale ne soient pas distinguables avec notre jeu de données actuel, trop modeste pour estimer précisemment de petites différences.

http ://andrewgelman.com/2011/09/the-statistical-significance-filter/.

[6] Un modèle dit en bâton brisé n'avait aucun support statistique par rapport à une simple droite.

3.3 Stratégies Maternelles

3.3.1 Proxy de la Valeur Sélective

L'existence de plusieurs zones d'alimentation distinctes chez les Éléphants de Mer des îles Kerguelen pose la question de leurs conséquences sur la valeur sélective des individus : est-ce que les animaux qui s'alimentent en Antarctique ont une valeur sélective différente de ceux qui se rendent au Front Polaire ? En dépit de son caractère central en biologie, la notion d'aptitude biologique (la cible de la sélection naturelle) est difficile à définir tant d'un point de vue pratique (Link et al., 2002; Metcalf and Parvard, 2006; Brommer et al., 2002, 2004) que d'un point de vue philosophique (Ariew and Lewontin, 2004; Matthen and Ariew, 2002; Rosenberg and Bouchard, 2010). La définition ici retenue est la suivante : l'aptitude biologique mesure le taux de propagation de génotypes dans les générations futures (Link et al., 2002). Cette définition insiste sur deux points cruciaux, d'une part la capacité des organismes à survivre suffisamment longtemps pour se reproduire, et d'autre part la nécessité que leurs descendants survivent à leur tour et soient recrutés dans la population.

La survie et la reproduction sont donc deux composantes essentielles de la valeur sélective. Il n'existe pas à l'heure actuelle d'étude par Capture-Marquage-Recapture de la population d'Éléphants de Mer des îles Kerguelen, ce qui interdit d'identifier de manière individuelle les animaux et donc d'estimer leur survie. Toutefois, ces animaux sont des reproducteurs sur capital, ce qui signifie qu'il existe un découplage temporel (et spatial) entre acquisition des ressources en vue de la reproduction et l'utilisation de ces ressources (Jönsson, 1997). Les femelles s'alimentent et stockent des ressources pendant ≈ 7 mois (Graphique 1.4) avant de revenir à terre pour y mettre bas un unique petit au début du printemps austral. Les cas de gémelparité sont extrêmement rares chez cette espèce, probablement du fait de l'investissement important pour sevrer un petit : celui-ci peut tripler sa masse corporelle durant les trois semaines de lactation (Arnbom et al., 1997). Les ressources que peuvent accumuler les femelles lors de leur voyage post-mue vont donc fortement déterminer leur succès reproducteur : la masse au sevrage d'un petit est corrélée à sa survie lors de sa première année de vie (McMahon et al., 2000*a*).

La masse au sevrage d'un veau résume ainsi la capacité d'une femelle à extraire des ressources du milieu et peut donc servir de proxy de la valeur sélective de celle-ci. Qu'il existe une variabilité dans la stratégie d'alimentation des femelles (alimentation dans la Zone Antarctique *versus* Zone Interfrontale) pourrait traduire une variabilité de la valeur sélective de ces femelles. En d'autres termes, est-ce que s'alimenter dans la Zone Interfrontale procure des gains énergétiques différents d'une alimentation en Zone Antarctique ? Pour répondre à cette question, nous pouvons examiner la relation entre masse au sevrage d'un veau et ses valeurs isotopiques du sang.

En effet, Ducatez et al. (2008) a montré que la valeur en isotopes du carbone, $\delta^{13}C$, d'un veau, qui est facilement manipulable, reflétait celle de sa mère. Grâce à ces isotopes du carbone, nous pouvons donc inférer la zone d'alimentation d'une femelle avant son retour à terre et évaluer dans quelle mesure celle-ci influence la quantité d'energie qu'une mère parvient à transférer à son petit au cours de la période d'élevage. *A priori*, la Zone Antarctique semble plus profitable étant donné comment les petits nés sur des îles proches du continent Antarctique ont une plus grande masse au sevrage que les autres petits (Burton et al., 1997).

3.3.2 Récolte des Données

Les données sur les masses au sevrage et les prélèvements d'échantillon de sang ont eu lieu au cours du printemps austral (Septembre-Novembre) au cours des années 2006 à 2009 sur la Péninsule Courbet aux îles Kerguelen. Exceptée durant l'année 2007, une cohorte de $\approx$ 200 petits Éléphants de Mer a été suivie quotidiennement de leur naissance jusqu'au sevrage (Tableau 3.3). Une bague de plastique souple engravée d'un numéro unique (Dalton Rototag, Nettlebed, UK) a été posée dans le tissu cartilagineux d'une des nageoires caudales de chaque petit suivi afin de permettre son identification. Cette bague a été retirée une fois le petit sevré. Avant le sevrage, les veaux restent dans les harems, où leur mère les nourrit et les protège des autres femelles. Dès qu'une femelle reproductrice quitte le harem pour retourner en mer, son petit est chassé du harem par les autres femelles et se retrouve pendant quelques jours en périphérie de son harem de naissance. Notre suivi quotidien nous a permis d'identifier en moins de 24 heures les petits sevrés, que nous avons ensuite pesés et mesurés. Un échantillon de sang à également été prélevé dans le sinus veineux dorsal au moyen d'une aiguille de 90mm de long et 1.2mm de diamètre. Ces échantillons ont été conservés dans de l'éthanol à 70% avant analyse en laboratoire (voir Annexe C). La précision de la balance de pesée était de 0.1 kg en 2006, 2007 et 2008, mais de 2 kg en 2009. Cette erreur de mesure a été prise en compte dans les analyses statistiques.

Année	N	Moyenne	Médiane	Ecart-type	Coef. d'Assymétrie	Kurtosis
2006	193	105	104	19	0.03	−0.29
2007	57	106	106	19	0.08	0.27
2008	202	110	114	23	−0.25	0.02
2009	234	111	112	23	−0.14	−0.18
2006-2009	686	109	110	22	−0.11	−0.13

TAB. 3.3 – Statistiques descriptives des données de masse au sevrage (kg) des petits Éléphants de Mer des îles Kerguelen. Le coefficient d'assymétrie de Bowley, qui varie entre −1 et 1 est rapporté (Kim and White, 2003). La kurtosis (ou coefficient d'aplatissement) est estimée suivant An and Ahmed (2008) (leur $\hat{\gamma}^{N2}$) : une valeur de 0 correspond à la kurtosis d'une distribution normale. Coefficient d'assymétrie et kurtosis sont sans dimension.

3.3.3 Isotopes Stables du Sang

Les valeurs observées d'isotopes du carbone s'étalaient entre −23.9 et −18.8 ‰ avec une moyenne de −21.1 ‰, alors que celles des isotopes de l'azote s'étalaient entre 10.1 et 12.8 ‰ avec une moyenne de 11.4 ‰. Les variances observées dans les valeurs de δ^{13}C et δ^{15}N étaient modestes avec un coefficient de variation inférieur à 5% dans les deux cas. Au cours des 4 années d'échantillonnage, la distribution observée des valeurs en δ^{15}N était très stable (sauf pour 2007 mais cela est probablement dû à la faible taille d'échantillon, Graphique 3.7). Les distributions observées des valeurs de δ^{13}C étaient comparativement plus variables (Graphique 3.7) mais la magnitude des écarts d'une médiane pour une année par rapport à la médiane globale restait faible (< 0.5‰).

Ducatez et al. (2008) a pu estimer des droites de régression entre la valeur isotopique du sang d'un petit et celui de sa mère. En utilisant ces relations, la valeur moyenne en δ^{13}C pour les femelles reproductrices était de -21.4 ± 0.1 ‰ [7] et celle en δ^{15}N de 10.1 ± 0.1 ‰[8].

[7] $\delta^{13}C_{Femelle} = 0.4 + 1.0 \times \delta^{13}C_{Veau}$
[8] $\delta^{15}N_{Femelle} = 4.7 + 0.4 \times \delta^{15}N_{Veau}$

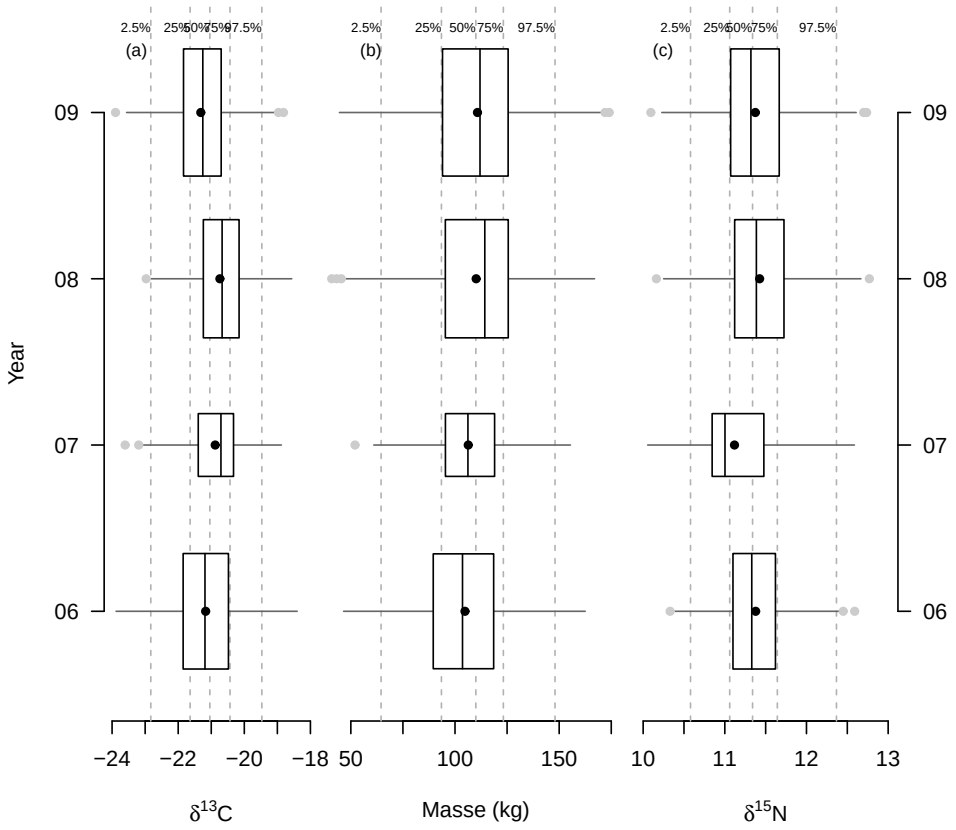


FIG. 3.7 – Tukey plots des distributions des valeurs isotopiques du carbone (a) et de l'azote (c) mesurés dans le sang de veaux sevrés d'Éléphant de Mer sur les îles Kerguelen. La distribution de la masse au sevrage (b) est également représentée. L'aire d'une boîte est proportionnelle à la taille de l'échantillon d'un année et comprend 50% des observations. Les points noirs à l'intérieur de chaque boîte symbolisent la signature isotopique moyenne, et la ligne noire, la médiane. Les points en gris représentent les observations les plus extrêmes définies selon Dümgen and Riedwyl (2007). Les lignes en pointillées marquent les percentiles du jeu de données complet et illustrent la faible variabilité interannuelle : médianes annuelles et globale sont très proches en ce qui concerne les valeurs en δ^{15}N. Il existe une plus grande variabilité pour les valeurs en δ^{13}C mais elle reste modeste en valeur absolue. Le graphique illustre la faible variabilité interannuelle observée dans l'échantillon.

3.3.4 Stratégie Maternelle d'Approvisionnement

Le coefficient d'assymétrie et d'aplatissement (kurtosis) de la distribution des masses au sevrage avaient tendance à être négatifs, ce qui pourrait trahir un mélange de deux distributions (Graphique 3.8 et Tableau 3.3, (Darlington, 1970; Hilderbrand, 1971)). Un tel mélange pourrait refléter les deux stratégies d'alimentation qu'utilisent les femelles. Nous avons donc supposé que l'ensemble des petits sevrés était composé de deux sous-groupes : un groupe de petits avec une masse au sevrage en moyenne plus élevée que celle de l'autre groupe. La masse au sevrage, dont la distribution n'était pas normale (Graphique 3.8), a donc été analysée comme un mélange de deux distributions normales[9] :

$$\text{Masse}_i = (1-p_i) \times (\bar{\text{Masse}}_1 + \text{Sexe}_1 + \eta_{\text{Annee},\mathbf{1}}) + p_i \times (\bar{\text{Masse}}_2 + \text{Sexe}_2 + \eta_{\text{Annee},\mathbf{2}}) + \varepsilon_i \tag{3.1}$$

où $\bar{\text{Masse}}_2 > \bar{\text{Masse}}_1$; p_i $(1-p_i)$ dénote la probabilité pour un petit i d'appartenir au groupe avec une forte (faible) masse au sevrage, et ε_i sont les résidus que l'on suppose issus d'une loi normale de moyenne 0 et de variance $\sigma^2_{\text{residuelle}}$. L'effet de l'année, spécifique à chaque groupe latent, sur la masse au sevrage $\eta_{\text{Annee},k\in(1:2)}$ est supposée issue d'une loi normale de moyenne 0 et de variance $\sigma^2_{\text{Annee},k\in(1:2)}$.

L'équation 3.1 ci-dessus définit un modèle à mélange. Ce modèle a des ordonnées à l'origine qui varient en fonction des années : il tient donc compte d'une éventuelle variabilité interannuelle (les paramètres $\eta_{\text{Annee},k\in(1:2)}$) qui peut être différente pour chaque groupe latent. Si chaque composante de ce mélange correspond exactement à une stratégie maternelle d'alimentation, nous pouvons nous attendre à ce que ces effets interannuels soient corrélés aux conditions environnementales prévalentes en Zone Antarctique ou en Zone Interfrontale. Par ailleurs, étant donné le fort dimorphisme sexuel chez cette espèce nous pouvons aussi nous attendre à des différences de masse entre mâles et femelles dès un jeune âge.

[9] Une analyse préliminaire sans mélange n'avait que peu de pouvoir prédictif ($R^2 = 0.07$) bien que toutes nos covariables incluses dans le modèle étaient statistiquement significatives à 5%.

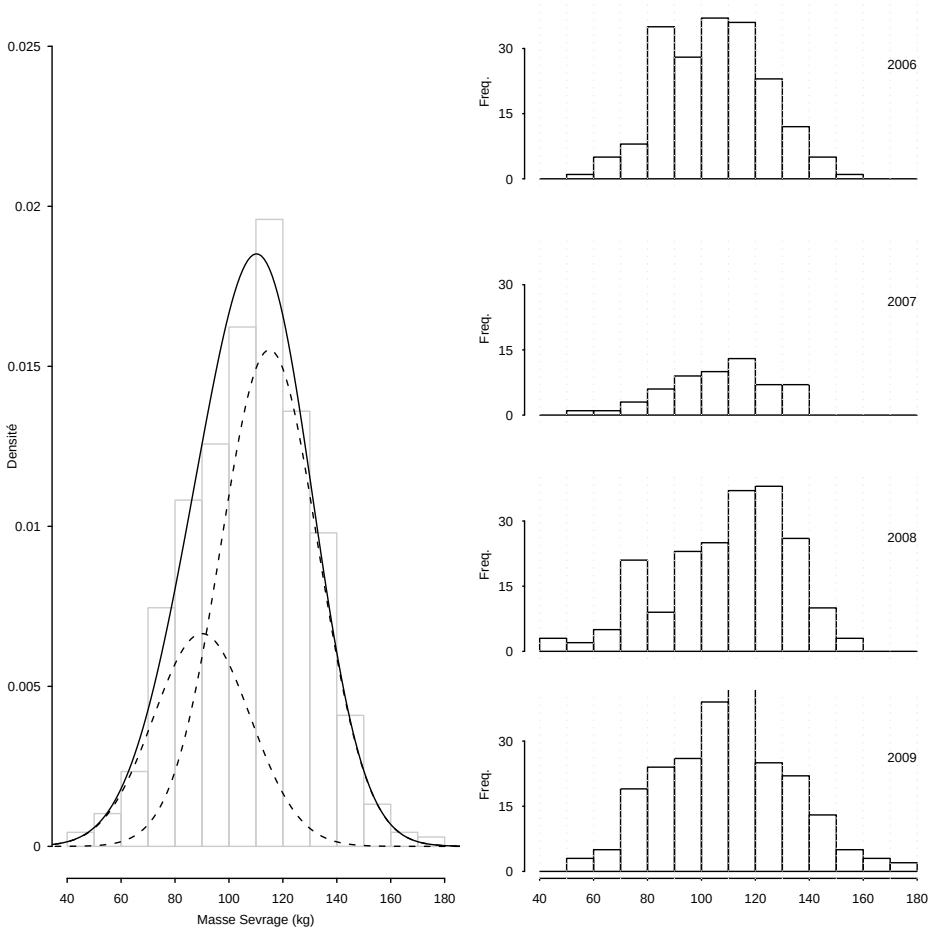


FIG. 3.8 – Distribution observée des données de masse au sevrage des jeunes Éléphant de Mer. La graphique de gauche montre un histogramme des données (les barres grises en fond) sur lequel est superposé un mélange de deux distributions normales qui reproduisent l'assymétrie de la distribution empirique. Les graphiques de droite montrent les données brutes pour chaque année.

Dans l'équation 3.1 ci-dessus, la variable indicatrice du groupe auquel appartient un petit (forte ou faible masse au sevrage) n'est pas directement observable au moment de la collecte des données (il est trop tard à ce moment là puisque les femelles sont déjà de retour de leur voyage post-mue), mais ces données peuvent être conceptualisées comme manquantes et que l'on va chercher à estimer grâce aux valeurs des isotopes stables du sang :

$$\text{robit}(p_i) = \text{Intercepte} + \delta^{13}\text{C}_i + \delta^{13}\text{C}_i^2 + \delta^{15}\text{N}_i + \delta^{15}\text{N}_i^2 + \text{Date de Sevrage}_i \quad (3.2)$$

où le robit est une fonction de lien robuste (Annexe C) (Liu, 2004)). D'autres fonctions de lien plus familières (probit et logit) ont été initiallement utilisée mais nos modèles ne convergaient pas.[10]. Cette fonction robit correspond à la distribution cumulée d'une loi de Student à 7 degrés de liberté et d'écart-type 1.5484, choisi de sorte à approximer une distribution logistique standard (Liu, 2004). À l'opposée des méthodes de clustering telles que les *k-means*, notre modèle tient donc compte de l'incertitude liée à l'assignation d'un petit à un groupe ou un autre.

Une relation quadratique avec les valeurs isotopiques (Équation 3.2) a été envisagée suite à une analyse préliminaire avec des splines (non présentée). Une fonction convexe des valeurs de δ^{13}C pourrait s'intépréter par un gain énergétique plus faible (et par conséquence une masse au sevrage plus faible du petit) pour des femelles s'alimentant dans la Zone Interfrontale par rapport à des femelles qui seraient aller soit dans des eaux Antarctiques, soit dans des eaux sub-tropicales. Les valeurs en isotopes du carbone δ^{13}C et de l'azote δ^{15}N ont toutes les deux été inclusent dans le modèle comme elles n'étaient que modestement corrélées ($\rho =_{0.25} 0.32_{0.39}$). La date de sevrage a également été incluse parce que (1) elle n'était pas grandement corrélée avec les autres variables, et (2) elle est modestement corrélée avec l'âge d'une femelle : en effet les femelles les plus âgées ont tendance à revenir à terre plus tard pendant la saison de reproduction que de jeunes femelles (Kirkman et al., 2004).

[10] D'où l'utilisation d'une fonction de lien robuste pour remédier à ce problème de convergence. L'idée n'était pas ici d'utiliser une fonction de lien fantaisiste mais de résoudre ce problème de convergence. Il n'était donc pas question de généralisations outrancières d'estimateurs familiers (Achen, 2002), mais bien de résoudre un problème.

La taille corporelle des veaux, bien que mesurées sur le terrain, n'a pas été incluse dans le modèle. Au moment du sevrage, les petits Éléphants de Mer sont toujours en croissance, ce qui signifie que la masse influence la taille autant que la taille influence la masse d'un petit. Les relations de causalités vont dans les deux sens (un petit est grand parce qu'il est gros, ou un petit est gros parce qu'il est grand). La taille est donc une variable endogène et ne doit pas être incluse dans une régression de la masse (Green, 2001). Comme attendu, taille et masse corporelle au sevrage étaient corrélées ($\rho =_{0.58} 0.63_{0.67}$) et la distribution observée des tailles corporelles était similaire à celle des masses.

Modèliser la masse au sevrage comme un mélange a permis de prendre en compte presqu'un tiers de la variance observée. Toutes les variables considérées comme potentiellement prédictives de l'appartenance à un groupe latent ou à l'autre (Équation 3.2) se sont révélées importantes (Graphique 3.9). La valeur en isotopes du carbone était très importante pour prédire l'appartenance à un groupe, mais contrairement à nos attentes initiales, cette relation n'était pas monotone. Les veaux avec une valeur en δ^{13}C, soit très faible soit trés forte, avaient une plus forte probabilité d'avoir une forte masse au sevrage comparée à des valeurs en δ^{13}C intermédiaires. Par contre, de fortes valeurs en isotopes de l'azote δ^{15}N diminuaient la probabilité pour un jeune d'avoir une forte masse au sevrage. Enfin, l'effet de la date de sevrage était plus modeste mais positif : les petits sevrés plus tard dans la saison étaient aussi plus à même d'appartenir au groupe des petits avec une forte masse. Cette relation était attendue étant donnée que les femelles les plus âgées, et donc les plus expérimentées, ont tendance à revenir mettre bas à terre plus tard dans la saison de reproduction que les femelles moins âgées (Arnbom et al., 1997; Kirkman et al., 2004). Comme ces animaux continuent de grandir tout au long de leur vie, les femelles plus âgées peuvent aussi accumuler plus de réserves qu'elles transféreront ensuite à leur petit.

Ainsi nos données sont compatibles avec l'idée que l'ensemble des petits Éléphants de Mer est en fait un aggrégat hétérogène : environ ${}_{17}29_{40}\%$ des jeunes avaient une masse de ${}_{82}89_{99}$ kg alors que les ${}_{60}71_{83}\%$ restants avaient une masse de ${}_{107}115_{24}$ kg (Graphique 3.8). Il a été estimé que chaque incrément de 5 kg permet à un petit de survivre 10 jours de jeûn de plus en mer (McMahon et al., 2000*a*), : la différence de ≈ 25 kg que nous avons trouvée est donc biologiquement pertinente. Quant aux proportions du mélange entre les deux groupes, elles étaient relativement stables au fil des années : ${}_{56}70_{84}$, ${}_{53}73_{88}$, ${}_{64}76_{86}$ et ${}_{53}67_{81}\%$ de petits avec un forte masse ont été observés en 2006, 2007, 2008 et 2009 respectivement.

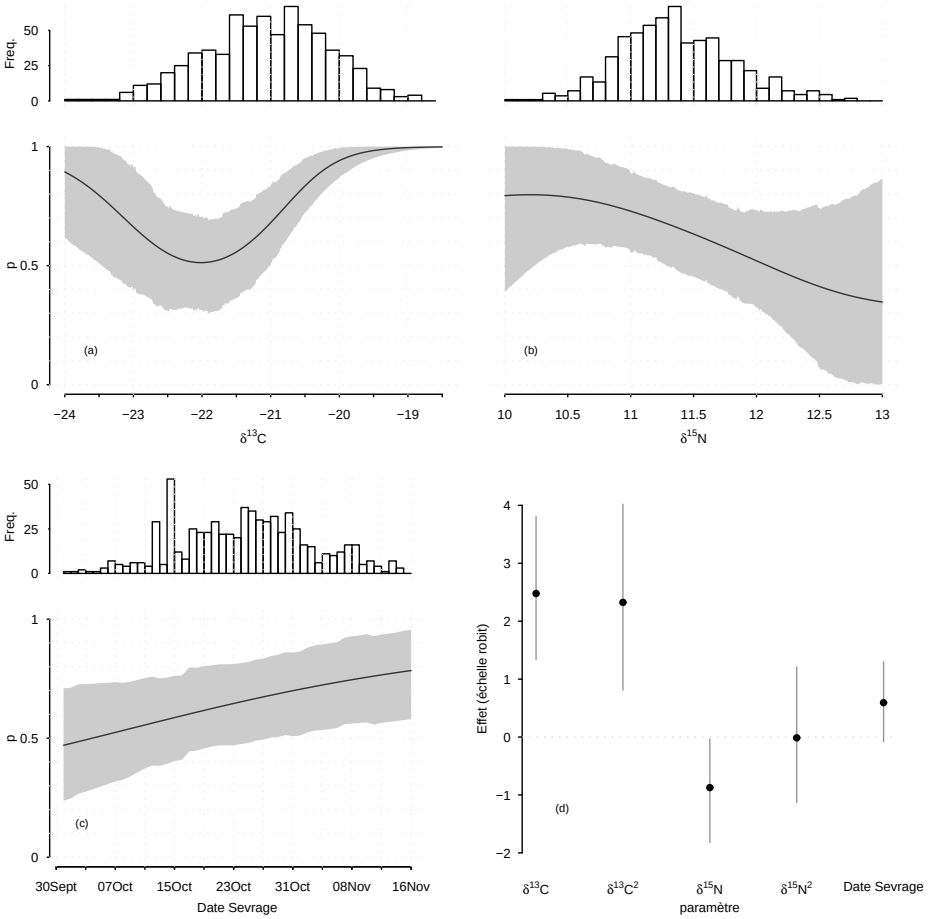


FIG. 3.9 – Représentation graphique des résultats du modèle à mélange : relation entre probabilité d'appartenir à un groupe (faible, $p = 0$, ou forte masse au sevrage, $p = 1$) et *a* valeur en isotopes du carbone ; *b*) valeur en isotopes de l'azote ; *c* date de sevrage. La ligne noire réprésente la moyenne *a posteriori*, l'enveloppe grise correspond à un intervalle de confiance à 95%, et les histogrammes montrent la distribution observée de chaque covariable. Le sous-graphique *d* montre les valeurs des coefficients de régression sur une échelle robit pour des covariables standardisées, avec intervalle de confiance à 95%. Les prédicteurs les plus importants sont les valeurs de δ^{13}C, $\delta^{13}C^2$, δ^{15}N et la date de sevrage.

Les isotopes stables mesurés dans le sang complet de jeunes Éléphants de Mer au moment du sevrage se sont révélés être d'importants prédicteurs de leur masse au sevrage et nous ont permis d'inférer la zone d'alimentation de leur mère. Les femelles qui se sont alimentées dans des eaux de hautes latitudes (faibles valeurs en δ^{13}C) ou de faibles latitudes (valeurs élevées en δ^{13}C) avaient une plus grande probabilité de sevrer un petit avec une forte masse que les autres femelles (Graphique 3.9a). Cette relation en cloche entre valeur en isotopes du carbone et la probabilité d'avoir une forte masse au sevrage pour un petit est surprenante. Nous nous attendions *a priori* à ce que la Zone Antarctique soit effectivement plus favorable pour les femelles reproductrices (Burton et al., 1997), mais la relation attendue était plutôt strictement décroissante de sorte que plus la valeur en δ^{13}C était faible, plus grande la probabilité qu'un petit ait une forte masse au sevrage. En croisant les résultats du Tableau 3.2 et les facteurs de discrimination estimés par Ducatez et al. (2008), nous pouvons essayer de prédire la latitude moyenne du trajet post-mue qu'à effectuer une femelle avant de rentrer à terre (Graphique 3.10).

De faibles et fortes valeurs en δ^{13}C permettent de prédire avec certitude si un petit aura une forte masse au sevrage ou non. Pourtant, seulement 1% des petits avaient une valeur en isotopes du carbone inférieure à $-23.0‰$ traduisant avec certitude une alimentation en Zone Antarctique (voir Tableau 3.2). De manière similaire, seulement 3% des petits avaient une valeur en isotopes du carbone supérieure à $-19.5‰$ qui pourrait traduire une alimentation dans des eaux subtropicales. Néanmoins, les données de suivis satellitaires suggérent que cette éventualité est plutôt rare (Graphique 3.4), et il se pourrait que de fortes valeurs en δ^{13}C soient le reflet de la signature du Plateau de Kerguelen, qui est une zone extrêmement productive dans le secteur indien de l'Océan Austral (Blain et al., 2001). Nos résultats précédents (Tableau 3.2) ne permettaient pas de distinguer entre les signatures isotopiques de la Zone Interfrontale ou du Plateau de Kerguelen à partir des données issues du suivi télémétrique incomplet de 80 Éléphants de Mer. Toutefois, l'effet estimé du Plateau de Kerguelen était dans le sens de nos attentes *a priori*[11]. Ces résultats provenaient de l'analyse d'un jeu de données qui différait d'un facteur 10 avec les données sur les masses au sevrage des petits Éléphants de Mer ($N \approx 700$) pour lequel nous pouvons donc nous attendre à trouver des signaux plus fins. Par ailleurs, nous avons supposé que les trajets incomplets analysés étaient représentatifs du trajet complet quand bien même nous savons que les animaux s'alimentent de manière continu pendant un voyage en mer (Thums et al., 2011). La partie manquante des trajets est précisément celle du retour vers les îles Kerguelen durant laquelle les femelles traversent le Plateau. Au vu de la faible proportion de femelles qui s'aventurent dans des eaux subtropicales (Figure 3.4), il paraît plus raisonnable de considérer que les fortes valeurs en δ^{13}C soient en majorité le reflet d'une signature du Plateau

[11] et il est à noter que l'effet estimé n'était pas rétréci, suggérant un signal robuste dans ces données.

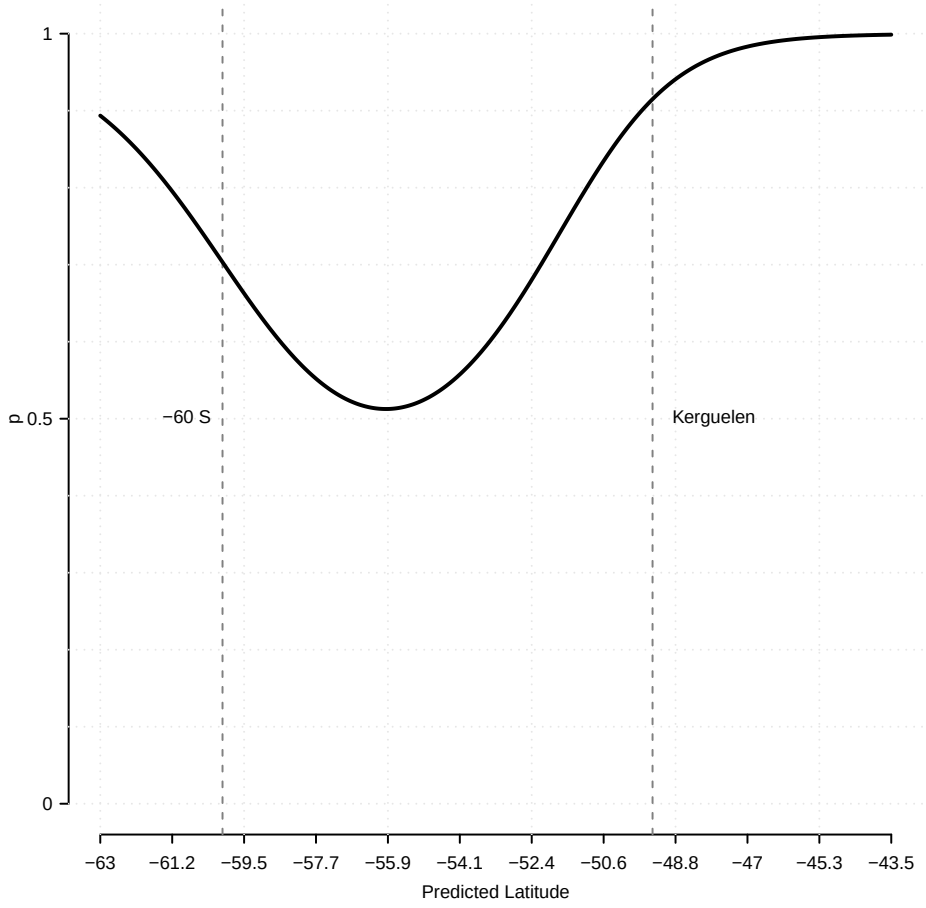


FIG. 3.10 – Relation prédite entre la probabilité pour un petit d'avoir une forte masse au sevrage et la latitude moyenne du voyage alimentaire de sa mère avant le retour à terre pour mise bas (voyage alimentaire post-mue).

de Kerguelen.

Si s'alimenter dans les Zones Antarctique ou du Plateau de Kerguelen était si profitables, pourquoi autant de femelles sont aller dans la Zone Interfrontale (Bailleul et al., 2010; Dragon et al., 2010) ? Il est possible que les femelles s'alimentant en Zone Antarctique soient confrontées à des coûts supplémentaires liés à l'imprévisibilité de l'étendue de la glace de mer. En effet, les femelles évitent de pénétrer dans la zone des glaces de mer (Bailleul et al., 2007*a*) : les femelles qui s'alimentent en Zone Antarctique pourrait donc être aussi les plus aptes à une quête alimentaire efficace en cas de conditions adverses et les plus à même de courir ce risque. Le Plateau de Kerguelen est une zone privilégiée par les mâles juvéniles, mais pas par les femelles adultes (Bailleul et al., 2010). Ce patron de ségrégation sexuelle dans l'espace pourrait provenir d'un harcèlement par les mâles ou d'un risque accru de prédation par des Orques (Guinet, 1992) ou des Requins Dormeurs (*Somniosus antarcticus*, van den Hoff and Morrice (2008)) de sorte que les femelles éviteraient le Plateau de Kerguelen en dépit de sa richesse biologique. Les processus que nous suggérons pour expliquer ce patron de ségrégation sont spéculatifs, mais l'observation directe d'interactions entre un Éléphant de Mer s'alimentant et d'autres organismes est chose ardue à moins de n'équiper quelques animaux avec des caméras.

Les valeurs en isotopes de l'azote étaient corrélées de manière négative avec la probabilité pour un petit d'avoir une forte masse au sevrage. Cette relation suggère que des proies plus basales dans le réseau trophique de l'Océan Austral seraient plus avantageuses que des proies plus élevées. Par exemple, les poissons lanternes de la famille des myctophidés (dont les valeurs en δ^{15}N sont comprises entre 7.6 et 10.2‰ (Cherel et al., 2008)) sont plus intéressantes en termes énergétiques que des céphalopodes (dont les valeurs en δ^{15}N sont comprises entre 10.0 et 10.9‰ (Cherel et al., 2008)[12]). Les analyses de contenus stomachaux ont traditionnellement conclu à la prépondérance de céphalopodes dans le régime alimentaire des Éléphants de Mer (Rodhouse et al., 1992) ; cependant ces études sont biaisées du fait de la faible digestibilité des becs de calamars qui sont retrouvés en grand nombre dans un estomac par ailleurs vide puisque les animaux jeûnent à terre.

Néanmoins, des données isotopiques du sang d'adultes suggèraient plutôt une prépondérance de poissons lanternes (myctophidés) que de céphalopodes dans le régime alimentaire des Éléphants de Mer (Cherel et al., 2008). Ces poissons sont des espèces clés-de-voûte de par leur biomasse (Cherel et al., 2010) dans les réseaux trophiques de l'Océan Austral (Graphique 3.2). Leur forte teneur en lipides et en proteines en font très probablement des proies de choix pour les Éléphants de Mer. (Newland et al., 2009) rapportent également une augmentation de la consommation de poissons mésopélagiques chez les femelles adultes par rapport à des individus juvéniles sur la base de la composition en acide gras de la graisse des Éléphant de Mer de l'île Macquarie.

[12] Il est à noter que ces valeurs proviennent d'organismes pêchés sur le Plateau de Kerguelen lors de campagnes océanographiques.

Une autre explication serait l'existence de gradients en valeur basale de δ^{15}N au sein de l'Océan Austral, entre eaux néritiques et pélagiques (Cherel and Hobson, 2007) ou entre eaux subtropicales et subantarctiques (Jaeger et al., 2010). La modeste corrélation entre les teneurs isotopiques en carbone et en azote dans le sang des jeunes éléphants de mer ($\rho =_{0.25} 0.32_{0.39}$) est compatible avec cette explication. Toutefois, la relation entre valeur en δ^{15}N et la probabilité pour un petit d'avoir une forte masse au sevrage était strictement décroissante. Valeurs en δ^{13}C et en δ^{15}N apportaient des informations complémentaires plutôt que redondantes. Dans le cas présent, l'explication la plus probable resterait celle d'une meilleure profitabilité de proies comme les poissons lanternes pour expliquer la relation observée.

3.3.5 Conditions Environnementales

Notre modèle définit par l'Équation 3.1 incluait deux variances liées à l'effet de l'année d'échantillonnage. Pour le groupe des petits avec une masse au sevrage plus faible, $\sigma_{\text{Annee},1}$ était égal à ${}_{0}4_{11}$kg, alors que $\sigma_{\text{Annee},2}$ était de ${}_{2}7_{16}$kg pour les petits avec une plus forte masse au sevrage. La variabilité inter-annuelle était donc plus faible dans le premier groupe de petits, dont les mères s'étaient probablement alimentées en Zone Interfrontale, ce qui pourrait traduire une plus grande prédictabilité des ressources dans cette zone. La Zone Interfrontale est en effet très dynamique du fait de tourbillons locaux associés à une forte productivité (Blain et al., 2001; Moore and Abbott, 2000). De nombreuses espèces de prédateurs apex ciblent les fronts et ces tourbillons lors de leur quête alimentaire, car ces structures influencent la distribution de proies comme les poissons lanternes (Bost et al., 2009*a*). D'autre part, nous avons détecté une différence entre mâles et femelles uniquement dans le groupe des petits avec une forte masse au sevrage ($\Delta_{\text{M-F}} =_{1} 4_{8}$kg *versus* $\Delta_{\text{M-F}} =_{-5} 2_{9}$kg). L'absence de différences chez une espèce aussi dimorphique que l'Éléphant de Mer, alors qu'elles sont détectables dès leur jeune âge (par exemple Field et al. (2007*a*)), était surprenante et créditait l'idée que la Zone Interfrontale serait relativement moins risquée mais aussi moins payante en terme de réserves qu'une femelle pourrait y accumuler lors de son voyage alimentaire.

Afin d'évaluer cette hypothèse, nous avons modifié l'équation 3.1 pour y incorporer des covariables environnementales caractéristiques d'une année donnée. En supposant un fonctionnement "bottom-up" du réseau trophique de l'Océan Austral, les années caractérisées par une forte productivité primaire pourraient également être plus favorables aux femelles gestantes et pourraient se traduire par une plus forte masse au sevrage des petits.

Nous avons utilisé comme proxy de la productivité primaire la concentration en surface de la Chlorophylle *a* calculée à partir des cartes de `SeaWiFS`. Des cartes des zones visitées par les Éléphants de Mer (Graphique 3.4) ont été extraites avec une résolution de 4 km × 4 km (`http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/`). Ces données ont été moyennées par mois à cause d'un nombre important de pixels manquants due à la couverture nuageuse obstruant les mesures satellitaires. Un proxy de productivité primaire a ainsi pu être calculé pour la Zone Interfrontale (-40° : -60° S - 0° : 125° E) mais pas pour la Zone Antarctique (au sud de -60° S). Ce proxy correspond à la somme cumulée sur chaque pixel des anomalies mensuelles de Chlorophylle *a* pendant les mois d'été (Octobre à Mai) puisqu'à cette période correspond l'essentiel de la productivité primaire (Mongin et al., 2008).

Dragon et al. (2011*b*) ont mis en évidence une corrélation positive entre l'Étendue de la Glace de mer et la concentration en surface de Chlorophylle *a* dans les eaux antarctiques. L'Étendue de la Glace de mer étant mesurée par micro-ondes, qui ne sont pas absorbées par la couverture nuageuse, cette variable est donc plus facilement disponible que la concentration de surface en Chlorophylle *a*. Nous l'avons donc retenue comme covariable environnementale pouvant influencer la masse au sevrage des jeunes Éléphant de Mer. Une anomalie d'Étendue de Glace de mer a donc été calculée pour la Zone Antarctique (> 60° S - 0° and 125° E, voir Dragon et al. (2011*b*) pour une description complète de la procédure). Comme les femelles restent dans la zone marginale des glaces (Bailleul et al., 2007*a*), il est probable qu'une plus grande étendue de glace de mer pour une année donnée limite en réalité les habitats de pêches favorables à ces femelles. Une relation négative entre masse au sevrage des petits et l'Étendue de la Glace de Mer est donc plutôt attendue *a priori*.

Nous ne disposons que de 4 années de suivis. L'effet d'une année j sur la masse au sevrage des 2 ($k_{\in 1,2}$) groupes de petits Éléphants de Mer a été modélisé suivant :

$$\eta_{j,k} = \begin{cases} \text{Chlorophylle a}_j \\ \text{Etendue Glace}_j \end{cases} + \upsilon_{j,k} \tag{3.3}$$

où $\upsilon_{j,k}$, le résidu de l'année j pour le groupe k, est issu d'une loi normale de moyenne 0 et de variance $\sigma^2_{\text{Annee},k\in(1:2)}$.

Afin d'évaluer la pertinence de l'inclusion de ces covariables environnementales dons notre modèle à mélange, un coefficient de détermination défini au niveau de l'année ($\mathbf{R^2_{annee}}$) a été calculé (Gelman and Pardoe, 2006). Ce coefficient de détermination s'interprète comme la proportion de variation inter-annuelle prise en compte par une covariable environnementale. Nous avons comparé ainsi trois modèles à mélange : un sans aucune covariable environnementale, un avec seulement l'anomalie de concentration de surface en Chlorophylle *a* ; et le dernier avec simultanément anomalies de concentration de Chlorophylle *a* en surface et d'Étendue de Glace de mer. Nous avons sélectionné un modèle au moyen de "Posterior Predictive Checks" (voir Annexe C) sur trois statistiques descriptives du jeu de données : le minimum, le maximum et la kurtosis. Les extrema ont été choisis pour voir dans quelle mesure chaque modèle parvenait à prédire la gamme des masses au sevrage effectivement observées (Tableau 3.3), alors que nous avons retenu la kurtosis parce qu'elle peut refléter une bimodalité (Darlington, 1970; Hilderbrand, 1971) et permet donc de juger de la pertinence des modèles à mélanges.

Statistique	Nul	Mélange	**Mélange$_{\text{Chl}_a}$**	Mélange$_{\text{Chl}_a,\text{Glace}}$
minimum	0.45	0.42	**0.48**	0.46
maximum	0.67	0.38	**0.32**	0.25
kurtosis	0.80	0.57	**0.53**	0.58

TAB. 3.4 – Sélection de modèles par "Posterior Predictive Checks" (Nul : modèle sans mélange et sans covariable environnementale ; Mélange : Modèle à Mélange sans covariable environnementale ; Mélange$_{\text{Chl}_a}$: Modèle à Mélange avec anomalie de Chlorophylle *a* ; et Mélange$_{\text{Chl}_a,\text{Glace}}$: Modèle à Mélange avec anomalies de Chlorophylle *a* et d'Étendue de Glace de mer). Des valeurs proches de 0 ou 1 trahissent un mauvais ajustement du modèle aux données, alors qu'une valeur de 0.5 traduit un bon ajustement. Le modèle sélectionné est en gras.

L'ajout de covariables environnementales améliorait quelque peu l'ajustement du modèle aux données (Tableau 3.4). Notre approche par "Posterior Predictive Checks" suggèrait de sélectionner le Modèle à Mélange avec l'anomalie de concentration en surface de la Chlorophylle *a*. Cette dernière prenait en compte quelque 33% de la variabilité inter-annuelle chez les petits de faible masse au sevrage et 0% chez les petits de forte masse, comme attendu sous l'hypothèse que les deux groupes de petits se calquaient parfaitement sur la stratégie maternelle d'approvisionnement (Graphique 3.11).

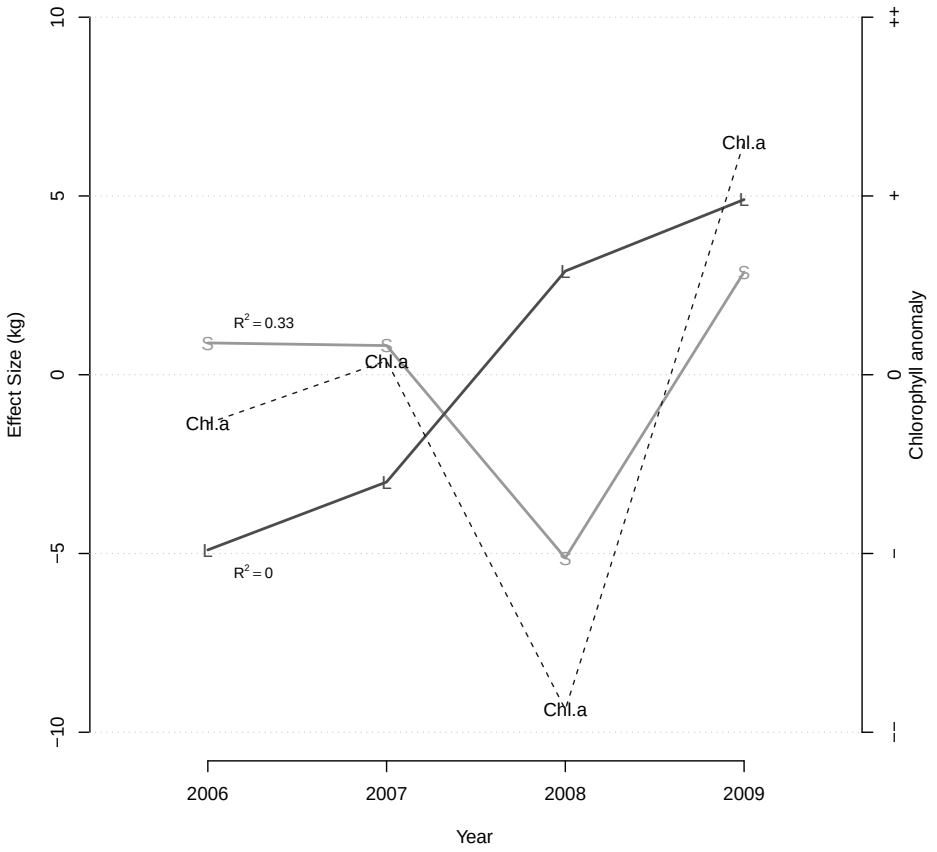


FIG. 3.11 – Variations interannuelles de la masse au sevrage des jeunes Éléphants de Mer : les lettres 'S' et 'L' dénotent les petits à faible ('small') et forte ('large') masse respectivement. Les deux groupes de petits se distinguaient dans leur réponse au variation annuelle de productivité primaire dans la Zone Interfrontale. L'anomalie de concentration en surface de Chlorophylle *a* covariait de manière positive, sur les quatres années considérées, avec la masse chez les petits avec une faible masse au sevrage. Les lignes en traits plein correspondent aux moyennes *a posteriori* du modèle.

L'anomalie d'étendue de Glace de Mer en revanche prenait en compte quelque 80% de la variabilité interannuelle chez les petits de forte masse, mais l'inclusion de cette covariable environnementale n'apportait pas de réelle amélioration au modèle à en juger par les "Posterior Predictive Checks" (Tableau 3.4), ou par une analyse graphique des residus (non montrée). De plus, le signe positif de la relation était opposé au signe négatif attendu *a priori*. De plus la courbe en cloche trouvée précédemment entre probabilité d'appartenir au groupe des petits à forte masse et valeur en $\delta^{13}C$ (Graphique 3.10) réfutait une correspondance exacte entre stratégie maternelle d'approvisionnement et masse au sevrage de son petit.

Nos données se limitaient à 4 années d'échantillonnage, ce qui limitait en conséquence nos capacités à inférer avec une grande certitude l'effet de variables environnementales. Néanmoins, nous avons trouvé une corrélation modeste entre la masse au sevrage des petits de faible masse et un proxy de la productivité primaire dans la Zone Interfrontale. Cette corrélation est raisonnable tant de par son signe (positif) que de par sa magnitude (modeste) : les Éléphants de Mer ne se nourrissant pas directement de chlorophylle, une forte corrélation aurait été suspecte. Nous avons aussi évaluée l'impact d'une seconde covariable environnementale, l'Étendue de Glace de mer, sur la masse du second groupe de jeunes Éléphant de Mer. Dans ce cas, la corrélation trouvée n'avait pas le signe attendu *a priori* et semblait trop forte, ce qui suggère qu'elle était en fait un artefact lié au fait que nous ne disposions que de 4 années de données. En effet, plus une série temporelle est courte, plus grande est la probabilité de trouver des corrélations spurieuses. Notre approche de sélection de modèle par "Posterior Predictive Checks" corroborait cette interprétation puisque l'inclusion de l'Étendue de Glace n'avait pas réllement amélioré les capacités prédictives du modèle (Tableau 3.4).

Il est à remarquer que tous les modèles à mélange que nous avons envisagés sous-estimaient de manière systématique le maximum des valeurs de masse au sevrage observées. Cette lacune reflète le fait qu'il nous manque encore une ou plusieurs covariables importantes pour le groupe de petits avec une forte masse.

3.4 Discussion

En partant de l'hypothèse que la zone où s'alimente une femelle reproductrice détermine le montant de ressources qu'elle arrivera à extraire, stocker puis à transférer à son petit, nous avons utilisé un modèle à mélange pour tester l'idée que les petits Éléphants de Mer soient en fait un aggrégat de deux groupes, chaque groupe correspondant à une stratégie maternelle d'acquisition. La correspondance entre masse au sevrage et stratégie maternelle a été testée via les mesures isotopiques du sang des jeunes Éléphants de Mer. La distribution des masses au sevrage n'était pas normale mais biaisée à gauche, ce qu'un modèle à mélange à deux composantes parvenait à reproduire. La première composante du mélange regroupait environ 30% des petits dont la masse moyenne était de 90kg et la valeur de δ^{13}C suggestive d'un stratégie maternelle d'alimentation en Zone Interfrontale. Nous avons de plus relié les variations inter-annuelles autour de cette masse moyenne à un proxy de la productivité primaire de la Zone Interfrontale.

En revanche, le patron obtenu pour la seconde composante du mélange, qui regroupait environ 70% des petits dont la masse moyenne était de 115kg, était plus complexe. En effet, les valeurs de δ^{13}C dans le sang de ces petits suggéraient plutôt une alimentation maternelle soit dans la Zone Antarctique, soit dans des eaux sub-tropicales ou encore sur le Plateau de Kerguelen. Ce résultat illustre une des difficultés liée à l'utilisation des isotopes stables : l'existence de plusieurs gradients (latitudinal, néritique/pélagique) dans l'Océan Austral signifie que plusieurs processus peuvent aboutir à une même valeur isotopique. Par ailleurs Thums et al. (2011) a récemment montré que les Éléphants de Mer s'alimentaient de manière continue au cours de leur voyage en mer, même lors de déplacements rectilignes. *A contrario*, il était précédemment supposé que les femelles ne s'alimentaient pas lors de déplacements rectilignes (Ducatez et al., 2008). À la lumière des nouveaux résultats de Thums et al. (2011), il est possible que les femelles profitent de leur passage sur le Plateau de Kerguelen lors de leur retour pour la mise bas pour s'alimenter si des proies intéressantes se présentent à elles. Un tel comportement complique l'interprétation des données isotopiques, et pourrait expliquer pourquoi nous avons eu besoin d'utiliser une fonction de lien robuste (qui s'accommode plus facilement d'observations aberrantes occasionnelles (Gelman and Hill, 2007)) lors de notre analyse statistique.

La courbe en cloche entre valeur en $\delta^{13}C$ et masse au sevrage d'un petit suggèrait que les zones d'alimentation les plus profitables étaient la Zone Antarctique et le Plateau de Kerguelen, mais ces deux zones n'étaient pas utilisées par une majorité des femelles. Nous avons avancé comme explications possibles, bien que spéculatives, des coûts accrus pour les femelles à aller s'alimenter en Zone Antarctique du fait de la glace de mer en hiver, ou pour la zone du Plateau de Kerguelen, un harcélement des femelles par les mâles ou encore un risque accru de prédation. Un harcélement en mer des femelles par les mâles est très probable étant

donné comment quelques mâles seulement excluent l'ensemble des autres pendant la période de reproduction à terre, et le fait que les femelles, primipares ou non, peuvent être fécondées en mer (de Bruyn et al., 2011).

Ainsi, à l'encontre de notre hypothèse initiale d'un correspondance simple entre masse au sevrage et zone d'alimentation, il semblerait que plusieurs stratégies d'acquisitions puissent procurer des bénéfices similaires en termes d'énergie transférée par une femelle à son petit. Toutefois, s'alimenter en Zone Interfrontale semblerait représenter une stratégie conservatrice : les variations inter-annuelles y sont moindres mais la quantité absolue de ressources qu'une femelle peut espérer emmagasinner est également moindre. La population d'Éléphants de Mer de Kerguelen a diminuée d'un tiers au cours des années 1970 (Chapitre 2). Les causes de ce déclin sont encore débattues (McMahon et al., 2005*a*), bien que l'hypothèse favorite est celle d'un changement à large échelle du fonctionnement de l'Océan Austral qui aurait affecté les populations de prédateurs apex (Weimerskirch et al., 2003; McMahon et al., 2005*a*). Nos résultats sont en accord avec cette hypothèse : un tel changement de régime aurait entraîné une diminution de la productivité secondaire (Weimerskirch et al., 2003) et rendu toutes les stratégies maternelles d'aquisition plus ou moins équivalentes en termes d'énergie transférée à leur petit. Les Élephant de Mer femelles auraient alors toutes sevré des petits dont les chances de survie auraient été faibles. La survie juvénile est en effet le paramètre le plus sensible pour la dynamique des populations des Éléphant de Mer (McMahon et al., 2005*b*), et un faible recrutement juvénile pourrait bien avoir donné lieu à la diminution observée. Il est toutefois à remarquer que le déclin de la population sur les îles Kerguelen coïncide avec une période de surpêche jamais égalée depuis (Ainley and Blight, 2009). Une productivité globalement déprimée dans l'Océan Austral et la surpêche pourraient très bien avoir agi de concert pour aboutir à une mortalité accrue des jeunes Éléphants, soit parce que les femelles n'arrivaient plus à sevrer de petit avec une masse au sevrage garantissant une bonne survie, soit parce que les petits ne trouvaient plus assez de ressources une fois sevrés.

Notre analyse suggère donc un rôle potentiellement important des stratégies maternelles d'acquisition des ressources pour la dynamique de la population (McMahon et al., 2005*b*). Les données de 'biologging' (Bradshaw et al., 2004) comme les données isotopiques suggèrent que les Éléphants de Mer femelles sont fidèles à leur zone d'alimentation, ce que pourrait également traduire la stabilité relative des proportions du mélange observé dans l'étude des masses au sevrage. Cette fidélité pourrait aussi induire des coûts adverses en termes de valeur sélective, autant sur le court que sur le long terme dans le cas où les femelles n'auraient que peu de flexibilité comportementale : les femelles s'alimentant en Zone Interfrontale pourraient très bien ne jamais sevrer que des petits de faible valeur sélective qui ne seraient jamais recrutés dans la population. Cette éventualité pose la question du développement ontogénique du comportement de plongée chez les Éléphants de Mer.

Chapitre 4

Quête Alimentaire et Histoire de Vie

Contents

4.1 Ontogénie de la Quête Alimentaire 68
4.1.1 Données Transvervales 68
4.1.2 Niveau Trophique des Éléphants de Mer 72
4.2 Données Longitudinales 75
4.3 Changements Ontogénétiques 76
4.3.1 Collecte des Données 76
4.3.2 Modèles à Point de Rupture 78
4.3.3 Formulation Hiérarchique 80
4.3.4 Résultats 81
4.4 Quête Alimentaire et Longévité 88
4.4.1 Longévité dans la Nature 88
4.4.2 Modèlisation Jointe Données Longitudinales/Survie 89
4.4.3 Résultats 92
4.4.4 Conséquences à Long Terme de la Vie Juvénile 94

La partie 4.1 a été soumise sous la forme d'un article à la revue *Marine Ecology Progress Series* :
Chaigne, A., Authier, M., Richard, P., Cherel, Y. & Guinet, C. (soumis) Shift in Foraging Grounds and Diet Broadening during Ontogeny in Southern Elephant Seals from Kerguelen Islands.

La partie 4.3 est en attente d'une décision finale de la revue *Methods in Ecology and Evolution* :
Authier, M., Martin, C., Ponchon, A., Steelandt, S., Bentaleb, I. & Guinet, C. Breaking the Sticks : a Hierarchical Change-Point Model for Estimating Ontogenetic Shifts with Stable Isotope Data.

La partie 4.4 sera soumise à la revue PLoS One :
Authier, M., Bentaleb, I., Ponchon, A., Martin, C. & Guinet, C. Foraging and Longevity in Male Southern Elephant Seals.

4.1 Ontogénie de la Quête Alimentaire

Dans le chapitre précédent, nous avons trouvé que les Éléphants de Mer étaient fidèles à une stratégie d'approvisionnement. Cependant les données dont sont issues ces conclusions sont limitées à cause du coût financier des balises déployées. Puisque nous avons montré que la valeur en isotopes du carbone reflètait la latitude à laquelle s'alimentaient les animaux, nous pouvons nous concentrer sur l'analyse des valeurs isotopiques seules. Nous nous proposons ici d'adopter une approche complementaire à l'étude de Bradshaw et al. (2004). En effet ces auteurs ont mis en évidence par une approche de 'biologging' que des femelles adultes se reproduisant sur l'île Macquarie retournaient sur les mêmes zones d'alimentation d'un voyage à l'autre. Bradshaw et al. (2004) ont étudié des femelles toutes du même âge (6 ans) afin de ne pas confondre leur analyse, ce qui ne leur permettait pas de regarder si les animaux changaient de comportement au cours de leur vie. Cette question de la mise en place d'un comportement répétable peut sans doute être plus aisément abordé avec des données isotopiques collectées de manière transversale sur un grand nombre d'individus. En effet, les Éléphants de Mer ayant une croissance indéterminée, ils grandissent tout au long de leur vie : leur taille corporelle est donc un proxy de leur âge. Ainsi, en échantillonnant un large panel d'individus de taille contrastée, il devient possible d'étudier si les zones d'alimentation (Antarctique ou Subantarctique pour la population de Kerguelen) utilisées par les animaux changent en fonction de leur âge.

4.1.1 Données Transvervales

Entre 2004 et 2011, un total de 404 animaux ont été échantillonnés au hasard (136 mâles et 268 femelles) sur les plages de la Péninsule Courbet (principalement au Cap Ratmanoff, à Pointe Suzanne et Port-aux-Français, voir Graphique 1.5). Les prélèvements ont eu lieu tout au long de l'année mais principalement au cours de la période de mue (c'est-à-dire après le voyage alimentaire post-reproduction). Pour chaque individu, un échantillon de sang a été prélevé dans le sinus veineux dorsal au moyen d'une aiguille de 90mm de long et 1.2mm de diamètre. Ces échantillons ont été conservés dans de l'éthanol à 70% avant analyse en laboratoire (voir Annexe D). La taille corporelle, du museau à la queue de l'animal, a également été mesurée (Graphique 4.1).

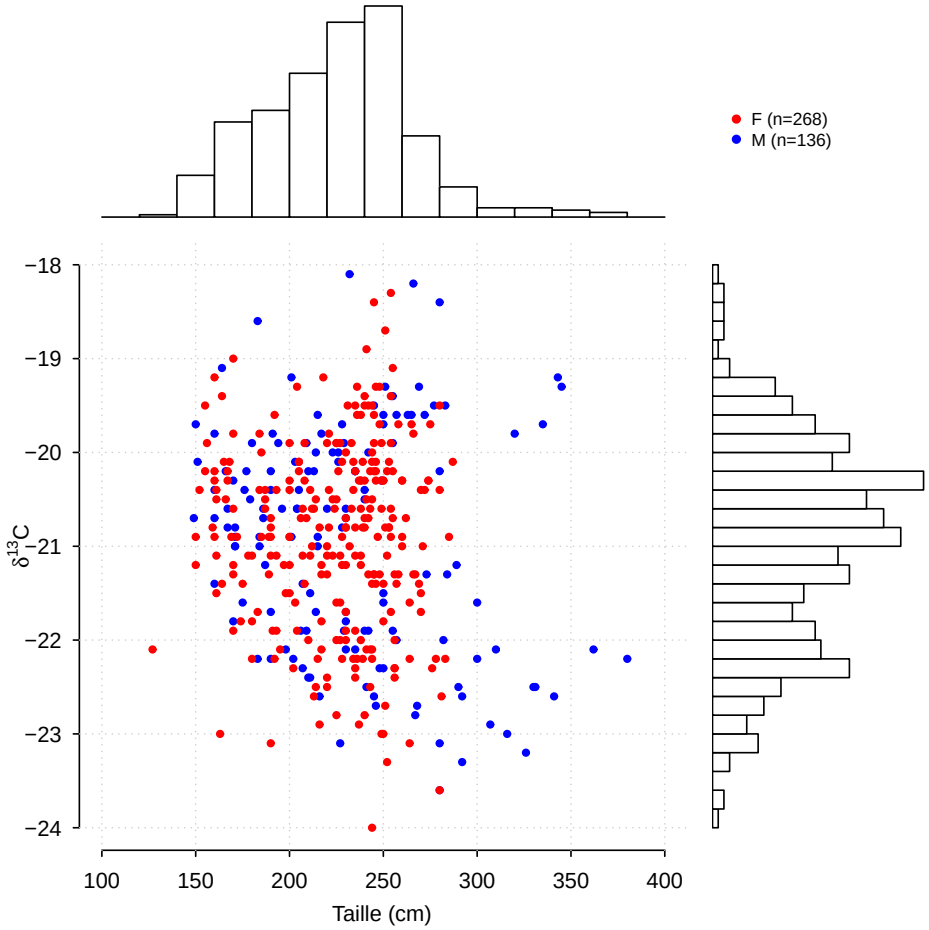


FIG. 4.1 – Données isotopiques collectées sur 404 Éléphants de Mer aux îles Kerguelen. La valeur en isotopes du carbone, δ^{13}C, est représentée en fonction de la taille corporelle des individus. Les distributions marginales des deux variables sont également représentées dans les marges du graphique.

Pour évaluer dans quelle mesure les zones d'alimentations pouvaient varier en fonction de l'âge chez les Éléphants de Mer, nous avons analysé les valeurs en isotopes du carbone au moyen de modèles à mélange. Plus spécifiquement, nous avons d'abord cherché à classer les animaux en deux groupes selon leur valeur observée en δ^{13}C : un groupe Antarctique et un groupe Subantarctique étant donné qu'une de nos analyses précédentes suggèrait qu'il était probablement difficile de distinguer entre la signature isotopique du Plateau de Kerguelen et celle de la Zone Interfrontale. Les valeurs en δ^{13}C ont donc été modélisées comme un mélange de deux distributions :

$$\delta^{13}\mathrm{C}_i = (1 - q_i) \times (\bar{\delta}^{13}\mathrm{C}_{\mathrm{Sub}}) + q_i \times (\bar{\delta}^{13}\mathrm{C}_{\mathrm{Ant}}) + \varepsilon_i \tag{4.1}$$

où q_i est la probabilité que le i^{ieme} phoque se soit alimenté en Zone Antarctique et ε_i le résidu issu d'une loi normale de moyenne 0 et écart-type $\sigma_{\mathrm{residual}}$. Au vu de nos résultats précédent, nous pouvons nous attendre à la relation suivante : $\bar{\delta}^{13}\mathrm{C}_{\mathrm{Ant}} - \bar{\delta}^{13}\mathrm{C}_{\mathrm{Sub}} \approx -1.7‰$.

Afin de tester si les Éléphants de Mer changent de zone d'alimentation au cours de leur vie, la probabilité q_i a été modélisée en fonction de la taille corporelle :

$$\mathrm{logit}(q_i) = \alpha_1 + \alpha_2 \times \text{Taille Corporelle} \tag{4.2}$$

Nous avons analysé mâles et femelles de manière séparée (voir Annexe D). Nous avons trouvé une relation entre taille corporelle et zone d'alimentation chez les mâles (coefficient standardisé de régression $\alpha_2 =_{-2.2} -1.3_{-0.6}$). La probabilité de s'alimenter en Zone Antarctique (inférée par une valeur en isotopes du carbone dans le sang de $\bar{\delta}^{13}\mathrm{C}_{\mathrm{Ant}} =_{-22.3} -22.1_{-21.8}$) était plus grande pour de grands individus que pour des petits mâles, ces derniers s'alimentant principalement en Zone Subantarctique ($\bar{\delta}^{13}\mathrm{C}_{\mathrm{Sub}} =_{-20.3} -20.1_{-19.9}$, Graphique 4.2). Ce patron pose donc la question de savoir si les mâles changent de stratégie d'approvisionnement au cours de leur vie ou bien si les deux stratégies ont des coûts différents en terme de survie. Notre analyse des trajets complets et des valeurs de δ^{13}C du Chapitre 3 suggérait que les animaux étaient fidèles à une stratégie d'approvisionnement. Toutefois, les femelles étaient surreprésentées et dominées le patron obtenu. Une réponse univoque à la question d'un éventuel changement ontogénétique des stratégies d'alimentation chez les mâles requière des données longitudinales.

La relation entre zone d'alimentation et taille corporelle n'était pas visible chez les femelles[1]. Ce résultat semble donc corroborer notre analyse précédente (Chapitre 3) où nous suggérions que les femelles étaient fidèles à une stratégie d'approvisionnement. Avec nos données transervales, il restait possible de classer les femelles selon qu'elles s'étaient alimentées en Zone Antarctique

[1] Le modèle envisagée pour les femelles n'a pas convergé.

($\bar{\delta}^{13}C_{Ant}$ $=_{-22.2}$ $-21.9_{-21.5}$) ou Subantarctique ($\bar{\delta}^{13}C_{Sub}$ $=_{-20.6}$ $-20.4_{-20.3}$) bien que le patron obtenu soit moins clair que chez les mâles : une grand nombre de femelles avaient une valeur en $\delta^{13}C$ intermédiaire. La différence isotopique entre les deux zones était très proche de celle estimée précédemment (Chapitre 3), que ce soit chez les mâles ($_{-2.3}-2.0_{-1.7}$‰) ou chez les femelles ($_{-1.8}-1.5_{-1.1}$‰).

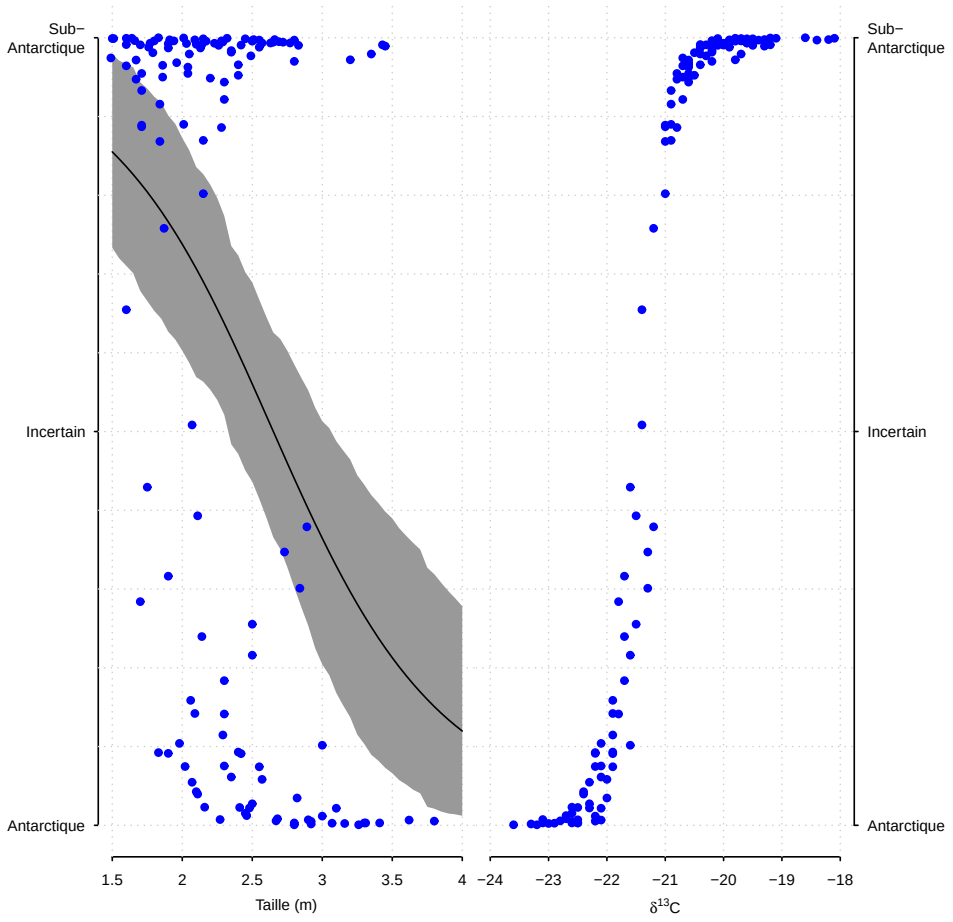


FIG. 4.2 – Changement de la zone d'alimentation chez les Éléphants de Mer mâles : les mâles les plus grands sont plus à même d'avoir une valeur en $\delta^{13}C$ reflétant une alimentation en Zone Antarctique. L'enveloppe grisée correspond à un intervalle de confiance à 95%.

4.1.2 Niveau Trophique des Éléphants de Mer

Nous nous sommes également penchés sur la question d'un changement du niveau trophique, inféré via la valeur en azote, δ^{15}N, en fonction de la taille corporelle. Mâles et femelles ont encore été analysés séparemment : les animaux ont d'abord été classés en fonction de leur valeur en δ^{13}C, puis au sein de chaque groupe, nous avons testé si la taille corporelle était corrélée à la valeur moyenne en δ^{15}N et à la déviation standard (c'est-à-dire que nous avons modélisé une erreur résiduelle hétéroscédastique, fonction de la taille corporelle, Graphique 4.3). Les résultats sont représentés sur le Graphique 4.3.

Quelque soit la zone d'alimentation, nous avons trouvé un forte relation entre taille corporelle et valeur en δ^{15}N chez les mâles (coefficient de régression standardisé de l'effet de la taille corporelle, Zone Antarctique : ${}_{0.8}1.1_{1.5}$; Zone Subantarctique : ${}_{0.6}0.9_{1.1}$) mais pas chez les femelles (coefficient de régression standardisé de l'effet de la taille corporelle, Zone Antarctique : ${}_{-1.7}-0.1_{0.9}$; Zone Subantarctique : ${}_{0.1}0.2_{0.3}$). Les mâles les plus grands avaient une valeur moyenne en δ^{15}N plus élevée, ce qui suggèrait que les proies consommées par ces mâles se situaient à des échelons trophiques supérieurs par rapport aux proies consommées par des mâles plus petits. Un tel patron n'était pas observé chez les femelles. En revanche, il existait pour les individus des deux sexes une augmentation de la dispersion des valeurs en δ^{15}N avec la taille corporelle (relation statistiquement significative à 5%). Cette relation suggérait que le spectre des proies consommées par les Éléphants de Mer s'élargissait avec l'âge.

Ces données transervales montrent clairement que les jeunes mâles s'alimentaient préférentiellement à des latitudes Subantarctiques alors que les mâles plus âgés allaient quant-à-eux préférentiellement vers l'Antarctique. Un tel patron n'était pas observé chez les femelles, qui sont de taille comparable aux jeunes mâles. Nos données suggèrent ainsi que les mâles deviendraient fidèles à une stratégie d'alimentation plus tardivement que les femelles. Nous avions précédemment établi que les Éléphants de mer étaient fidèles à une stratégie d'alimentation à partir d'un jeu de données restreint (N=26) qui n'incluait de surcroît que 3 mâles (dont un de 4 mètres de long). Notre analyse suggère ici que les femelles seraient fidèles à une zone d'alimentation de manière plus précoce que les mâles, qui commenceraient par se nourrir en Zone Subantarctique (Plateau de Kerguelen et Zone Interfrontale) avant de changer pour la zone Antarctique. Ce patron était en fait suggéré aussi par notre analyse précédente des données de suivis satellitaires (incomplets) et des données isotopiques : l'interaction entre taille corporelle et Zone Antarctique avait un effet plausible tant en signe qu'en magnitude ($\approx -1‰$, voir Tableau 3.2).

Néanmoins, l'analyse actuelle est de nature différente puisqu'elle s'appuie sur un modèle à mélange afin de classer les individus en fonction de leur zone d'alimentation. Elle permet donc de faire des prédictions probabilistes sur la zone d'alimentation d'un individu en fonction de sa valeur en isotopes du carbone mesurée dans le sang. Alors que notre analyse précédente a établi l'existence d'une différence en isotopes du carbone entre les zones d'alimentation, l'analyse par modèle à mélange exploite ce résultat pour inférer la zone d'alimentation en absence de données de suivi satellitaire[2].

L'augmentation de la dispersion des valeurs de δ^{15}N avec la taille corporelle est un résultat nouveau. Il est possible, bien que spéculatif, que cette augmentation reflète une spécialisation trophique individuelle (Bolnick et al., 2003) dans le cas où un animal ciblerait de manière consistente des proies du même niveau trophique. Alternativement, ce patron pourrait refléter un opportunisme généralisé chez les Éléphants de Mer. La nature transvervale de nos données ne permet pas de répondre à cette question. Pour cela, il nous faudrait des données répétées sur le même individu.

[2]Bien que nous n'avons pas utilisé de priors informatifs, il est à noter que nous retrouvons des résultats similaires sur la magnitude de la différence en isotopes du carbone entre les zones d'alimentation avec ce jeu de données transversales, plus conséquent (N≈ 400) que le précedent (N= 80).

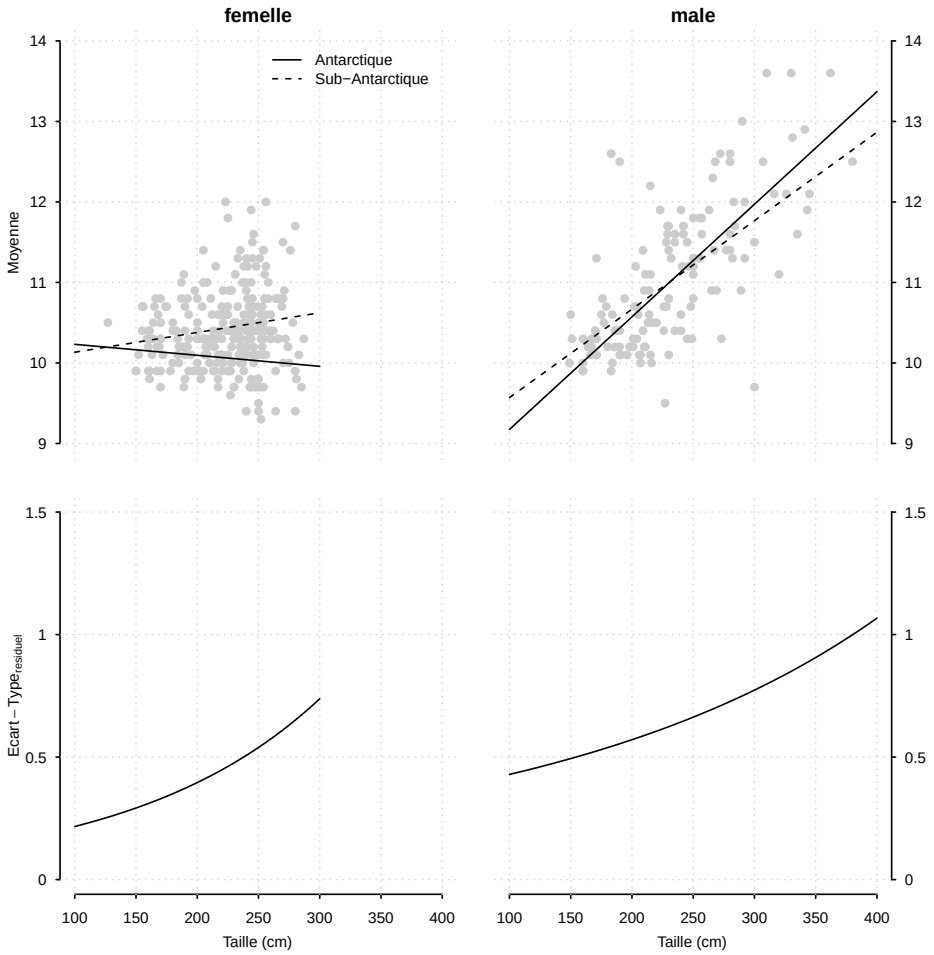


FIG. 4.3 – Changement du niveau trophique chez les Éléphants de Mer mâles : les mâles les plus grands avaient aussi des valeurs en δ^{15}N plus élevées. La relation entre valeur moyenne de δ^{15}N et taille corporelle est représentée sur les deux graphiques supérieurs, alors que les deux graphiques inférieurs montrent la relation entre l'écart-type résiduel et la taille corporelle. Ches les mâles comme chez les femelles, la dispersion des données en δ^{15}N augmentait avec la taille corporelle, ce qui suggérait que le spectre des proies consommées par les Éléphants de Mer s'élargissait avec l'âge.

4.2 Données Longitudinales

Dans le chapitre précédent, nous avons étudié la relation entre stratégie maternelle d'approvisionnement et masse au sevrage de son petit. En l'absence d'étude par Capture-Marquage-Recapture sur les Éléphants de Mer aux îles Kerguelen, les données que nous avons utilisées sont par nature transversales et couvraient seulement 4 ans. Un tel design ne permet pas de suivre tout au long de sa vie le même individu afin d'évaluer de manière univoque les conséquences du comportement de quête alimentaire sur les traits d'histoire de vie, c'est-à-dire répondre à des questions comme 'quel est le succès reproducteur à vie ("Lifetime Reproductive Success") des femelles qui s'alimentent en Zone Antarctique par rapport à celui des femelles qui s'alimentent en Zone Interfrontale ?' Répondre à de telles questions exige de disposer de données détaillées sur l'ensemble de la vie d'un animal.

La grande superficie des îles Kerguelen (environ 7,200 km^2 dont 2,800 km de côtes littorales ; Graphique 1.5) interdit un suivi par Capture-Marquage-Recapture des Éléphants de Mer. En effet, tout en étant philopatriques, ces animaux ne sont pas strictement inféodés à leur plage de naissance comme cela peut être le cas chez d'autres espèces de pinnipèdes (par exemple, l'Otarie à Fourrure Subantarctique *Arctocephalus tropicalis* (Beauplet et al., 2006)). Des animaux équipés de balises télémétriques au Cap Ratmanoff ont pu être ensuite recapturés quelques 40 km plus loin, sur la base principale de Port-aux-Français ou dans la Baie Norvégienne (Graphique 1.5). En plus du nombre important d'animaux rentrant à terre chaque année (Chapitre 2), ces comportements rendent hasardeuses toutes tentatives de suivi individuel[3].

Comment obtenir alors des données longitudinales ? Certains tissus biologiques, une fois synthétisés, sont métaboliquement inertes : ils reflètent alors l'environnement dans lequel ils ont été synthétisés. Ces tissus sont souvent qualifiés de 'tissus archives' et se prêtent naturellement à une analyse répétée par isotopes stables. Par exemple, l'analyse isotopique des otolithes de poissons permettent d'inférer l'origine de ceux-ci (Edmonds and Fletcher, 1997; Correia et al., 2011). Les écailles de carapaces permettent d'étudier via les isotopes stables les migrations des jeunes Tortues Vertes, *Chelonia mydas* (Reich et al., 2007), alors que les vibrisses permettent de faire de même avec les Otaries à Fourrure Antarctique (Cherel et al., 2009). Cette liste d'espèces et de tissus archives est considérable[4]. Dans le cas des mammifères marins, un tissu semble particulièrement attractif : la dentine trouvée dans les dents puisque ces dernières permettent également de déterminer l'âge des spécimens (Laws, 1952). Ainsi un échantillonnage des stries de croissance dans les dents fournit des séries temporelles de mesures isotopiques, c'est-à-dire des données longitudinales couvrant toute la vie des animaux (Hobson and Sease, 1998).

[3] Toutefois, il existe des études de Capture-Marquage-Recapture sur les îles Marion et Macquarie, voir par exemple (Pistorius et al., 1999*b*; McMahon and Burton, 2005)

[4] Pour une revue détaillée sur les mammifères marins, voir Newsome et al. (2010).

4.3 Changements Ontogénétiques

Werner and Gilliam (1984) définissent les changements ontogénétiques comme 'les patrons d'utilisation des ressources qu'un organisme développe au fur et à mesure de sa croissance, depuis sa naissance à son stade adulte'. Dans leur revue sur les changements ontogénétiques, Werner and Gilliam (1984) se sont focalisés sur des changements d'habitats et de régime alimentaire, deux questions écologiques qui peuvent être appréhendées de manière indirecte via les isotopes stable du carbone ($\delta^{13}C$) et de l'azote ($\delta^{15}N$) respectivement. Si des séries temporelles de valeurs en isotopes stables sont disponibles pour un même individu tout au long de sa vie, il devient possible d'étudier l'existence de changements ontogénétiques dans les zones d'alimentations et le niveau trophique (Reich et al., 2007; Estrada et al., 2006; Hobson and Sease, 1998; Mendes et al., 2007).

Un autre avantage à étudier les isotopes stables de tissus archives réside dans la possibilité d'échantillonner des spécimens historiques conservés par exemple dans des musées, et de 'remonter le temps' (Hilton et al., 2006). Cette perspective est extrêmement attractive dans le cas des Éléphants de Mer vu le déclin populationnel observé dans les années 1970 (Guinet et al., 1999; McMahon et al., 2005*a*; Ainley and Blight, 2009), à un moment où peu d'autres données, par exemple satelittaires, sont disponibles.

4.3.1 Collecte des Données

Des dents ont été prélevées sur des Éléphants de Mer morts de causes naturelles aux îles Kerguelen. Les canines continuent de grandir tout au long de la vie de ces animaux, sans que la cavité pulpaire ne se referme, ce qui permet d'âger les spécimens (Laws, 1952, 1993). Les canines de 47 mâles et de 20 femelles ont été récupérées pour analyse isotopique. L'âge de ces animaux a également été déterminé (Martin et al., 2011). 18 dents ont été récupérées sur des animaux morts avant le déclin de la population dans les années 1970, et les 49 restantes dans les années 2000, une fois la population stable (voir le Chapitre 2).

Chaque dent a été découpée dans le sens de la longueur et observée sous lumière diffuse afin de compter les stries de croissance (Graphique 4.4). Les stries plus claires sont enrichies en vitamine D et ont été synthétisées lorsque l'animal était à terre et exposé au soleil, alors que les stries les plus sombres ont été synthétisées en mer (Wilske and Arnbom, 1996). Étant donné le cycle biologique de l'Éléphant de Mer (Graphique 1.4), une alternance de deux stries sombres et deux stries claires correspondent à une année de vie. Un total de $1,414$ ($1,115$ issues de mâles et 299 issues de femelles) stries provenant de 67 individus (47 mâles et 20 femelles) ont été échantillonnées pour analyse isotopique. Les femelles sont sous-représentées : il s'est avéré qu'une majorité des femelles échantillonnées étaient très jeunes. En revanche, sur le terrain, les grands mâles ont été préférentiellement échantillonnés.

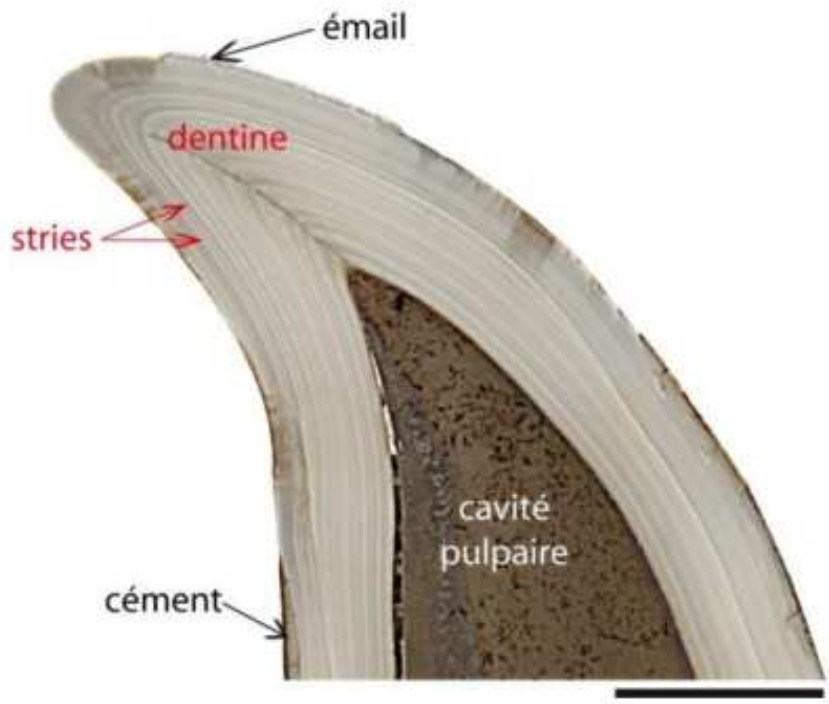


FIG. 4.4 – Coupe longitudinale d'une canine d'Éléphant de Mer (Martin et al., 2011). Des stries claires et sombres sont visibles à l'oeil nu : les stries claires sont enrichies en vitamine D et sont synthétisées lors des séjours à terre des animaux alors que les stries sombres sont synthétisées lors des séjours en mer (Wilske and Arnbom, 1996). Une alternance de deux stries sombres et deux stries claires correspond à une année de vie.

4.3.2 Modèles à Point de Rupture

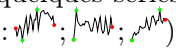
Afin de détecter d'éventuels changements ontogénétiques, nous avons utilisé un modèle statistique à point de rupture, ou dit de 'bâton brisé'. Le but de ce type de modèle est d'estimer une rupture dans une série temporelle de données. On suppose que la série temporelle est composée de deux droites avec des pentes différentes séparées par un point de rupture. Par exemple, Beckage et al. (2007) ont utilisé un modèle à point de rupture afin d'estimer la survie de plantules en fonction de la couverture arborée le long d'un transect couvrant une partie boisée et une partie non-boisée. Da-Silva et al. (2008) ont étudié, toujours avec ce type de modèle, la survie post-reproductive d'un marsupial partiellement sémelpare[5].

Ces modèles à point de rupture sont très flexibles puisqu'ils permettent de spécifier différentes distributions statistiques afin de décrire adéquatement chaque segment d'une série temporelle. Cela les rend d'autant plus attractifs pour étudier d'éventuels changement ontogénétiques, puisque ces derniers peuvent être définis comme un évènement qui sépare la vie d'un animal en deux composantes distinctes. Une analyse exploratoire suggère qu'un modèle à point de rupture est approprié pour analyser nos données isotopiques récoltées sur les dents d'Éléphants de Mer. L'utilisation de 'sparklines'[6] (Tufte, 2006) permet d'illustrer cette affirmation. L'allure des séries temporelles de valeurs de δ^{13}C ressemblaient à ; ou . Ces deux profils isotopiques suggèraient l'existence d'un point de rupture. En revanche, un profil tel que  montrait un patron cyclique qu'un modèle à point de rupture n'accommoderait pas de manière satisfaisante. De manière similaire, l'allure des séries temporelles de valeurs de δ^{15}N suggèrait qu'un modèle à point de rupture était raisonnable : ; ou . Néanmoins, quelques profils étaient également cycliques, ; mais de tels profils étaient minoritaires dans l'ensemble de jeu de données autant pour le carbone que pour l'azote.

Nous avons été surpris en réalité du peu de profils avec des patrons cycliques. *A priori*, nous nous attendions à observer plus de profils cycliques étant donné les deux migrations qu'entreprennent les Éléphants de Mer chaque année. Chez l'Otarie à Fourrure Antarctique (Cherel et al., 2009) ou la Baleine Franche Australe *Eubalaena australis* (Best and Schell, 1996), des series temporelles de valeurs isotopiques montraient une périodicité marquée.

[5] En épidémiologie, les modèles à point de rupture sont utilisés afin d'estimer l'initiation d'un déclin cognitif (Hall et al., 2000; Muniz-Terrera et al., 2011), d'un cancer de la prostate (Bellera et al., 2008) ou encore de la réponse immunologique au VIH (Ghosh and Vaida, 2007).

[6] Sparklines are 'data-intense, design-simple, word-sized graphics' (Tufte, 2006). Puisque cette analyse est principalement exploratoire, l'omission d'une abscisse n'est pas problématique.

Dans le cas des Éléphants de Mer, chez les quelques séries oú la présence de cycles était manifeste (par exemple pour le carbone : ), ceux-ci n'étaient visibles que sur deux ou trois ans, c'est-à-dire sur 8 à 12 mesures isotopiques. Cette paucité de mesures ne permettait pas d'ajuster des modèles statistiques prenant explicitement en compte une périodicité du signal. Un modèle à point de rupture semble alors un choix raisonnable comme modèle global afin de décrire l'ensemble des données (Graphique 4.5).

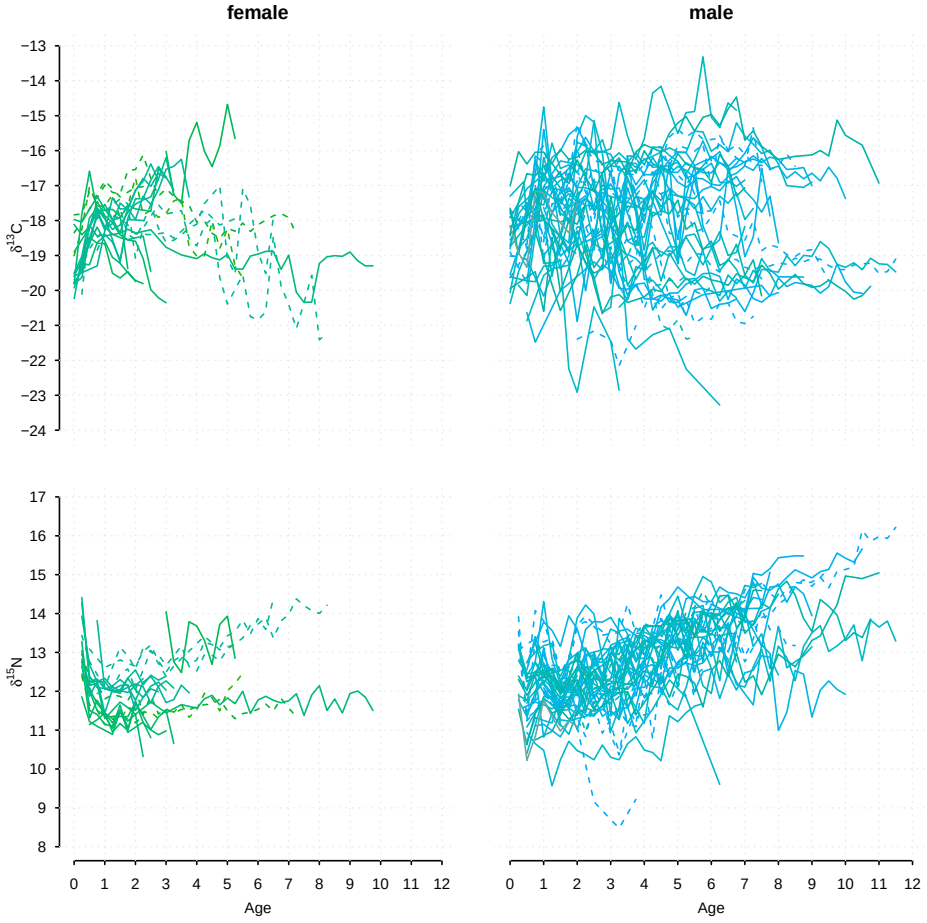


FIG. 4.5 – 'Spaghetti plots' des données brutes des valeurs de δ^{13}C et δ^{15}N. Les lignes en pointillées représentent les animaux ayant vécu avant le déclin de la population et les lignes continues, les animaux ayant vécu après le déclin de la population.

4.3.3 Formulation Hiérarchique

Avec nos données isotopiques collectées sur les dents d'Éléphants de Mer, nous nous sommes intéressés aux questions suivantes :

1. Est-ce que les animaux sont fidèles à une stratégie d'approvisionnement (Bradshaw et al., 2004) ?
2. Dans l'affirmative, quand le deviennent-ils ?
3. Est-ce d'éventuels changements ontogénétiques détectés dans les profils isotopiques du carbone (reflétant la zone d'alimentation) ou de l'azote (reflétant le niveau trophique) sont concomitants ou corrélés ?
4. Existe-il des différences entre mâles et femelles ?
5. Existe-il des différences entre animaux ayant vécus avant et après le déclin de la population ?

Afin de pouvoir répondre à l'ensemble de ces questions, nous avons utilisé un modèle à point de rupture hiérarchique : à chaque individu est attribué un ensemble de 4 paramètres permettant d'ajuster un modèle à point de rupture. Soit n_j le nombre valeurs isotopiques disponibles pour le j^{ieme} individu. Soit $K_j^{\delta^{13}\mathrm{C}}$ ($K_j^{\delta^{15}\mathrm{N}}$) l'âge du j^{ieme} individu au point de rupture (changement ontogénétique). Pour tout $i \in [1 : n_j]$,

$$\delta^{13}\mathrm{C}_{i,j} = a_{1,j} + (\mathrm{Age}_{i,j} - e^{a_{3,j}}) \times \begin{cases} a_{2,j} + \varepsilon_{i,1}, & \mathrm{Age}_{i,j} \leq e^{a_{3,j}} \\ a_{4,j} + \varepsilon_{i,2}, & \mathrm{Age}_{i,j} > e^{a_{3,j}} \end{cases} \tag{4.3}$$

$$\text{avec} \begin{cases} a_{1,j} = & \text{valeur isotopique au point de rupture} \\ a_{2,j} = & \text{pente avant le point de rupture} \\ a_{3,j} = & log(K_j^{\delta^{13}\mathrm{C}}) \\ a_{4,j} = & \text{pente apres le point de rupture} \\ \varepsilon_{i,1} \sim \mathbf{N}(0, \sigma_{\delta^{13}\mathrm{C},1}) & \text{sont les residus avant le point de rupture} \\ \varepsilon_{i,2} \sim \mathbf{N}(0, \sigma_{\delta^{13}\mathrm{C},2}) & \text{sont les residus apres le point de rupture} \end{cases} \tag{4.4}$$

$\sigma_{\delta^{13}\mathrm{C}}$ dénote la déviation standard résiduelle qui peut être différente de part et d'autre du point de rupture. Une transformation logarithmique est utilisée afin de garantir que les âges $K_j^{\delta^{13}\mathrm{C}}$ ou $K_j^{\delta^{15}\mathrm{N}}$ soient positifs. Ce modèle suppose implicitement que le changement ontogénétique affecte le consommateur (ici, l'Éléphant de Mer) et non ses proies, et ne peut donc pas être utilisé afin d'inférer qui des proies ou du consommateur changent de valeurs isotopiques (Matthews and Mazunder, 2004).

Les paramètres individuels $a_{k_{\in[1:4]},j}$ sont supposés échangeables et issus d'une distribution commune : une distribution multivariée normale de moyenne $\alpha_{k_{\in[1:4]}}$ et de matrice de variance-covariance de dimension 4 :

$$\begin{pmatrix} a_1 \\ a_2 \\ a_3 \\ a_4 \end{pmatrix}_j \sim \mathbf{MVN}\left(\begin{bmatrix}\alpha_1 \\ \alpha_2 \\ \alpha_3 \\ \alpha_4\end{bmatrix}, \begin{bmatrix}\sigma_1^2 & \sigma_{1,2} & \sigma_{1,3} & \sigma_{1,4} \\ \sigma_{2,1} & \sigma_2^2 & \sigma_{2,3} & \sigma_{2,4} \\ \sigma_{3,1} & \sigma_{3,2} & \sigma_3^2 & \sigma_{3,4} \\ \sigma_{4,1} & \sigma_{4,2} & \sigma_{4,3} & \sigma_4^2\end{bmatrix}\right) \tag{4.5}$$

Cette formulation permet d'estimer directement les corrélations entre les différents paramètres via la matrice de variance-covariance. Afin de répondre aux questions relatives à d'éventuelles différences entre mâles et femelles, ou encore entre individus ayant vécu avant ou aprés le déclin de la population, le vecteur des moyennes $(\alpha_{k_{\in[1:4]}})$ peut s'écrire :
$\alpha_{k_{\in[1:4]},j} = \alpha_{1,k} + \alpha_{2,k} * \mathrm{Sexe}_j + \alpha_{3,k} * \mathrm{Crash}_j$,
avec les coefficients de régression $\alpha_{2,k_{\in[1:4]}}$ et $\alpha_{3,k_{\in[1:4]}}$ quantifiant les différences entre mâles et femelles, et entre individus ayant vécu avant ou aprés le déclin de la population respectivement.

Un modèle identique peut être ajusté aux profils en isotopes de l'azote, δ^{15}N : le modèle global (carbone et azote) requière alors d'estimer deux matrices de variances-covariances indépendantes, toutes deux de dimension 4 (ce modèle est dénoté `2x4x4` dans la suite du texte). Quantifier dans quelle mesure des changements ontogénétiques dans le profil des valeurs de δ^{13}C et de δ^{15}N sont concomitants ou corrélés, demande en revanche d'estimer une matrice de variance-covariance $\mathbf{\Sigma}$ de dimension 8 telle que représentée sur le Graphique 4.6 (ce modèle est dénoté `8x8` dans la suite du texte). Certains éléments de cette matrice sont contraints à 0, et pour imposer la structure désirée, nous avons eu recours à une décomposition de Cholesky (voir Annexe B).

4.3.4 Résultats

Un modèle hiérarchique à point de rupture s'ajustait de manière acceptable à nos données (Graphique 4.7 & Annexe D). Des changements ontogénétiques (ou point de rupture) dans les profils de valeurs de δ^{13}C et δ^{15}N étaient dans la majorité des cas avérés, sauf pour les séries temporelles les plus courtes et quelques individus. Le modèle à point de rupture s'ajustait mieux aux données qu'un modèle nul sans point de rupture (voir Annexe D). En revanche, le modèle avec la structure de covariance la plus complexe (modèle `8x8`) n'améliorait pas les capacités prédictives de manière substantielle par rapport à un modèle avec une structure plus simple (modèle `2x4x4`, Annexe D). De plus, les corrélations estimées entre profils en carbone et en azote étaient faibles, avec une moyenne *a posteriori* de ≈ 0.1 en valeur absolue (Graphique 4.6). Les variations des valeurs de δ^{13}C n'étaient donc pas corrélés aux variations

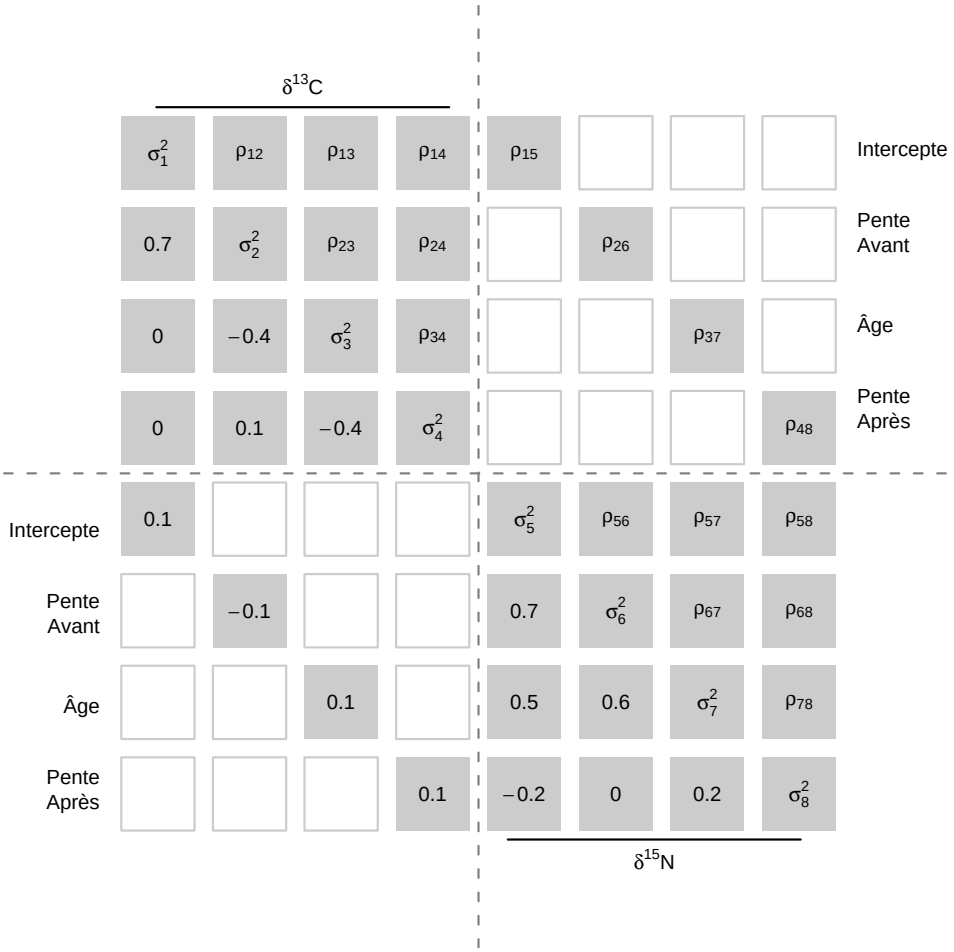


FIG. 4.6 – Matrice de variance-covariance pour un modèle à point de rupture global décrivant les profils isotopiques du carbone ($\delta^{13}C$) et de l'azote ($\delta^{15}N$) mesurés dans des dents d'Éléphants de Mer. Les cases grisées symbolisent les paramètres libres à estimer alors que les cases vides symbolisent les paramètres contraints à 0 car dénué d'interprétation biologique. Les corrélations estimées à partir de notre jeu de données sont représentées sous la diagonale.

des valeurs de δ^{15}N, ce qui répond à notre question (3). Par ailleurs, aucun support statistique n'a été trouvé quant-à une éventuelle différence entre mâles et femelles, ou entre individus ayant vécu avant ou aprés le déclin de la population : les distributions *a posteriori* des coefficients de régression pour ces deux facteurs étaient aussi diffuses que leurs priors et incluaient 0. Ce résultat permet de répondre à nos questions (4) et (5) ci-dessus : notre jeu de données ne suggérait aucune différence entre mâles et femelles, ou entre individus ayant vécu avant ou aprés le déclin de la population.

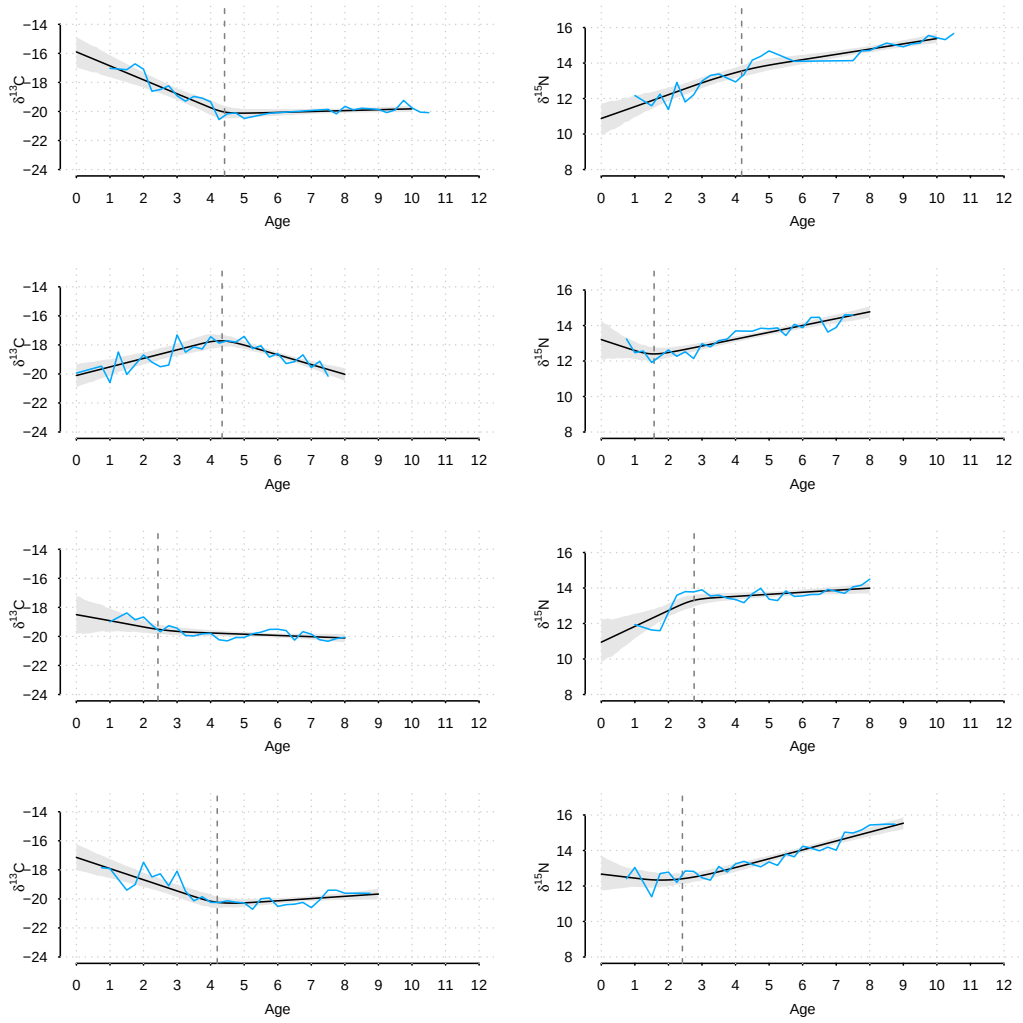


FIG. 4.7 – Modèle à point de rupture ajusté à 4 séries temporelles individuelles de valeurs isotopiques. Chaque ligne correspond à un individu différent. Les profils de valeurs de δ^{13}C (δ^{15}N) sont représentés sur les panneaux gauches (droits) du graphique. La zone grisée représente un interval de confiance à 95% et la ligne noire continue la moyenne *a posteriori*.

Les résultats du modèle que nous avons sélectionné sont rapportés dans les Tableaux 4.1 & 4.2. Les variances résiduelles pour les deux éléments étaient plus importantes avant qu'après le point de rupture (Tableau 4.1). Un variabilité inter-individuelle était présente pour tous les paramètres $a_{k_{\in[1:4]}}$: toutes les variances ont une distribution *a posteriori* qui excluait 0 (Tableau 4.2). L'âge au moment du point de rupture était supérieur pour le profil en carbone δ^{13}C (3.2 ans) que pour le profil en azote (1.9 ans, Tableau 4.1). Cette différence était statistiquement significative à 5%. La variabilité des âges au moment du point de rupture était similaire entre les deux éléments (Tableau 4.2). Il y avait une inversion de signe de la pente avant et après le point de rupture, autant pour les isotopes du carbone que pour les isotopes de l'azote (Tableau 4.1) : cette pente était positive puis négative pour le carbone alors qu'elle était négative puis positive pour l'azote. Les pentes après le point de rupture étaient plus variables qu'avant autant pour le carbone que pour l'azote (Tableau 4.2). Enfin, les pentes avant et aprés le point de rupture n'étaient pas corrélées autant pour le carbone que pour l'azote (Graphique 4.6).

Parameter	δ^{13}C			δ^{15}N			Unité
	2.5%	Moyenne	97.5%	2.5%	Moyenne	97.5%	
$\sigma_{\varepsilon,1}$	0·75	0.81	0·86	0·46	0.52	0·57	‰
$\sigma_{\varepsilon,2}$	0·29	0.32	0·35	0·33	0.36	0·39	‰
α_1	−18·4	−18.0	−17·6	11·9	12.1	12·3	‰
α_2	0·01	0.21	0·43	−0·79	−0.46	−0·13	‰ par année
α_4	−0·42	−0.24	−0·08	0·11	0.20	0·30	‰ par année
K^δ	2·2	3.2	4·2	1·3	1.9	2·4	années

TAB. 4.1 – Estimation des paramètres du modèle hiérarchique à point de rupture ajusté aux données isotopiques des dents des Éléphants de Mer. $\sigma_{\varepsilon,1}$ et $\sigma_{\varepsilon,2}$ sont les déviations standards résiduelles avant et après le point de rupture ; α_1 et K^δ les valeurs isotopiques et âges au moment de la rupture respectivement ; et α_2 et α_4 sont les pentes avant et après le point de rupture respectivement.

Variance	δ^{13}C			δ^{15}N			Interprétation
	2.5%	Médiane	97.5%	2.5%	Médiane	97.5%	
α_1	1·81	2.88	4·08	0·46	0.72	1·03	Valeur au point de rupture
K^δ	1·13	1.56	2·29	1·27	1.60	2·17	Âge au point de rupture
α_2	0·18	0.31	0·49	0·19	0.48	0·91	Pente avant le point de rupture
α_4	0·03	0.20	0·41	0·04	0.08	0·13	Pente après le point de rupture

TAB. 4.2 – Variances inter-individuelles des 4 paramètres du modèle hiérarchique à point de rupture ajusté aux données isotopiques des dents des Éléphants de Mer. Les médianes sont rapportées plutôt que les moyennes du fait d'une légère assymetrie des distributions *a posteriori*.

L'utilisation d'un modèle à point de rupture était globablement justifié par nos données. Nous avons ainsi identifié des points de rupture dans les séries temporelles de valeurs isotopiques, rupture que nous interprétons comme des changements ontogénétiques. Ces changements ontogénétique peut être le résultat de plusieurs processus, telle que la terminaison d'une dépendance aux ressources maternelles acquises avant le sevrage (Hobson and Sease, 1998; Polischuk et al., 2001) ou encore un changement de zone d'alimentation (Zone Subantarctique *versus* Antarctique) et de proies consommées (Bailleul et al., 2010). Si ce changement résultait uniquement d'une diminution de l'influence des ressources maternelles, aucune différence ne serait attendue entre les variances résiduelles avant et après ce changement. Dans le cas des Éléphants de Mer, non seulement ces variances étaient différentes, mais les variances des pentes avant le changement était également plus fortes qu'après (Tableaux 4.1 & 4.2). Un tel patron peut s'interpréter comme le passage d'une période très variable à une période plus stable dans la vie d'un individu, ou en d'autres termes comme la fidélisation des Éléphants à une stratégie d'acquisition.

Dans le cas du carbone, après un période juvénile caractérisée par une forte variabilité, les Éléphants de Mer semblaient devenir fidèles à une zone d'alimentation : les données isotopiques corroborent les résultats des études de 'biologging' (Bradshaw et al., 2004), mais avec permettent en plus de regarder l'ensemble de la vie des animaux. Ce changement vers une fidélité accrue à une zone d'alimentation prenait place en moyenne vers l'âge de 3 ans, bien qu'il existait une variabilité inter-individuelle certaine (Tableau 4.2, Graphique 4.7).

La pente moyenne après le changement était en moyenne négative (par exemple, ), ce que nous interprétons comme une alimentation en Zone Antarctique. Les Éléphants de Mer rentrent à Kerguelen pour s'y reproduire et muer, mais peuvent s'alimenter tout au long du trajet (Thums et al., 2011) : ainsi même si l'essentiel des ressources acquises provient de l'Antarctique, un alimentation sur le trajet du retour peut diluer une signature isotopique Antarctique 'pure' et donner lieu à la pente négative observée. Les données longitudinales sont ici en accord avec les données transversales : les animaux plus âgés semblaient préférer la Zone Antarctique. Toutefois, certaines des pentes après la rupture étaient nulles ou très légerement positives, ce qui pourrait refléter une constance parfaite dans la zone d'alimentation exploitée (Zone Interfrontale  ou Zone Antarctique ) (Bailleul et al., 2010).

Enfin quelques individus présentaient une forte pente positive avant la rupture et une rupture plus tard dans leur vie (). Cette forte pente positive pourrait refléter une alimentation dans des eaux Subtropicales avant le changement ontogénétique.

En ce qui concerne le niveau trophique, inféré grâce aux valeurs de δ^{15}N, un changement ontogénétique intervenait quelque peu avant celui concernant la zone d'alimentation (Tableau 4.1). Les pentes avant ce changement étaient négatives puis positives mais faiblement variables (Tableau 4.2). Leur magnitude diminuait également de moitié après la rupture. Ce patron suggère une influence importante des ressources maternelles en début de vie (Hobson and Sease, 1998) : les petits se nourrissant aux dépends de leur mère, ils se retrouvaient donc à un niveau trophique plus élevé. Puis devant s'alimenter seul, leur niveau trophique diminuait avant de re-augmenter au fur et à mesure que les animaux grandissaient. La croissance indéterminée de ces phoques signifie qu'ils continuent de grandir tout au long de leur vie (McLaren, 1993). Les animaux les plus grands peuvent aussi, de manière mécanique, attraper de plus grosses proies, ce qui pourrait expliquer pourquoi leur niveau trophique augmentait avec l'âge (Field et al., 2007*b*). Ce patron était très marqué chez les mâles et vu également dans les données transversales présentées précédemment (Figure 4.3). De plus, la nécessité d'accumuler beaucoup de réserves en vue de la reproduction, notamment pour les mâles, pourrait expliquer pourquoi ceux-ci chasseraient préférentiellement de larges proies. Les variances résiduelles des valeurs de δ^{15}N étaient plus fortes avant qu'après la rupture mais la diminution n'était pas aussi marquée que pour les valeurs de δ^{13}C (Tableau 4.1). Ainsi, cette rupture marque probablement plus l'indépendance vis-à-vis des ressources maternelles.

Ce patron d'élévation du niveau trophique avec l'âge était anticipé chez les mâles (par exemple, ) et observé également avec nos données transversales précédemment présentées (Graphique 4.3) ; mais n'était pas attendu chez les femelles (par exemple, ). Néanmoins, notre jeu de données sur les mesures isotopiques de la dentine était très déséquilibré par une sur-représentation des mâles. Chez les femelles, peu de séries temporelles couvraient plus de 4 ans de données (Annexe D). Nos données actuelles reflètaient donc plus le patron observé chez les mâles que chez les femelles. Ainsi, les données issus de mesures isotopiques du sang étaient certainement plus fiables en ce qui concernait les femelles (Bailleul et al., 2010), bien que nos données longitudinales suggèraient que quelques femelles augmentaient aussi de niveau trophique en vieillissant.

Notre modèle hiérarchique à point de rupture nous a donc permis de répondre à l'ensemble des 5 questions formulées précédemment :

1. Les Éléphants de Mer étaient globalement fidèles à une zone d'alimentation telle qu'il était possible de l'inférer via un profil de valeurs de δ^{13}C. Un stade juvénile caractérisé par une forte variabilité et une augmentation des valeurs de δ^{13}C était suivi par une phase moins variable, suggérant une alimentation en Zone Antarctique pour la majorité des mâles. Un changement ontogénétique du niveau trophique était également observé, mais la rupture observée résultait probablement plus de l'indépendance vis-à-vis des ressources maternelles dans ce cas. Une fois complétement affranchis, les Éléphants de Mer mâles tendaient à augmenter de niveau trophique avec l'âge.
2. L'initiation du changement ontogénétique était variable selon les individus mais avait lieu en moyenne vers l'âge de 3 ans pour la zone d'alimentation (δ^{13}C) et de 2 ans pour le niveau trophique (δ^{15}N).
3. Changements ontogénétiques de la zone d'alimentation et du niveau trophique était indépendants.
4. Nous n'avons pu mettre en évidence aucune différence entre mâles et femelles avec nos données longitudinales. Cela est suspect au vu de nos résultats précédents avec des données isotopiques du sang et reflète très certainement le fort déséquilibre entre mâles et femelles (1115 observations pour les mâles *versus* 299 pour les femelles). Ces données longitudinales sont donc révélatrices de l'ontogénie de la quête alimentaire chez les mâles, mais pas chez les femelles.
5. Nous n'avons pu mettre en évidence aucune différence entre individus ayant vécu avant ou aprés le déclin de la population. Nos données proviennent de dents prélevées sur des animaux morts à terre, elles ne peuvent donc tenir compte des individus qui meurent en mer. D'autre part, pour les mâles, il existe un biais d'échantillonnage vers les grands individus. Nos données ne sont donc pas représentatives des jeunes classes mais suggèrent qu'il n'existe pas de différences entre les mâles adultes ayant vécu avant et aprés le déclin de la population.

Nos résultats de l'analyse des données isotopiques issus de dents d'Éléphant de Mer sont limités aux individus mâles, les femelles étant trop faiblement représentés dans notre échantillonnage. Le modèle que nous avons utilisé s'est avéré utile pour répondre à plusieurs questions concernant l'ontogénie de la quête alimentaire chez les Éléphants de Mer. Une hypothèse implicite du modèle à ne pas perdre de vue est : seuls les consommateurs changent d'habitat ou de niveau trophique, mais pas leurs proies. Cette hypothèse semble raisonnable dans le cas d'une espèce aussi vagile que l'Éléphant de Mer (Graphique 3.4) qui de surcroît se nourrit de proies bien plus petites que lui telles que des poissons myctophidés ou des céphalopodes (Rodhouse et al., 1992; Cherel et al., 2008). Une élaboration du modèle ici présenté serait d'y incorporer une analyse de la longévité des mâles pour étudier dans quelle mesure celle-ci est influencée par la quête alimentaire.

4.4 Quête Alimentaire et Longévité

4.4.1 Longévité dans la Nature

L'examen des coupes longitudinal de dents permet d'estimer l'âge à la mort des individus dans le cas des mammifères marins (Laws, 1952). La longévité est un trait d'histoire de vie étudié depuis longtemps (par exemple Gompertz (1825); Beeton and Pearson (1901)). Dans le cas de populations sauvages, les études de Capture-Marquage-Recapture ont montré l'importance de la longévité comme composante de la valeur sélective (Berubé et al., 1999; Descamps et al., 2006; Gaillard et al., 2000; Kruuk et al., 2000; Weladji et al., 2006; Pettorelli and Durant, 2007; Kjellander et al., 2004). Pour les mammifères, ces études se sont focalisées sur les femelles (Berubé et al., 1999; Descamps et al., 2006; Gaillard et al., 2000; Weladji et al., 2006; Pettorelli and Durant, 2007; Beauplet and Guinet, 2007; Kjellander et al., 2004; Hamel et al., 2009, 2010), probablement du fait des difficultés liées à estimer la valeur sélective des mâles, notamment leur succès reproducteur qui exige souvent des analyses génétiques. Les études sur les femelles concernaient principalement des espèces de grands herbivores terrestres, et montraient une corrélation positive entre longévité et succés reproducteur (mais voir Descamps et al. (2006) pour un contre-exemple chez une espèce de rongeur).

Les données longitudinales dont nous disposons sont trop limitées pour étudier la longévité des Éléphants de Mer femelles mais pas celle des mâles. Les Éléphants de Mer sont les mammifères avec le plus fort dimorphisme sexuel et un système de reproduction polygine extrême. Lorsqu'ils sont présents à terre au moment de la reproduction, les mâles se battent entre eux pour le contrôle de harems comprenant de nombreuses femelles. La distribution du succès reproducteur des mâles est extrêmement assymétrique et biaisée à droite : la majorité des mâles ne se reproduiront jamais sauf un petit nombre qui fécondera un très grand nombre de femelles (Galimberti et al., 2002). La taille corporelle est vraisemblablement un facteur déterminant du succés reproducteur des mâles. Puisque ceux-ci grandissent tout au long de leur vie (McLaren, 1993), pouvoir prétendre au contrôle d'un harem de femelles signifie survivre suffisamment longtemps pour atteindre une taille corporelle adéquate. Une forte relation entre longévité et valeur sélective est donc attendue chez les Éléphants de Mer mâles (Jones, 1981). Néanmoins, obtenir suffisamment de données via une étude de Capture-Marquage-Recapture pourrait se révèler extrêmement contraignant. Seulement 4% d'une cohorte de mâles survit jusqu'à l'âge minimum de première reproduction de 9 ans (Pistorius et al., 1999*b*; Jones, 1981; Galimberti et al., 2007). Par ailleurs, la question de savoir pourquoi ces mâles-ci sont parvenus à survivre plus longtemps que les autres reste entière puisqu'il faudrait des données sur leur comportement d'alimentation en mer. Les données isotopiques peuvent ici grandement nous aider à étudier la relation entre quête alimentaire et longévité chez les Éléphants de Mer mâles des îles Kerguelen.

4.4.2 Modèlisation Jointe Données Longitudinales/Survie

Les analyses de survie s'intéressent aux données dites de 'temps à un évènement' ('Time-to-event data') (Clark et al., 2003). La distribution des longévités chez une espèce est rarement normale, ou même symétrique (Clark et al., 2003). La longévité est le temps que survit un individu jusqu'à un évènement particulier : sa mort. La fonction d'aléa ('Hazard function') permet de calculer la probabilité qu'un individu, ayant survécu jusqu'au temps t, ne meure au temps $t + \mathrm{d}t$, c'est-à-dire que la fonction d'aléa quantifie la force de mortalité instantanée au temps t. Dans les populations de vertébrés sauvages, cette fonction d'aléa a souvent une forme dite de 'cuvette de baignoire' ('bathtub shape', $\cup$) ce qui signifie que de nombreux individus meurent à un très jeune âge (très grand aléa), puis cette mortalité s'éténue considérablement avant de ré-augmenter chez les individus les plus âgés (Choquet et al., 2011). Souvent, les données de longévité sont censurées à droite, c'est-à-dire qu'il est souvent plus facile de savoir qu'un animal a vécu jusqu'au temps t que de dire qu'il est précisement mort au temps t. L'ensemble de ces particularité des données de longévités a motivé le développement de modèles statistiques dédiés spécifiquement à leurs analyses (Bradburn et al., 2003*a*; Clark et al., 2003).

Nos données de longévité des Éléphants de Mer mâles ne sont pas censurées, et leur distribution n'est pas fortement assymétrique : , où cet histogramme couvre de 0 à 12 ans, avec un mode pour les classes d'âge de 6 et 8 ans. Cette distribution reflète un biais d'échantillonnage contre les jeunes classes d'âges, en particulier les jeunes animaux tout juste sevrés qui meurent en mer. L'idée est ici de relier ces données de longévité aux profils isotopiques du carbone précédemment analysés afin d'évaluer dans quelle mesure la quête alimentaire influence la longévité. Pour cela, il nous faut corréler des données longitudinales (δ^{13}C) à un évènement ponctuel (le moment de la mort). Une approche de modélisation jointe consiste ainsi à relier deux sous-modèles : un modèle de mesure ('measurement model') qui décrit un processus longitudinal et un modèle d'intensité ('intensity model') décrivant le processus de survie (Henderson et al., 2000; Guo and Carlin, 2004). Comme le remarquent Guo and Carlin (2004) '[w]hen association between the two processes exists, we should obtain less biased and more efficient inferences by using this joint model'.

Les profils en isotopes du carbone mesurés dans les dents d'Éléphants de Mer sont représentés sur le Graphique 4.8 qui illustre également la présence de deux stratégies d'alimentation principales. Le modèle à point de rupture que nous avons précédemment présenté (voir l'Equation 4.3) permet de résumer chaque profil isotopique en 4 paramètres. Pour analyser statistiquement la longévité nous avons utilisé un modèle dit 'Accelerated Failure Time'. Ce modèle AFT est une alternative paramétrique au modèle de Cox (Cox, 1972). Son attractivité réside dans l'interprétation directe des coefficients de modèle, mais le prix à payer est de devoir spécifier explicitement une fonction d'aléa (Bradburn et al., 2003*a*; Swindell,

2009) à l'inverse du modèle semi-paramètrique de Cox. L'hypothèse la plus forte d'un modèle AFT est celle de la monotonie de la fonction d'aléa (Bradburn et al., 2003*b*), qui semble néanmoins raisonnable avec nos données de longévité : ⌣⌣).

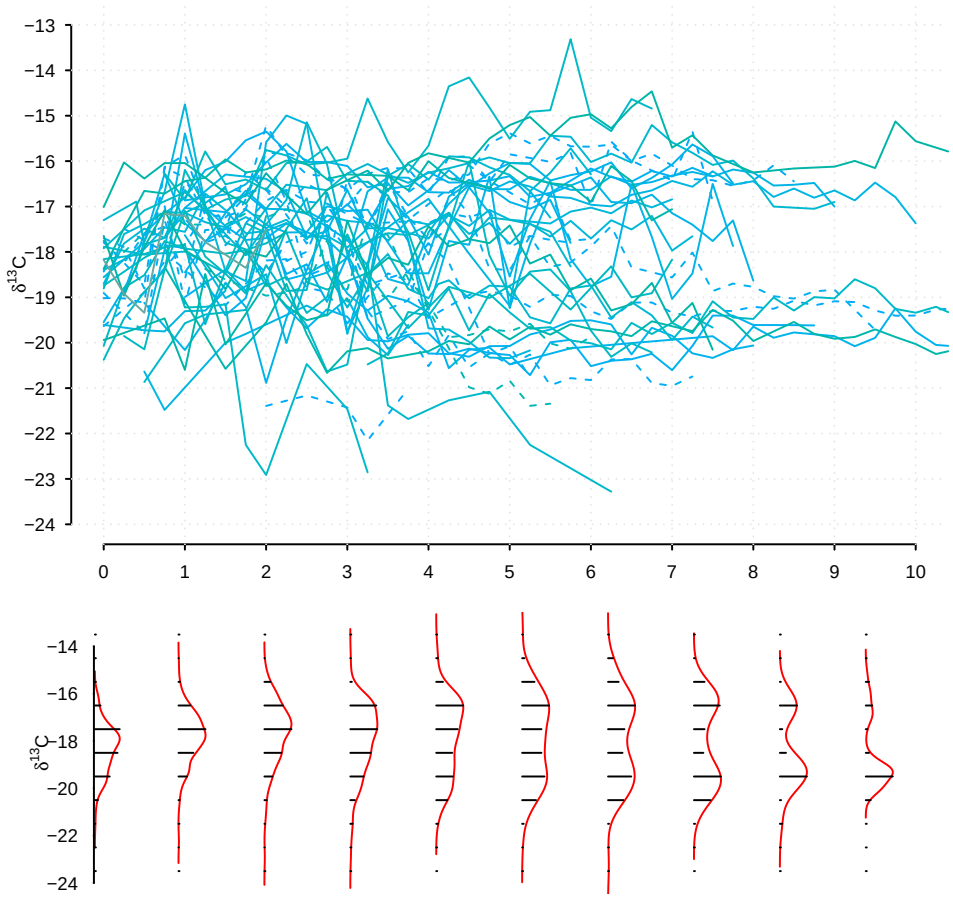


FIG. 4.8 – 'Spaghetti plot' et distributions des valeurs de δ^{13}C mesurées dans la dentine des Éléphants de Mer mâles par classes d'âge. La distribution est unimodale jusqu'à 3 ans puis devient bimodale.

Soit la longévité du j^{ieme} mâle et supposons que toutes les Longevite$_j$ soient issus d'une distribution de Weibull de paramètre de forme r et de paramètre d'échelle λ_j :

$$\text{Longevity}_j \sim \text{Weibull}(\text{r}, \lambda_j) \tag{4.6}$$

$$log(\lambda_j) = \beta_0 + \beta_1 * a_{1,j} + \beta_2 * a_{2,j} + \beta_3 * a_{3,j} + \beta_4 * a_{4,j} \tag{4.7}$$

$$\text{avec} \begin{cases} a_{1,j} = & \text{valeur isotopique au point de rupture} \\ a_{2,j} = & \text{pente avant le point de rupture} \\ a_{3,j} = & log(\text{age au point de rupture}) \\ a_{4,j} = & \text{pente apres le point de rupture} \end{cases} \tag{4.8}$$

Le paramètre de forme r contrôle la fonction d'aléa avec r $>$ 0 (resp. $<$ 0) correspondant à une fonction croissante (resp. décroissante) du temps. Avec nos données, nous nous attendons à ce que r soit positif (fonction d'aléa empirique : $\smile$). Les paramètres $\beta_{1,2,4}$ quantifient l'association entre quête alimentaire et la longévité. Le paramètre β_3 mesure l'association entre l'âge au moment du point de rupture et la longévité. Le paramètre le plus intéressant est β_4 car il refléte la relation entre la zone d'alimentation auquel les animaux sont fidèles et la longévité. Dans un modèle AFT, un produit $\beta \times x$ de signe positif (avec x la valeur de la covariable) signifie une diminution de la longévité alors qu'un produit de signe négatif signifie une augmentation de la longévité. Un coefficient β_4 de signe négatif signifirait que les animaux s'alimentant principalement en Zone Antarctique (pente négative) ont une longévité plus faible que les animaux ayant une stratégie très stable (pente nulle).

Nous avons comparé ce modèle joint avec trois autres modèles AFT : un modèle nul sans covariable, un modèle AFT avec comme unique covariable la valeur moyenne en $\delta^{13}C$ de chaque individu ; et un modèle AFT couplé avec un modèle à mélange classant d'abord les individus en deux groupes selon leur valeurs moyennes en $\delta^{13}C$. Dans ce dernier cas, la variable indicatrice du groupe est ensuite incluse comme covariable du modèle AFT.

La comparaison de modèles s'est faite à l'aune du critère d'information d'Akaike avec correction pour les petits échantillons : AIC$_c$[7] (Burnham and Anderson, 2004). En effet, la taille de notre échantillon est modeste ($N = 47$), et le modèle le plus complexe que nous avons envisagé comportait au maximum 6 paramètres. Le rapport du nombre de paramètres sur le nombre de données restait donc ≈ 8 ce qui était juste inférieur au seuil recommandé de 10 (Bradburn et al., 2003*b*). L'ajustement du modèle a été évalué en comparant la distribution prédite des longévités avec la distribution observée au moyen d'un test de Kolmogorov-Smirnov.

[7] Nous avons utilisé l'AIC$_c$ puisqu'il était ici facile de compter le nombre de paramètres dans chaque modèle AFT.

Une analyse préliminaire avait par ailleurs montré aucune différence de longévité entre individus ayant vécu avant ou aprés le déclin de la population (Likelihood Ratio Test : $\chi^2_1 = 0.03$, $p = 0.86$).

4.4.3 Résultats

Le modèle de survie que nous avons sélectionné était le modèle joint point de rupture/survie (Tableau 4.3)[8], mais l'ajustement de ce modèle n'était pas satisfaisant pour autant ($D = 0.5745$, $p < 0.001$). Une inspection minutieuse du modèle a de plus révélé de larges corrélations (> 0.6) entre les paramètres $\beta_{k_{\in[1:4]}}$ (voir Graphique D.4 de l'Annexe D) : la seule covariable importante était a_4, la pente aprés le point de rupture (Graphique 4.9, Annexe D). Nous ne reportons donc ici que la seule valeur du coefficient $\beta_4 =_{-2.8} -1.4_{-0.1}$. Le signe négatif de ce coefficient suggérait que les mâles qui faisaient preuve d'une stratégie extrêment stable ($a_4 \approx 0$) étaient plus longévifs que les autres.

Modèle	K	Deviance	AIC_c	Δ_{AIC_c}	w_{AIC_c}
Joint	6	202.2	215.6	0.0	94.5
Nul	2	218.4	222.5	6.9	3.0
Mélange	4	215.6	224.1	9.0	1.4
Moyenne	3	218.3	224.6	9.5	1.1

TAB. 4.3 – Séléction du modèle AFT. Le Δ_{AIC_c} est égal à l'AIC_c moins l'AIC_c minimum, et w_{AIC_c} dénote le poids de chaque modèle (Burnham and Anderson, 2004). Le meilleur modèle, celui qui minimise l'AIC_c est le modèle joint point de rupture/survie.

Notre approche de modélisation jointe a confirmé ce qu'une "analyse à l'oeil" suggérait : les profils isotopiques les plus longs étaient également les profils les plus stables (Graphique 4.8). Les animaux dont le profil isotopique était le moins variable étaient aussi les plus longévifs. Le modéle à point de rupture présenté précédemment avait mis en évidence une corrélation négative entre l'âge au moment du point de rupture et la pente après ce dernier (Graphique 4.6) : les animaux avec un point de rupture précoce étaient aussi les plus constants aprés dans leur stratégie d'acquisition.

[8]Nous avons aussi calculé le Critère d'Information de Déviance (DIC). La sélection de modèle restait inchangée si ce n'est que le modèle à mélange se retrouvait devant le modèle nul.

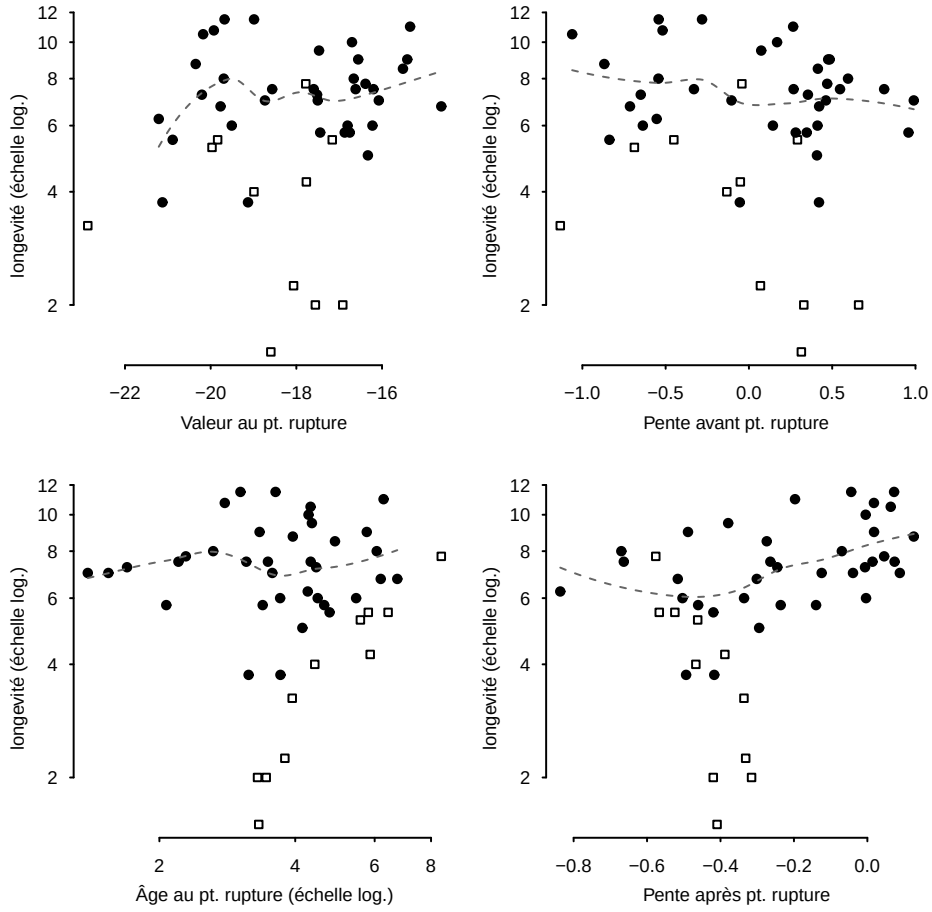


FIG. 4.9 – Vérification du modèle joint point de rupture/survie sélectionné. Sur chaque sous-graphique, la longévité des Éléphants de Mer mâles est représentée en fonction d'un des paramètres du modèle à point de rupture des valeurs de δ^{13}C. La courbe grise en pointillée est un loess. Les points symbolisés par un carré blanc correspondent aux individus pour lesquels un modèle à point de rupture ne fournissait pas une description adéquate de leur profil isotopique.

4.4.4 Conséquences à Long Terme de la Vie Juvénile

Notre analyse a mis en évidence l'importance de la vie juvénile sur la longévité chez l'Éléphant de Mer. Le modèle à point de rupture que nous avons utilisé a estimé une pente positive avant le point de rupture (Table 4.1). Une pente positive avant le point de rupture s'explique du fait que les jeunes Éléphants de Mer dépendent uniquement du lait maternelle avant le sevrage. Or le lait des phocidés est extrêment riche en lipides (Carlini et al., 1994; Hindell et al., 1994), lipides qui sont eux-mêmes appauvris en ^{13}C (DeNiro and Epstein, 1977). Ainsi la pente positive avant le point de rupture reflète en partie l'indépendance progressive des jeunes vis-à-vis des ressources maternelles qu'ils ont pu accumulés (Hobson and Sease, 1998; Martin, 1984; Polischuk et al., 2001). Les jeunes qui se sont le plus vite affranchis de ces ressources pourraient également être ceux qui ont développés le plus rapidement des stratégies d'acquisition efficaces, ce qui pourrait suggérer une grande importance de la vie juvénile sur la valeur sélective des animaux (Aubry et al., 2011; Cam et al., 2003; Lindström, 1999).

Au vu du patron trouvé précédemment avec les isotopes stables du sang (Graphique 4.2), il est quelque peu surprenant de ne pas voir de bénéfice en terme de valeur sélective chez les animaux s'alimentant en Zone Antarctique : il semblerait en effet que cette zone soit profitable pour les femelles (voir Chapitre 3). De plus, il existe un gradient latitudinal des masses au sevrage des jeunes Éléphants de Mer, de sorte que les jeunes nés dans les colonies les plus proches de l'Antarctique ont une plus forte masse au moment du sevrage (Burton et al., 1997). Comme la masse au sevrage influence la survie durant la première année de vie (McMahon et al., 2003), cela suggère aussi que la Zone Antarctique est plus profitable en terme de valeur sélective. Mais cela ne semble pas si clair avec les Éléphants de Mer mâles.

À la différence des femelles qui restent dans la zone marginale des glaces, les mâles juvéniles s'aventurent dans la zone de glace de mer (Bailleul et al., 2007*a*). On peut dés lors imaginer que certains individus puissent rester coincés dans les glaces et y mourir, un risque étranger aux animaux s'alimentant sur le Plateau de Kerguelen ou dans la Zone Interfrontale (Bailleul et al., 2010)). Pourtant notre présente analyse ne suggére pas qu'une stratégie antarctique soit plus ou moins avantageuse qu'une autre stratégie. Nos données sur la longévité des animaux suggère plutôt que c'est la constance dans une stratégie qui est importante plutôt que la stratégie elle-même. Ce patron pourrait s'expliquer par un avantage lié à être bien familier de son environnement spatial (l'hypothèse de la familiarité spatiale, Metzgar (1967); Wolf et al. (2009*a*)), bien que mettre en oeuvre une expérience pour tester cette hypothèse semble compliqué dans le cas des Éléphants de Mer.

Changer de zone d'alimentation semblerait donc coûteux pour les Éléphants de Mer. Ces coûts pourrait provenir d'un manque de familiarité avec des nouveaux environnements (par exemple plus grande susceptibilité aux prédateurs). Une autre interprétation serait que certains individus seraient plus doués pour extraire des ressources de l'environnement, que celui-ci soit en Zone Antarctique ou ailleurs. Aucune de ces interprétations ne suppose qu'une stratégie soit supérieure. Néanmoins, la seconde interprétation implique que les individus qui changeraient de stratégie seraient ceux qui auraient le plus de mal à extraire des ressources alors que les autres, y arrivant correctement, n'auraient aucune raison de changer de zone d'alimentation ; auquel cas le profil isotopique de δ^{13}C d'un animal reflèterait alors sa 'qualité'.

Comme nos données proviennent de dents prélevées sur des animaux morts à terre, il est possible que notre échantillon ne soit pas représentatif de la population dans son ensemble. À supposer que ce soit le cas, cela signifierait que les mâles retrouvés morts à terre seraient différents de ceux qui mourraient en mer. La longévité moyenne observée dans notre échantillon était de 7 ans, et seuls 5 mâles avaient plus de 10 ans (). Sur l'île Sea Lion (52°26' S, 59°05' W), Galimberti et al. (2007) n'ont observé que 4 mâles, sur un total de 78 ($\approx$ 5%), de plus de 10 ans ; alors que McCann (1980) rapportait quant-à lui une proportion de $\approx$ 22% de mâle de plus de 10 ans observés en Géorgie du Sud (54°15' S, 37°05' W). La proportion observée dans notre échantillon était de ${}_{4}11_{24}\%$, compatible donc avec ce qui est observé à la fois sur l'île Sea Lion et la Géorgie du Sud. Par contre, nous avons du estimé l'âge des animaux à partir des dents et il en résulte une petite incertitude ($\pm$1 an, Martin et al. (2011)). Il paraît peu probable que la faible magnitude de cette incertitude puisse compromettre sérieusement nos résultats. De plus, en définissant la longévité par l'âge pour lequel 99% d'une cohorte a disparu (Edney and Gill, 1968), La longévité des Éléphants de Mer mâles est de 13 ans (Pistorius et al., 1999*a*). Le mâle le plus vieux dans notre échantillon avait 12 ans, ce qui suggère aussi que notre échantillon ne semble pas particulièrement atypique en ce qui concerne les classes d'âges avancées.

Une autre limite de notre étude est le manque d'ajustement aux données des modèles que nous avons considérés. Même le meilleur modèle, celui qui minimisait l'AIC$_c$, ne s'ajustait pas de manière correcte aux données de longévité. Néanmoins, il a été suggéré qu'une faible capacité prédictive est une caractéristique intrinsèque des modéles de survie avec des valeurs de paramètres réalistes (Henderson et al., 2001). Le modèle joint prenait clairement en compte un aspect des données que ratait le modèle nul (Tableau 4.3). Une inspection minutieuse du modèle joint a aussi montré que ce modèle était surparamétré (voir Annexe D), mais néanmoins plus performant qu'un modèle nul. Le modèle à mélange que nous avons considéré avait également une vraisemblance plus élevée que le modèle nul, mais un poids d'AIC$_c$ similaire ce dernier. Nos données suggèraient donc bien un effet de la stratégie d'acquisition qui était le mieux pris en compte par une approche de modélisation jointe.

En résumé, la description de l'ontogénie de la stratégie d'alimentation des Éléphants de Mer mâles par un modèle à point de rupture ajusté aux valeurs de $\delta^{13}C$ a permis de mettre en évidence l'importance d'une constance dans cette stratégie sur la longévité des animaux. L'étude de la longévité des animaux dans leur milieu naturel est une tâche ardue : certains corrélats écologiques peuvent être mis en évidence mais un large montant de la variation observée reste typiquement inexpliquée (Gaillard et al., 2003). Cela n'est pas surprenant une fois que l'on pense à l'ensemble des facteurs, liés à la valeur sélective ou accidentels, qui peuvent affecter un individu tout au long de sa vie (Kjellander et al., 2004; Turner and Hanley, 2010).

Chapitre 5

Discussion Finale

Contents

5.1 Information Indirecte 98
5.2 Isotopes Stables et Modèles à Mélange 100
5.3 Quelques Limites des Sources d'Informations Indirectes . . 103
5.4 Perspectives 106

5.1 Information Indirecte

Au cours de ce travail, nous avons évalué quelles informations nous pouvions extraire de marqueurs biogéochimiques, les isotopes stables mesurés dans divers tissus animaux, afin de répondre à certaines questions concernant l'écologie alimentaire des Éléphant de mer se reproduisant sur les îles Kerguelen. Un fil conducteur de ce travail a été d'évaluer dans quelle mesure les isotopes stables pouvait nous permettre de mieux comprendre les causes du déclin populationnel observé au cours des années 1970 (Chapitre 2), c'est-à-dire avant le développement de mesures satellitaires des conditions environnementales de l'Océan Austral (température de surface, étendue de glace de mer, *etc*). Plusieurs hypothèses causales ont été proposées afin d'expliquer le déclin de la population (McMahon et al., 2005*a*) ; mais les deux hypothèses les plus probables concernent une diminution des ressources disponibles dans l'environnement soit via un changement à large échelle du fonctionnement de l'écosystème Océan Austral (Weimerskirch et al., 2003), soit via une surexploitation aïgue et une déplétion des ressources par l'homme (Ainley and Blight, 2009).

Ce manque d'informations directes au moment critique du déclin observé nous a conduit à chercher des approches plus indirectes. Toutefois, les inférences que nous pouvons obtenir à partir d'informations indirectes sont de manière intrinsèques plus fragile que celles issues d'observations directes, notamment à cause d'éventuelles erreurs de mesure. Ce constat a motivé l'utilisation privilégiée de modèles statistiques élaborés puisque ceux-ci nécessitent d'expliciter les nombreuses hypothèses sous-jacentes mais permettent aussi de tenir compte d'un grand nombre de sources de variations. L'utilisation que nous avons fait des isotopes stables s'est principalement concentré sur le carbone d'afin d'inférer la zone d'alimentation principale des animaux et d'essayer d'en évaluer les conséquences en terme de valeur sélective.

Une première étape du travail a été de quantifier la différence attendue entre signature en $\delta^{13}C$ des masses d'eaux antarctiques et interfontales (Chapitre 3) afin de pouvoir interpréter correctement les valeurs de $\delta^{13}C$ mesurées dans le tissu des animaux. Dans une étude antérieure mais sur la même population, Ducatez et al. (2008) ont pu validé comment les valeurs de $\delta^{13}C$ mesurées dans le sang complet de nouveaux-nés et jeunes Éléphants de Mer au sevrage reflétaient celles du sang de leur mère. Au vu des connaissances issues d'études de 'biologging', une distribution bimodale de ces valeurs était attendue mais n'a pas été observée (), bien que la distribution n'était clairement pas symétrique. Ce résultat était surprenant au vu d'autres études sur des pinnipèdes ou encore des manchots (Cherel et al., 2007), mais pourrait résulter de la taille imposante de ces Éléphants de Mer. Leur carrure et leur capacité à stocker de grandes quantités de réserves pourrait entraîner un 'lissage' des valeurs isotopiques observées par rapport à d'autres espèces.

De plus, une étude récente de Thums et al. (2011) a montré que ces animaux pouvaient s'alimenter tout au long de leur voyage en mer. Un tel comportement introduit donc une erreur de mesure certaine dans l'utilisation des valeurs de $\delta^{13}C$ en vue d'inférer la zone d'alimentation des Éléphants de Mer.

La différence en isotopes du carbone que nous avons estimé à partir de tissus sanguins d'animaux s'étant rendus en Zone Antarctique et d'autres en Zone Interfrontale était de l'ordre de $-2‰$ (Chapter 3). Cette valeur est plus faible que celle observée chez les Grands Albatros ($-3‰$) (Jaeger et al., 2010). Cette différence illustre peut être un problème plus large avec l'utilisation des isotopes stables. Une cartographie précise des valeurs isotopiques est primordiale si l'on souhaite utiliser celles-ci afin d'inférer la provenance géographique d'un échantillon[1]. Les pratiques actuelles en écologie tendent à prilivégier les tests d'hypothèses, par exemple tester l'existence de différences de valeurs isotopiques moyennes, à l'aide de tests-*t*, d'ANOVA, *etc.*. Ce type d'analyses ne permet pas de répondre à la question suivante : si une valeur isotopique est mesurée sur un nouvel individu, avec quelle certitude peut-on inférer son origine géographique ? Cette question se focalise particulièrement sur les variations observées au sein d'un échantillon, et non plus sur l'erreur d'estimation d'une valeur moyenne[2]. Une variabilité trop importante peut signifier que les moyennes ne sont finalement pas très représentatives des membres d'un échantillon.

[1] Ce problème minait par exemple la politique de la UK Border Agency qui se servaient de mesures d'isotopes stables afin de vérifier le pays d'origine de demandeurs d'asile (Travis, 2009; Balding et al., 2010). En l'absence de cartographie précise et exhaustive, une telle entreprise est hautement hasardeuse. Heureusement, cette politique s'est arrêtée en Juin 2011, mais a néanmoins coûté quelques £190,000 (Travis, 2011).

[2] On peut également remarquer que les tests d'hypothèses jugés uniquement via une significativité statistique sont sujets à 'la malédiction du vainqueur' : si une différence est significative, il est aussi probable que ce soit une surestimation (Lehrer, 2010).

5.2 Isotopes Stables et Modèles à Mélange

Ce constat nous a conduit vers l'utilisation de modèles à mélange comme outils inférentiels pour classer les animaux en fonction de leur zone d'alimentation probable. Ce type d'analyse prend directement compte de la variation observée et permet de faire des *énoncés probabilistes* sur des observations individuelles. Chez les femelles, une analyse de données isotopiques du sang au moyen de modèle à mélange n'a pas mis en évidence de relation particulère entre taille corporelle des femelles (comme proxy de leur âge) et leur stratégie d'approvisionnement (Chapitre 4). Une autre analyse, cette fois de données sur les petits de ces femelles, a cherché à mettre en évidence les conséquences en terme de valeur sélective de chaque stratégie, toujours au moyen d'un modèle à mélange. Cette analyse a mis en évidence une relation en cloche entre valeur de $\delta^{13}C$ dans le sang et masse au sevrage d'un petit. La forme de cette relation était surprenante puisque, *a priori*, nous attendions une relation plutôt linéaire (Burton et al., 1997). Les petits qui avaient les valeur les plus faibles de $\delta^{13}C$ avaient aussi une forte masse au moment du sevrage, un patron qui suggérait fortement un avantage certain pour une femelle à s'alimenter en Zone Antarctique. Néanmoins, de telles femelles ne représentaient qu'une petite fraction d'un échantillon conséquent (1% parmi $\approx$ 700 individus) et étaient donc marginales. Pour une grande partie des femelles, la probabilité de sevrer un petit avec une forte masse au sevrage était proche de 0.5, soit le maximum d'incertitude possible ! Cette analyse réfutait donc l'idée d'une relation simple et hautement prédictible entre zone d'alimentation et gain d'énergie pour une femelle. Cette conclusion est par ailleurs en accord avec l'étude de (Bradshaw et al., 2004), qui à partir d'un suivi télémétrique sur plusieurs voyages de femelles adultes avaient trouvé que ces femelles retournaient dans les mêmes zones d'alimentation peu importe le gain de masse qu'elles y avaient réalisé lors du voyage précédent !

Nos données croisant isotopes stables du sang et suivi satellitaire suggéraient également que les femelles étaient fidèles à une zone d'alimentation. Cette fidélité signifie qu'en dépit de faibles gains énergétiques associés à la Zone Interfrontale par exemple, les femelles continueraient de s'y rendre pour s'y alimenter. Nous pouvons également déduire de la relation non linéaire entre probabilité pour un petit d'avoir une forte masse au sevrage et valeur de $\delta^{13}C$ (Figure 3.9) que ce groupe de petits avec une forte masse serait lui-même un groupe assez hétérogène. Les mères de ces petits parviendraient donc à transférer beaucoup de ressources à leur unique petit, bien qu'elles aient des stratégies d'approvisionnement différentes. Ce patron souligne alors l'importance de caractéristique individuelle, en particulier celui d'une spécialisation trophique au vu de la relation que nous avons trouvé avec les valeurs de $\delta^{15}N$ (Chapitre 4).

Il apparaît malheureusement difficile de répondre à cette question : est-ce que la population d'Éléphants de Mer adultes est un aggrégat d'individus spécialistes de certaines proies, ou alors est-ce que chaque animal est extrêment opportuniste ? La dispersion croissante des valeurs de δ^{15}N du sang observée chez les femelles suggérait fortement que les femelles plus agées se nourrissaient d'un panel plus large de proies que les femelles plus jeunes. Les données isotopiques longitudinales que nous avons rassemblées n'ont pas pu plus répondre à cette question : les profils observés étaient très courts pour la majorité, ce qui traduirait un échantillonnage biaisée vers de jeunes femelles, possiblement primipares, mortes au moment de la saison de reproduction. Notre analyse des masses au sevrage ayant montré que les proies de faibles niveau trophique seraient plus avantageuses, si les femelles étaient effectivement spécialisées dans un type de proies particulier, alors il serait possible que certaines (celles avec un profil de valeur de δ^{15}N semblable à) arrivent à sevrer des petits avec de bonnes chances de survie alors que d'autres n'y arriveraient pas (). Les données dont nous disposons à présent ne permettent pas de répondre à cette question.

En ce qui concernent les mâles, la dispersion accrue des valeurs de δ^{15}N du sang s'accompagnait d'une augmentation systématique du niveau trophique. Nos données isotopiques longitudinales ont confirmé ce résultat, mais ont également mis en évidence une variabilité inter-individuelle substantielle. Cette variabilité pourrait être à l'origine de l'augmentation observée dans la dispersion des données transversales. L'élévation graduelle du niveau trophique reflète sans doute les besoins énergétiques grandissant d'animaux de grandes tailles. Tous les mâles ne grandissant pas au même rythme, il en résulterait une dispersion accrue des données avec l'âge lorsqu'il est procédé à un échantillonnage transversal. Bien qu'il soit probable que les mâles élargissent eux aussi leur spectre de proies consommées au cours de leur vie, la variation inter-individuelle que nous avons pu mettre en évidence est un facteur confondant. Enfin, nos données longitudinales suggèraient l'importance d'une très grande constance dans la stratégie d'approvisionnement sur la longévité des mâles. Toutefois, une large proportion de la variance observée dans la distribution des longévités restait non prise en compte. Les données isotopiques du sang ont montré que les grands étaient plus â même de s'alimenter en Zone Antarctique que les plus petits, ce que suggèraient également les données isotopiques collectées sur les dents d'animaux morts (pente négative après le point de rupture, Tableau 4.1). L'analyse de ces données longitudinales suggéraient un coût (en terme de longévité) chez les animaux qui changeaient de zone d'alimentation tardivement.

Toutefois, le peu de grands (données transervales, Graphique 4.2) ou vieux mâles (données longitudinales, Graphique 4.5) pourrait aussi suggére une mortalité différentielle en fonction de la zone d'alimentation. Nos données longitudinales issues de l'analyse isotopiques de dents nous ont aussi confirmer que ces animaux changeaient pour la majorité de zone d'alimentation à la fin d'une période de vie juvénile durant laquelles ils semblaient plus flexibles dans leur comportement.

Pourtant, notre échantillonnage des jeunes classes d'âge semblait incomplet (par exemple, nous n'observions pas la forme typique d'un fonction d'aléa d'une population de mammifères sauvages avec nos données de longévité, voir le Chapitre 4), ce qui laisse en suspens la question d'une mortalité différentielle à ce stade de la vie des mâles. Nos données transervales et longitudinales ont mis en évidence qu'avec l'âge, les mâles préféraient s'alimenter dans la Zone Antarctique et y devenaient fidèles. Néanmoins, en terme de longévité, nous avons mis en évidence une corrélation entre la constance d'une stratégie d'acquisition et la longévité. Cette analyse a permis de souligner des gains en terme de survie, mais laisse entière la question de différences dans le succès reproducteur vis-à-vis de la quête alimentaire des mâles.

Une manière de connaître s'il existe des différences d'aptitude biologique, mais en terme de reproduction cette fois-ci, entre mâles s'alimentant dans des zones différentes serait d'échantillonner directement des mâles reproducteurs. La manipulation directe de ceux-ci est extrêment compliquée (Carlini et al., 2009). Une solution, indirecte, serait dès lors de prélever à distance un échantillon de peau (épiderme) des pachas et des mâles périphériques et de comparer leur valeurs en isotopes du carbone. Les données ainsi récoltées seraient de nature transvervales mais le statut reproducteur des individus serait connu avec certitude, ce qui permettrait de juger si certaines stratégies d'alimentation seraient surprésentées chez les pachas *versus* les mâles subordonnés.

L'utilisation des isotopes stables afin d'étudier l'écologie en mer s'est rélévée fructueuse. Nous avons pu notamment répondre à la question de la fidélité des animaux à une zone d'alimentation, autant pour les mâles que pour les femelles. Sans surprise au vu du dimorphisme extrême observé chez cette espèce, nos données isotopiques ont mis en évidence des différences entre mâles et femelles. Les données concernant les femelles sont principalement de nature transversales, et suggéraient toutes une fidélité des individus à une zone d'alimentation. Les conséquences de ces stratégies maternelles ont alors été étudiés via la masse au sevrage du petit, un proxy de la valeur adaptative d'une femelle. Nous avons ainsi mis en évidence une corrélation modeste entre masse au sevrage et concentration de surface en Chlorophylle *a* dans les eaux Subantarctiques (Chapitre 3). Cette corrélation a été discutée en terme de plausibilité, car bien que le régime alimentaire exact des Éléphants de Mer soit encore inconnu (Cherel et al., 2008; Eder et al., 2010), il est certain qu'ils ne mangent pas de chlorophylle. Tout lien entre concentration en chlorophylle et le succès de pêche des animaux se doit donc d'être indirect. Les résultats d'études de 'biologging' au sujet des performances de plongées des animaux montraient un rôle indirect du phytoplancton : une forte concentration locale en phytoplanction était associée à des plongées moins profondes des animaux (Dragon et al., 2010). Ces concentrations élevées de phytoplancton pourraient atténuer la pénétration de la lumière dans la colonne d'eau(Jaud, 2011) et faire ainsi remonter les proies des Éléphants de Mer, telles les poissons myctophidés dont nous savons qu'ils effectuent des migrations nyctémérales.

5.3 Quelques Limites des Sources d'Informations Indirectes

Il a été fait mention un peu plus haut du caractère intrinsèquement fragile des inférences que nous pouvons faire à partir de données isotopiques. Cela ne veut pas dire que les données isotopiques sont muettes ou facilement ignorables. Le Chapitre 1 cite des cas où les données isotopiques sont cruciales, comme pour l'étude d'espèces cryptiques, d'espèces trop petites ou frêles pour être équiper de balises télémétriques ou encore d'espèces menacées. Néanmoins, la nature indirecte des informations fournies par les isotopes stables peut exiger un traitement statistique taillé sur mesure à la question scientifique sous-jacente. Les multiples facteurs causaux à l'origine d'une valeur isotopiques (par exemple, il est apparu difficile de faire la distinction entre signature en isotopes du carbone de la Zone Interfrontale et celle du Plateau de Kerguelen dans le Chapitre 3) soulignent bien que les isotopes stables sont des instruments de mesure imparfaits. Cela s'est aussi vu au moment de l'analyse statistique des données au cours de cette thèse : dans la majorité des cas, il restait une fraction importante de variabilité dans les données que nous ne prenions pas en compte de manière satisfaisante, même à l'aide de modèles sophistiqués.

Dans le cas des profils isotopiques extraits de l'analyse des dents, la variabilité de ces profils s'est révélée surprenante par rapport à nos attentes *a priori* d'une périodicité dans le signal isotopique au vu du cycle biologique des Éléphants de Mer (Graphique 1.4). Des patrons cycliques bien nets avaient pu être observés chez les Otaries à Fourrure Antarctiques des îles Kerguelen (Cherel et al., 2009) ou encore chez les Baleines Franches Australes (Best and Schell, 1996). Que ce patron ne soit pas retrouvé chez les Éléphants de Mer provient sans doute que ceux-ci, à la différence des Otaries à Fourrure Antarctiques ou des Baleines Franches Australes , peuvent s'alimenter tout au long de leur voyage en mer, et du fait de la plus faible résolution temporelle fournie par les stries de croissance des dents par rapports aux vibrisses d'otaries ou aux fanons de baleines. Néanmoins, l'avantage des données provenaient de la possibilité de les corréler avec la longévité des animaux. La qualité principale du modèle hiérarchique à point de rupture décrit dans le Chapitre 4 fut de fournir un lissage des profils isotopiques et de les résumer en un nombre réduit de paramètres, à peine 4. Bien sûr, ce lissage a gommé une partie de la variation des données, mais nous a permis de surcroît de pouvoir croiser les informations indirectes issues des isotopes stables avec les longévités des animaux au moyen d'une approche de modéllisation jointe développée en épidémiologie (Guo and Carlin, 2004; Horrocks and van Den Heuvel, 2009; Liang et al., 2009; Gao et al., 2011). Cette approche sophistiquée, mais aussi la plus efficace (Guo and Carlin, 2004) nous a alors permis de conclure à l'importance de la constance dans une stratégie d'acquisition des ressources et des conditions de vie juvénile chez les Éléphants de Mer mâles.

Notre travail s'appuie beaucoup sur l'utilisation de modèles statistiques du fait des nombreuses sources de variations affectant les isotopes stables. Il est néanmoins à remarquer que l'utilisation de modèles de plus en plus sophistiqués avec des données isotopiques augmentent actuellement en écologie. Ainsi Hénaux et al. (2011) et Van Wilgenburg and Hobson (2011) se sont placés dans un cadre Bayésien afin de pouvoir estimer l'origine d'animaux sauvages en combinant plusieurs sources d'informations. Parnell et al. (2010) et Semmens et al. (2009) ont quant-à-eux décrits des modèles à mélange Bayésiens dédiés à l'inférence du régime alimentaire probable d'une espèce en utilisant uniquement des données isotopiques. Enfin, en écologie des communautés, Jackson et al. (2011) ont récemment décrit un modèle, encore une fois Bayésien, dédié spécifiquement à l'estimation quantitative des niches isotopiques et qui surpassent les autres méthodologies (Layman et al., 2007).

Certains problèmes rencontrés avec l'utilisation des isotopes stables sur des animaux sauvages (par exemple, la multiplicité des facteurs causaux affectant une valeur particulière) peuvent donc être atténués par une utilisation raisonnée de modèles statistiques. Les problèmes liés à l'estimation correct de la magnitude des effets, souvent petits, semblent ubiquistes. Par exemple, le Chapitre 1 énonce certains des gradients isotopiques naturels trouvés dans la nature, gradients qui sont la résultante de nombreux processus impliquant le phénomène proximal de fractionnement des isotopes du carbone par exemple. En milieu marin, les taux de croissances des cellules phytoplanctoniques sont tenus comme une cause majeure de fractionnement : les environnements les plus productifs, c'est-à-dire avec les taux les plus élevés sont enrichis en ^{13}C (France, 1995; Schell, 2000). Cette relation a servi d'hypothèse de travail afin d'inférer la productivité passée d'écosystémes entiers à partir de mesures isotopiques réalisées dans des tissus archives. Ainsi, Schell (2000) a trouvé une diminution des valeurs moyennes de δ^{13}C au cours du temps de $\approx -2.7‰$ dans des fanons de baleines chassées dans la Mer de Bering. De cette différence isotopique, Schell (2000) a alors estimé un déclin de l'ordre de 30-40% de la productivité primaire saisonnière moyenne ! Une telle diminution semble exagérée.

Newsome et al. (2007) ont étudié également cette question d'une baisse de la productivité, toujours via des mesures isotopiques mais provenant de dents d'Otarie à Fourrure du Nord (*Callorhinus ursinus*). Bien que Newsome et al. (2007) aient retrouvé une diminution des valeurs moyennes de δ^{13}C, celle ci était moitié moindre ! Inférer la productivité passée d'ecosystèmes entiers semble perilleux car reposant sur de nombreuses hypothèses telles qu'une composition spécifique constante des communautés phytoplanctoniques au cours du temps, ou de la concentration en dioxyde de carbone dissout, *etc.*. Ces hypothèses sont plus ou moins raisonnables : l'effet Suess, un déclin général des valeurs de δ^{13}C dû au rejet dans l'atomosphère de grande quantité de gaz issus de la combustion d'énergies fossiles par les activités anthropiques, confond les mesures. D'autre part, la concentration en dioxyde de carbone dissout dépend de la temperature de l'eau, qui ont augmenté pour de nombreux ecosystèmes y compris la mer de Bering (Belkin, 2009).

Des nombreux processus influencent une valeur particulière de $\delta^{13}C$, et ces facteurs ont des effets de signes opposés. Alors qu'il est possible de prédire qualitativement le signe de chaque effet pris en isolation, l'exercice est autrement difficile dès lors qu'il faudra tenir compte de leur interaction (Rau et al., 2001). On tombe alors dans une situation de promiscuité prédictive[3] et inférer les causes d'une diminution de $\delta^{13}C$ devient un noeud gordien. Enfin, la plupart des facteurs ont des effets de magnitude modestes, qui sont difficiles à estimer correctement (Gelman and Tuerlinckx, 2000) : par exemple Hilton et al. (2006) ont estimé la magnitude de l'Effet Suess dans l'Océan Australe aux alentours de $-0.02‰$ par an, soit moins que l'erreur typique d'un spectrophotomètre de masse ! Nous avons pris le parti de ne pas chercher à inférer la productivité passée des écosystèmes à partir de nos données malgré la pertinence de la question au vu du large déclin populationnel observé chez les Éléphants de Mer.

Cette disgression illustre que l'utilisation de données isotopiques en écologie, et notamment sur les animaux sauvages est probablement encore dans une phase exploratoire. Un signe de la jeunesse de ce programme de recherche pourrait être justement la nature des analyses statistiques qui y sont employées, qui comme précédemment remarqué tendent à privilégier des approches qualitatives même dans les cas où les problèmes sont quantitatifs. Certains travaux publiés trahissent parfois une confusion certaine vis-à-vis de concepts statistiques comme l'indépendance ou la régression (par exemple, Auerswald et al. (2010) ou Robbins et al. (2010)), ou un amalgame entre significativité statistique et magnitude de l'effet estimé (par exemple MacKenzie et al. (2011)). Le débat que l'on trouve à l'occasion quant-à l'utilisation de modèles phénoménologiques ou mécanistiques pourrait aussi trahir une tension plus profonde entre une attitude purement instrumentale et une autre réaliste, vis-à-vis de l'utilisation des isotopes stables (voir par exemple Carleton et al. (2008); Caut et al. (2009); Auerswald et al. (2010); Perga and Grey (2010)).

Il est toutefois bon de rappeler que l'utilisation de méthodes statistiques poussées n'est pas un but en soi non plus (Achen, 2002). La question scientifique sous-jacente est la principale maîtresse à la fois du design d'une étude et de l'analyse des données récoltées au cours de cette étude. Les isotopes stables sont attractifs pour étudier les animaux sauvages car, peu invasifs et peu chers, ils autorisent aussi d'échantillonner des spécimens de museum ou des espèces menacées, ou de prendre avantage d'informations complémentaires fournies par différents tissus (Jaeger, 2009). Néanmoins, ces avantages ne doivent pas détourner non plus du manque d'expériences de laboratoire en conditions controllées (Gannes et al., 1997; Wolf et al., 2009*b*) nécessaires à une interprétation correcte des données récoltées en conditions naturelles. Un problème pressant ici est celui de l'estimation correcte de facteurs d'enrichissements pour estimer les régimes alimentaires (Bond and Diamond, 2011).

[3] L'expression est empruntée à Freese (2008).

Dans notre cas, un laboratoire capable d'acceuillir un Éléphant de Mer semble difficilement imaginable à l'heure actuelle, et ce travail de thèse aura donc privilégier l'utilisation d'analyses statistiques sophistiquées afin de pallier certains problèmes.

5.4 Perspectives

Notre travail a donc permis de répondre à quelques questions sur l'écologie alimentaire des Éléphants de Mer. Un objectif initial était de mieux comprendre comment le déclin des effectifs de la population sur les îles Kerguelen au cours des années 1970 (Chapitre 2), mais les données isotopiques dont nous disposions au cours de ce travail restaient ambigües à ce sujet. D'un côté, nous n'avons pas pu mettre en évidence de différences entre des animaux ayant vécu avant ou aprés le déclin de la population (Chapter 4). Néanmoins, notre travail s'est essentiellement concentré sur les isotopes stables du carbone. Notre analyse des masses au sevrage soulignait l'importance du niveau trophique des proies (et indirectement de leur qualité, Chapitre 3). De plus, l'augmentation de la dispersion des valeurs de δ^{15}N avec l'âge chez les femelles pose la question d'une eventuelle spécialisation trophique des individus et des conséquences de celle-ci en terme de valeur adaptative. Une perspective de notre travail serait d'explorer l'utilisation de modèles à mélange ('isotopic mixing model') afin de reconstruire le régime alimentaire probable de ces animaux (Semmens et al., 2009) et de le corréler à certains traits d'histoire de vie. Savoir ce que mangent ces phoques est une question qui paraît simple mais pour laquelle la réponse est encore très floue. Les analyses de contenus stomachaux (Rodhouse et al., 1992; Field et al., 2007*b*), d'isotopes stables (Cherel et al., 2008; Eder et al., 2010) ou encore d'acides gras (Bradshaw et al., 2003; Newland et al., 2009) montraient toutes que les Éléphants de Mer ont de nombreuses proies. Néanmoins la quantification exacte du régime alimentaire est toujours à faire et les dernières études suggéraient toutes une plus grande importance des poissons myctophidés (Cherel et al., 2008; Newland et al., 2009) que pensée précedemment (Rodhouse et al., 1992). Les connaissances sur ces poissons myctophidés dans l'Océan Austral sont parcellaires (Catul et al., 2011) en dépit de leur importance dans les réseaux trophiques (Figure 3.2). Les méthodes actuelles pour reconstruire le régime alimentaire probable d'une espèces semblent prometteuses dans le cas des Éléphants de Mer (Parnell et al., 2010).

Nous nous sommes en réalité intéressé à ce problème au cours de ce travail de thèse avec l'aide d'un étudiant en Master, Adrien Chaigne. Néanmoins, notre principal problème est le grand nombre de proies potentielles des Éléphants de Mer (> 20) qui limite l'utilité des modèles à mélange du fait de la faible précision des sorties des modèles. Afin de pallier, nous avons essayer de coupler un modèle à mélange avec un autre modèle pour regrouper ensemble plusieurs proies (clustering) (Ward et al., 2011).

Notre approche s'appuyait sur l'utilisation d'un Processus de Dirichlet (Dunson, 2009; Ghosh et al., 2010) afin de regrouper les proies en fonction de leur importance dans le régime alimentaire des Éléphants de Mer[4]. Notre approche a l'avantage de ne pas chercher à regrouper les proies en fonction de leur valeur isotopique, évitant ainsi de devoir préciser en quoi une différence isotopique se traduit par une différence biologiquement significative ; mais n'a pas abouti pour cause de problèmes de convergence du modèle. En taisant les problèmes associés à la quantification de facteurs d'enrichissement[5] (Bond and Diamond, 2011), les quelques résultats que nous avions pu obtenir semblaient douteux au vu des connaissances *a priori* sur le régime alimentaire des Éléphants de Mer. Ce travail est donc encore en cours. Néanmoins, si nous parvenions à résoudre nos problémes de convergence, les résultats que nous pourrions obtenir seraient pertinents pour mieux évaluer l'hypothèse de Ainley and Blight (2009), à savoir que le déclin de la population résulterait de la surpêche de proies importantes pour les Éléphants de Mer.

Notre analyse des données isotopiques longitudinales issues des dents d'Éléphants de Mer mettait en évidence une corrélation entre constance dans le comportement d'approvisionnement des mâles et longévité (Chapter 4). La question qui se pose à la lumière de ce résultat est : comment est-ce-que les jeunes Éléphants de Mer développent-ils leur capacité de chasse et apprennent-ils à s'orienter dans l'Océan Austral ? Field et al. (2005) se sont intéressés à cette question en regardant la distribution spatiale d'animaux de 1 an nés sur l'île Macquarie lors de leurs premiers séjours en mer. Field et al. (2005) ont ainsi observé que les animaux s'éloignaient de plus en plus de l'île au fur et à mesure qu'ils vieillissaient. De jeunes Éléphants de Mer tout juste sevrés sont déjà capables de performances impressionnantes : comme les adultes ils plongent en continu et pendant des durées moitié moindre que des femelles adultes (Irvine et al., 2000). Irvine et al. (2000) ont également observé une grande variabilité inter-individuelle en ce qui concerne la durée des plongées puisque certains jeunes étaient capables de plonger aussi longtemps que des femelles adultes ! De telles performances pourraient refléter la qualité des animaux, et ce dès un jeu âge. L'étude de la mise en place des itinéraires qu'empruntent les Éléphants pour se rendre dans les zones d'alimentation qu'ils exploitent semble ardue, et une question intéressante serait d'évaluer la part du hasard et la part due à la qualité, ou à la valeur sélective des animaux dans la détermination de ces itinéraires (Hays et al., 2010). La corrélation que nous avons trouvé entre constance dans le comportement d'approvisionnement des mâles et longévité suggérait que les deux stratégies (Antarctique ou Subantarctique) pouvaient être équivalentes en terme de survie, mais la question de savoir pourquoi certains individus trouvent l'Antarctique et d'autres non reste entière, tout comme celle des conséquences en terme de succés reproducteur.

[4] Le choix de cette approche trahit une fois de plus notre volonté d'utiliser des approches statistiques sophistiquées afin d'analyser des données isotopiques.

[5] Voir Caut et al. (2011) pour une tentative impressionnante de quantifier ces facteurs d'enrichissements chez des Orques.

Annexe A

Statistiques Bayésiennes

L'analyse statistique est l'art de séparer le bon grain de l'ivraie avec des outils mathématiques ; c'est-à-dire de distinguer entre d'éventuels patrons réguliers, et donc prédictibles, et les fluctuations stochastiques inhérentes à n'importe quel jeu de données (Gill, 2009). Les statistiques englobent un ensemble de méthodes dont le but est de combiner données et outils mathématiques pour en apprendre sur des quantités, ou paramètres, d'intérêt scientifique (Gelman et al., 2003). Supposons que l'on récolte des données, y, et que l'on suppose que ces données sont issues d'un processus déterministe auquel s'ajoute une composante aléatoire. Ce dernier constitue un modèle statistique (relation déterministe plus une composante aléatoire) qui implique un nombre de quantités inconnues, des paramètres θ, que l'on souhaite estimer. La fonction de vraisemblance, $p(y|\theta)$, donne alors la probabilité d'observer nos données y en fonction des valeurs des inconnues θ.

L'estimation par Maximum de Vraisemblance cherche à trouver les valeurs $\hat{\theta}$ qui maximisent la fonction de vraisemblance d'un modèle statistique. Lorsque le volume de données tend vers l'infini, $\hat{\theta}$ devient un estimateur non biasié de θ ; c'est-à-dire que l'espérance mathématique de $\hat{\theta}$, $E(\hat{\theta})$, est égale à la vraie valeur de l'inconnue θ. L'utilisation du Maximum de Vraisemblance repose donc une justification asymptotique, qui n'est pas toujours évidente dans la pratique[1].

Avec une approche Bayésienne, l'emphase n'est plus sur une estimation ponctuelle de θ mais sur l'ensemble des valeurs possibles de θ. Les méthodes Bayésiennes ne maximisent pas la fonction de vraisemblance mais l'utilisent néanmoins pour identifier la distribution complète des inconnues du modèle. Cette identification nécessite en pratique de spécifier en plus de la fonction de vraisemblance des distributions *a priori* sur les paramètres θ, c'est-à-dire des distributions qui, idéalement, reflètent nos connaissances sur θ avant d'observer les données. En d'autres termes, les inconnues ne sont pas considérées comme ayant une seule 'vraie' valeur qui est inconnue, mais comme ayant une gamme de valeur plus ou moins probable (Gelman et al., 2003; Gill, 2009). Ces distributions *a priori*, appelées communément des priors, ne dépendent pas des données et représentent alors une source supplémentaire d'informations.

[1] Voir le post du statisticien Radford Neal à ce sujet :
http://radfordneal.wordpress.com/2008/08/09/inconsistent-maximum-likelihood-estimation-an-ordinary-example/

Priors et vraisemblance sont combinés pour mettre à jour nos connaissances sur les quantités d'intérêts, ce que résume la distribution *a posteriori* de θ :

$$p(\theta|y) \propto p(\theta) \times p(y|\theta) \tag{A.1}$$

$$\text{where} \begin{cases} p(\theta): & \text{distribution } a \textit{ priori} \text{ (independente de } y); \\ p(y|\theta): & \text{vraisemblance des donnees; et} \\ p(\theta|y): & \text{distribution } a \textit{ posteriori}. \end{cases} \tag{A.2}$$

L'approche Bayésienne permet d'estimer directement la totalité de la distribution des valeurs possibles des inconnues θ, et permet donc de quantifier dans quelle mesure les données observées ont mis à jour nos connaissances sur θ par rapport à ce que nous savions avant. Cette approche n'invoque pas de justifications asymptotiques, mais a tout de même un prix : le prior. Ce dernier est parfois décrié comme une violation directe de l'idéal scientifique d'objectivité (ce que Dennis (2004) décrit comme de la 'Tobacco science'). Ces cris d'orfraies ont entraîné une 'Balkanisation' dans les sciences statistiques au cours du siècle dernier (Shafer, 1990). Il est toutefois à noter que des opposants comme Dennis (2004) ont depuis mis de l'eau dans leur vin et même cossigné des papiers avec des chercheurs Bayésiens (Ellison, 2004*a*,*b*; Ellison and Dennis, 2010; Dennis and Ellison, 2010). Cela pourrait refléter une détente pragmatique entre différentes philosophies (fréquentiste, vraisemblance et Bayésienne) à l'heure où un tsunami de données submergent le monde scientifique (Efron, 2010; Kass, 2011).

Le parti pris dans ce travail de thèse a principalement été pragmatique, mais avec une insistance particulière en ce qui concerne la quantification des sources de variations possibles ; d'où l'adoption du cadre Bayésien. L'origine exacte de ce parti pris provient de la lassitude éprouvée à chercher comment obtenir des intervalles de confiance pour des paramètres dérivés d'autres paramètres estimés ; puis de la découverte que le fabuleux language `BUGS` language (Lunn et al., 2000) faisait cela facilement à condition de vouloir casser des oeufs Bayésiens via l'adoption de priors (Graphique A.1).



FIG. A.1 – 'Break the eggs (prior) and enjoy the Bayesian omelette' (Jimmy Savage).

À ce sujet, j'ai favorisé au cours des analyses statitiques l'utilisation de priors dit 'robustes', c'est-à-dire de priors se conformant au 'précepte de Cromwell' : 'Je vous adjure, par les entrailles de Christ, de croire qu'il est possible que vous vous trompiez' (Gelman, 2006; Gelman et al., 2008; Fúquene et al., 2009; Fúquene, 2011). Prosaïquement, ce principe suggère d'éviter l'utilisation de priors conjugués en dépit de leur attractivité en terme de temps de calculs. Les coûts liès au temps de calculs diminuent rapidement grâce aux ordinateurs modernes, et donc le prix paraît de moins en moins fort. L'attractivité de priors robustes provient de leur capacité à tenir compte d'éventuelles observations extrêmes, et à ne pas les supposer impossible à l'avance, c'est-à-dire à ne pas leur donner des probabilités *a priori* égales à 0. L'approche Bayésienne est parfois moquée pour cette dernière raison : si certaines valeurs d'une inconnue sont jugées impossibles *a priori*, alors peu importe la quantité de données qui contredit ce prior : ces valeurs seront automatiquement jugées impossible dans la distribution *a posteriori* (see Equation A.1). Le précepte de Cromwell invite donc à chercher des priors qui ne baillonnent pas les données.

Annexe B

Méthodes du Chapitre 2

Contents

B.1 Priors 113
B.2 Distributions Alternatives au Prior Wishart Inverse 114

B.1 Priors

Tous les modèles ont été ajustés à l'aide du logiciel `winBUGS` (Lunn et al., 2000; Spiegelhalter et al., 2003) appelé depuis `R` (R Development Core Team, 2009) grâce au package `R2WinBUGS` (Sturtz et al., 2005). Des priors faiblement informatifs (des distributions Demi-Cauchy et Cauchy pour les les déviations standards et les autres paramètres respectivement) ont été utilisés (Gelman, 2006; Gelman et al., 2008; Fúquene et al., 2009). Une distribution Wishart inverse a été utilisée pour les matrices de variance-covariance.
Pour chaque modèle, trois chaînes de Markov ont été amorcées avec des valeurs initiales différentes. Aprés une période de "burn-in" et un effeuillage des chaînes (1 valeur retenue toutes les 100 ou 200 itérations afin de limiter l'autocorrélation), nous avons jugé de la convergence des chaînes grâce au diagnostique de Gelman-Rubin (Cowles and Carlin, 1996) implémenté dans le package `coda` (Plummer et al., 2008). Pour un paramètre donné, la moyenne *a posteriori* ainsi que l'erreur standard associée ($\bar{\theta} \pm se$) sont rapportées, ou un intervalle de confiance à 95% : ${}_{\text{borne inferieure}}\bar{\theta}_{\text{borne superieure}}$ (Louis and Zeger, 2009).

B.2 Distributions Alternatives au Prior Wishart Inverse

Une distribution Wishart Inverse comme prior pour une matrice de variance-covariance $\mathbf{\Sigma}$ de dimension k est souvent utilisée notamment par convénience mathématique. Cependant, ce prior est controversé car il impose des restrictions sévères sur les paramètres de corrélations (Gelman and Hill, 2007). En pratique, l'estimation d'une matrice de variance-covariance de dimension supérieure à 2 est un challenge : en plus des restrictions habituelles pour une corrélation d'appartenir à l'intervalle $[-1:1]$, la gamme des valeurs possibles des corrélations est contrainte de manière jointe. Par exemple, pour une matrice 3×3, $\rho_{1,2}$ et $\rho_{1,3}$ sont libres de prendre n'importe quelle valeur entre -1 et 1, mais $\rho_{2,3}$ doit répondre aux contraintes ci-dessous pour garantir que la matrice soit définie-positive et invertible (Budden et al., 2007) :

$$\rho_{1,2}\rho_{1,3} - \sqrt{(1-\rho_{1,2}^2)(1-\rho_{1,3}^2)} \leq \rho_{2,3} \leq \rho_{1,2}\rho_{1,3} + \sqrt{(1-\rho_{1,2}^2)(1-\rho_{1,3}^2)}$$

Il existe des priors alternatifs et moins contraignants comme utiliser une décomposition de Cholesky de $\mathbf{\Sigma}$ en une matrice diagonale Γ et une matrice triangulaire inférieure L avec des 1 sur la diagonale :

$$\mathbf{\Sigma} = \Gamma L L^T \Gamma \tag{B.1}$$

Plusieurs décompositions de Cholesky existent, toutes garantissant d'obtenir des matrices positive-définies (Pourahmadi, 2007), mais l'équation B.1 a l'avantage de séparer nettement les paramètres de variances (Γ) des corrélations (LL^T) (Barnard et al., 2000; Chen and Dunson, 2003).

Par ailleurs, Tokuda et al. (2011) ont récemment proposé un nouveau prior qui repose sur une autre décomposition de $\mathbf{\Sigma}$:

$$\mathbf{\Sigma} = \text{diag}(\sigma_1, ..., \sigma_k)\Lambda \text{D} \Lambda^T \text{diag}(\sigma_1, ..., \sigma_k) \tag{B.2}$$

où les k σ_i sont des déviations standards suivant un loi demi-Normale standardisée, Λ est une $k \times k$ matrice orthogonale aléatoire [1] et D est une matrice diagonale de k valeurs propres (Tokuda et al., 2011).
Un prior utilisant la décomposition de Cholesky et le prior de Tokuda et al. (2011) ont été codés en langage `BUGS` pour faire une analyse de sensibilité, et comparer les résultats obtenus avec un prior Wishart Inverse pour le modèle hiérarchique décrivant la présence à terre des femelles reproductrices d'Éléphants de mer. On notera que pour cette exercice, nous avons utilisé une échelle logaritmique pour le paramètre N_{max} à la différence de ce qui rapporté dans Authier et al. (2011*b*). Cette transformation a été utilisée pour éviter de travailler avec de large variances. Les graphiques ci-dessous illustrent des comparaisons entre distributions *a priori* et *a posteriori* pour chaque prior considéré.

[1] voir Anderson et al. (1987) pour comment générer de telles matrices.

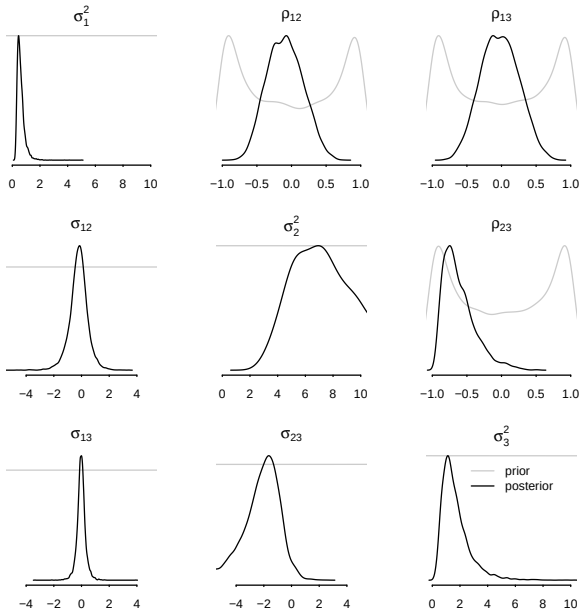


FIG. B.1 – Estimation de $\mathbf{\Sigma}$ avec un prior Wishart inverse. Les paramètres de variances sont représentés sur la diagonale, les covariances en dessous et les corrélations au dessus.

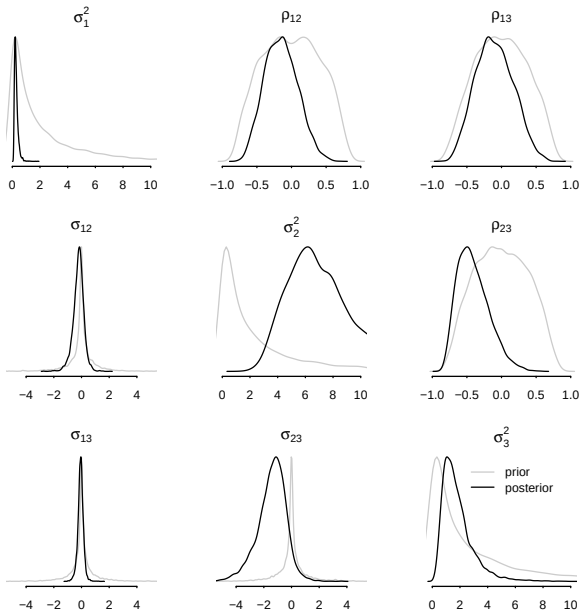


FIG. B.2 – Estimation de $\mathbf{\Sigma}$ via une décomposition de Cholesky. Les paramètres de variances sont représentés sur la diagonale, les covariances en dessous et les corrélations au dessus.

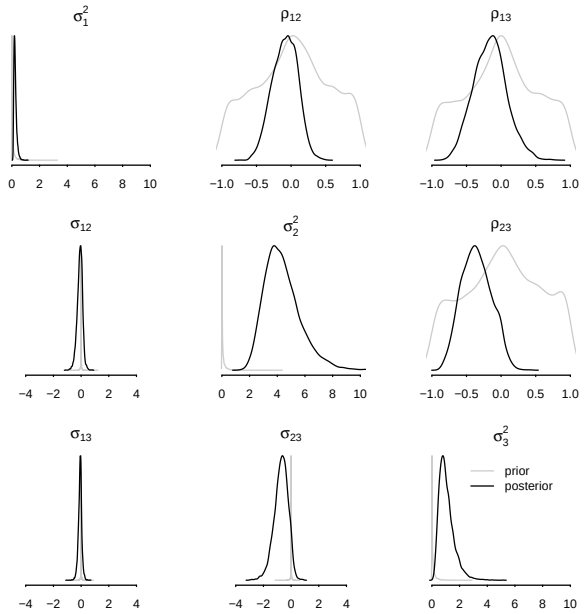


FIG. B.3 – Estimation de $\mathbf{\Sigma}$ avec le prior de Tokuda et al. (2011). Les paramètres de variances sont représentés sur la diagonale, les covariances en dessous et les corrélations au dessus.

Les graphiques B.1, B.2 et B.3 illustrent que les estimations sont sensibles au prior utilisé pour $\mathbf{\Sigma}$. En particulier, les distributions marginales des ρ sont bimodales pour le prior Wishart inverse avec des modes sur -1 et 1. En dépit de distributions vagues pour les variances, il est difficile de considérer ce prior comme non informatif ! Par contre, les deux autres priors (décomposition de Cholesky et Tokuda et al. (2011)) sont beaucoup moins informatifs en ce qui concernent les corrélations mais plus informatifs vis-à-vis des variances. L'influence du choix du prior sur les inférences concernant $\mathbf{\Sigma}$ est résumée par le Graphique B.4.

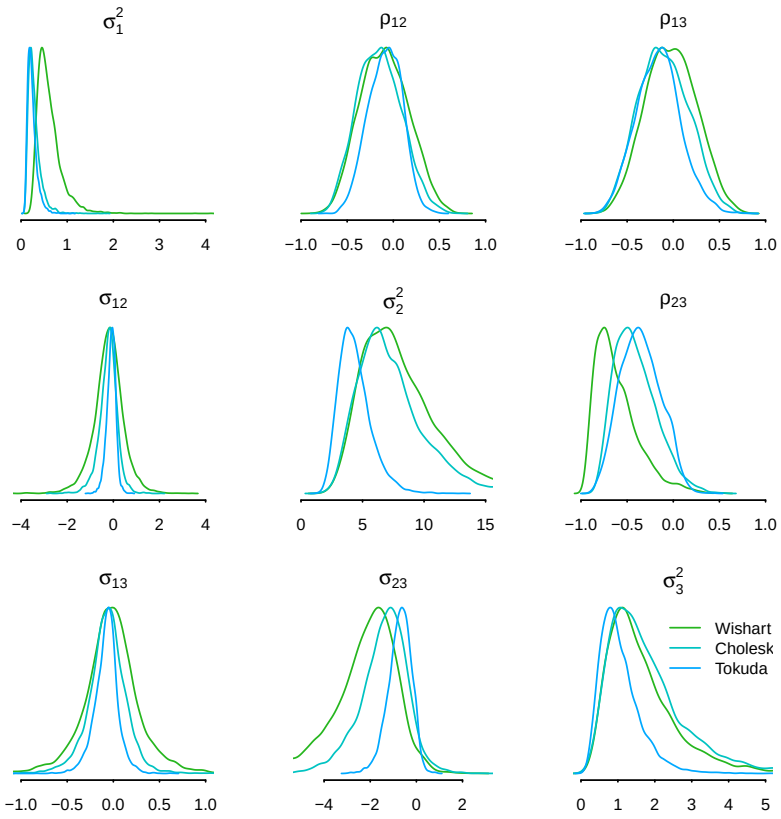


FIG. B.4 – Influence du choix du prior sur les inférences concernant $\mathbf{\Sigma}$. Les paramètres de variances sont représentés sur la diagonale, les covariances en dessous et les corrélations au dessus.

Le prior Wishart inverse semble sur-estimer les faibles variances alors que le prior de Tokuda et al. (2011) pourrait sous-estimer les grandes variances. Le prior induit par la décomposition de Cholesky semble fournir un compromis. Si l'on compare ses résultats à ceux rapportés par Authier et al. (2011*b*), il est donc très probable que les variance associées au nombre total de femelles (N_{max}) et au paramètre de synchronie aient été sur-estimées, auquel cas les dénombrement corrigés ont des intervalles de confiance trop larges. La corrélation entre le pic de présence et la synchronie rapportée par Authier et al. (2011*b*) est également sur-estimée (et est sans doute plus de l'ordre de -0.4 que de -0.6), bien que clairement négative dans tous les cas. On peut également noter que le reste des paramètres du modèle n'est pas affecté.

Code BUGS pour une décomposition de Cholesky de Σ de dimension 3

```
for ( i in 1:n.levels ) {
 a[i,1:3] ~ dmnorm(a.hat[i,1:3],InvSigma2.a[1:3,1:3])
 for ( j in 1:3 ) { a.hat[i,j] <- 0 }
}
# Construct the covariance matrix as V=D%*%L%*%t(L)%*%D
for ( j in 1:3 ) {
 sd.a[j] <- sqrt(Sigma2.a[j,j])
 D[j,j] ~ dnorm(0,0.45)I(0,)
 L[j,j] <- 1
 for ( k in 1:3 ) {
  C[j,k] <- inprod(D[j,1:3],L[1:3,k]) # this is C=D%*%L
  Sigma2.a[j,k] <- inprod(C[j,1:3],C[k,1:3]) # this is V=C%*%t(C)
 }
}
for ( j in 2:3 ) {
 for ( k in 1:(j-1) ) {
  D[j,k] <- 0 ; D[k,j] <- 0
  L[j,k] ~ dnorm(0,4) ; L[k,j] <- 0
 }
}
InvSigma2.a[1:3,1:3] <- inverse(Sigma2.a[1:3,1:3])
rho.a[1] <- Sigma2.a[1,2]/sqrt(Sigma2.a[1,1]*Sigma2.a[2,2])
rho.a[2] <- Sigma2.a[1,3]/sqrt(Sigma2.a[1,1]*Sigma2.a[3,3])
rho.a[3] <- Sigma2.a[2,3]/sqrt(Sigma2.a[2,2]*Sigma2.a[3,3])
```

Code BUGS pour le prior de Tokuda et al. (2011) sur Σ de dimension 3

```
for ( i in 1:n.levels ) {
 b[i,1:3] ~ dmnorm(b.hat[i,1:3],InvSigma2.b[1:3,1:3])
 for ( j in 1:3 ) { b.hat[i,j] <- 0 }
}
# Construct a orthogonal matrix
m[1] ~ dbeta(0.5,0.5)
m[2] ~ dbeta(1,0.5)
m[3] ~ dbeta(1,0.5)
L[1,1] <- eps[1]*sqrt(m[1]*m[2])
L[1,2] <- eps[2]*(-sqrt(m[3]*(1-m[1])) - sqrt(m[1]*(1-m[2])*(1-m[3])))
L[1,3] <- eps[3]*(sqrt((1-m[1])*(1-m[2])) - sqrt(m[1]*m[3]*(1-m[2])))
L[2,1] <- eps[1]*sqrt(m[2]*(1-m[1]))
L[2,2] <- eps[2]*(sqrt(m[1]*m[3]) - sqrt((1-m[1])*(1-m[2])*(1-m[3])))
L[2,3] <- eps[3]*(-sqrt(m[1]*(1-m[3])) - sqrt(m[3]*(1-m[1])*(1-m[2])))
L[3,1] <- eps[1]*sqrt(1-m[2])
L[3,2] <- eps[2]*sqrt(m[2]*(1-m[3]))
L[3,3] <- eps[3]*sqrt(m[2]*m[3])

# Construct the covariance matrix as V=S%*%L%*%D%*%t(L)%*%S
# where S is diagonal, D is diagonal and
# L is orthogonal (ie L%*%t(L) = Identity)
for ( i in 1:3 ) {
 eps[i] <- 2*X[i] - 1
 X[i] ~ dbern(0.5)
 D[i,i] ~ dbeta(0.5,5)
 S[i,i] ~ dnorm(0,1)I(0,)
 sd.b[i] <- sqrt(Sigma2.b[i,i])
}
for ( j in 2:3 ) {
 for ( k in 1:(j-1) ) {
  D[j,k] <- 0 ; D[k,j] <- 0
  S[j,k] <- 0 ; S[k,j] <- 0
 }
}
for ( j in 1:3 ) {
 for ( k in 1:3 ) {
  C[j,k,1] <- inprod(S[j,1:3],L[1:3,k]) # S%*%L
  C[j,k,2] <- inprod(C[j,1:3,1],D[1:3,k]) # S%*%L%*%D
  Sigma2.b[j,k] <- inprod(C[j,1:3,2],C[k,1:3,1]) # S%*%L%*%D%*%t(S%*%L)
 }
}
InvSigma2.b[1:3,1:3] <- inverse(Sigma2.b[1:3,1:3])
rho.b[1] <- Sigma2.b[1,2]/sqrt(Sigma2.b[1,1]*Sigma2.b[2,2])
rho.b[2] <- Sigma2.b[1,3]/sqrt(Sigma2.b[1,1]*Sigma2.b[3,3])
rho.b[3] <- Sigma2.b[2,3]/sqrt(Sigma2.b[2,2]*Sigma2.b[3,3])
```

Code BUGS pour ajuster le modèle hiérarchique représenté par l'équation 2.1

```
model{
 for ( i in 1 : N ) {
  n[i] ~ dt( mu[i],tau,nu )
  mu[i] <- Nmax[ Site[i] ]*p[i] + manipeur[ who[i] ]
  p[i] <- Arrival[i] - Departure[i]
  Arrival[i] <- phi((t[i]-peak.return[ Site[i] ])/synchrony[ Site[i] ])
  Departure[i] <- phi((t[i]-S.cut-peak.return[ Site[i] ])/synchrony[ Site[i] ])
 }
  # Priors
 tau <- pow(sd.res,-2) ;
 sd.res ~ dunif(0,100) ;
 nu ~ dunif(2,50) ;
 for ( i in 1 : N.site ) {
  peak.haulout[i] <- peak.return[i]+S.cut/2 ;
  Max.at.peak[i] <- 100*(2*phi(S.cut/(2*synchrony[i])) - 1)
 }
 S.cut <- cut(S)
 S ~ dnorm(28,0.20)
 beta[1] ~ dt(0,0.01,7)
 beta[2] ~ dt(0,0.01,7)
 beta[3] ~ dt(0,0.01,7)
 for ( i in 1 : (N.site+1) ) {
  Nmax[i] <- exp(a[ i,1 ])   ; a.hat[ i,1 ] <- beta[1]
  peak.return[i] <- a[ i,2 ] ; a.hat[ i,2 ] <- beta[2]
  synchrony[i] <- a[ i,3 ]   ; a.hat[ i,3 ] <- beta[3]
  a[ i,1:3 ] ~ dmnorm( a.hat[ i, ],InvSigma2.a[,] )
  }
 InvSigma2.a[ 1:3,1:3 ] ~ dwish( W[,],3 ) ;
 W[1,1] <- 5 ; W[1,2] <- 0 ; W[1,3] <- 0 ;
 W[2,1] <- 0 ; W[2,2] <- 4 ; W[2,3] <- 0 ;
 W[3,1] <- 0 ; W[3,2] <- 0 ; W[3,3] <- 1 ;
 Sigma2.a[ 1:3,1:3 ] <- inverse( InvSigma2.a[,] )
 for ( j in 1 : 3 ) { sd.a[j] <- sqrt(Sigma2.a[ j,j ]) }
 rho.a[1] <- Sigma2.a[ 1,2 ] / sqrt( Sigma2.a[1,1]*Sigma2.a[2,2] )
 rho.a[2] <- Sigma2.a[ 1,3 ] / sqrt( Sigma2.a[1,1]*Sigma2.a[3,3] )
 rho.a[3] <- Sigma2.a[ 2,3 ] / sqrt( Sigma2.a[2,2]*Sigma2.a[3,3] )
  # Half-Cauchy Priors for variance parameters
 for ( i in 1:N.who ) { manipeur[i] <- x*U[i] ; U[i] ~ dnorm( 0,tau.U ) }
 x ~ dnorm(0,tau.x) ; tau.x <- pow(prior.scale.who,-2) ; tau.U ~ dgamma(0.5,0.5)
 sd.manipeur <- abs(x)/sqrt(tau.U)
}
```

Annexe C

Méthodes du Chapitre 3

Contents

C.1 Analyses en Laboratoire 121
C.2 Analyses Statistiques 122
C.2.1 Résolution Temporelle 122
C.2.2 Cartographie Isotopique de l'Océan Austral 122
C.2.3 Stratégie Maternelle d'Approvisionnement 124
C.2.4 Selection du Modèle à Mélange 124
C.2.5 Une Fonction de Lien Robuste : le Robit 125

C.1 Analyses en Laboratoire

Avant analyse isotopique, les échantillons de sang complet ont été séchés à l'étuve à 50-60° Celsius pendant 48 heures. Une fois séchés les échantillons sont pesés (3 à5 mg) grâce à une microbalance et conservés à l'abri de l'air dans une capsule d'étain ultrapropre avant combustion dans un analyseur élémentaire (Euro Vector EA 3024) couplé à un spectromètre de masse isotopique (Micromass Isoprime). Les rapports du pourcentage de carbone sur l'azote ($\frac{C}{N}$) ont servi de contrôle qualité : si supérieurs à 3.7, les échantillons ont été délipidés avec un protocole au cyclohexane. Les lipides sont appauvris en ^{13}C par rapport aux protéines et aux hydrocarbones (DeNiro and Epstein, 1977), ce qui peut biaiser les valeurs mesurées. Toutefois, la faible teneur en lipides du sang ne nécessite pas, dans la plupart des cas, une extraction. La précision des mesures isotopiques, évaluée à partir de réplicats de standards internes (acetanilide, $\delta^{13}C = -27.5$ ‰ et $\delta^{15}N = 10.3$‰, 2 standards analysés tous les 23 échantillons), était de 0.15 ‰ et de 0.20 ‰ pour le carbone et l'azote respectivement.

C.2 Analyses Statistiques

C.2.1 Résolution Temporelle

Tous les modèles ont été ajustés grâce au package `arm` (Gelman et al., 2011) du logiciel `R` version 12.0 (R Development Core Team, 2009). Le seuil de significativité statistique adopté est le seuil traditionnel à 5%. Les valeurs des coefficients de régression θ sont rapportés ainsi que les erreurs standards ($\bar{\theta}_{se}$ où se dénote l'erreur standard de la moyenne (Louis and Zeger, 2009)).

C.2.2 Cartographie Isotopique de l'Océan Austral

Une approche de régression "spike-and-slab" pour modèle linéaire est disponible via le package `spikeslab` (Ishwaran et al., 2010) du logiciel `R`. Le graphique C.1 illustre à quoi correspond le prior "spike-and-slab". La package `spikeslab` permet également de mettre en oeuvre une procédure de validation croisée (via la fonction `cv.spikeslab`). Tous les calculs incluent une période de 'burn-in' de $10,000$ itérations. Les moyennes *a posteriori* des paramètres du modèle ont été calculées à partir de $10,000$ itérations. Comme le package `spikeslab` ne permet pas d'initialiser plusieurs chaînes de Markov en parallèle, les calculs ont donc été fait plusieurs fois avec des graines ('seeds') différentes afin de s'assurer de la stabilité des résultats.

L'utilisation d'un prior est ici un avantage puisque l'on cherche à estimer des effets potentiellement faibles, une tâche ardue et prône aux erreurs de type-M (magnitude) et type-S (signe) (Gelman and Tuerlinckx, 2000). En particulier, on peut noter deux changements de signes dans le Tableau 3.2 entre l'estimateur OLS et la moyenne *a posteriori*. L'analyse de stabilité par validation croisée montre par ailleurs que ces deux paramètres n'amèlioraient pas les capacités prédictives du modèle. Enfin, l'estimateur OLS du paramètre correspondant à l'interaction entre le sexe et la taille corporelle semblait trop élevé et était fortement influencé par un seul point : l'estimation par moyenne *a posteriori* était en revanche moitié moindre.

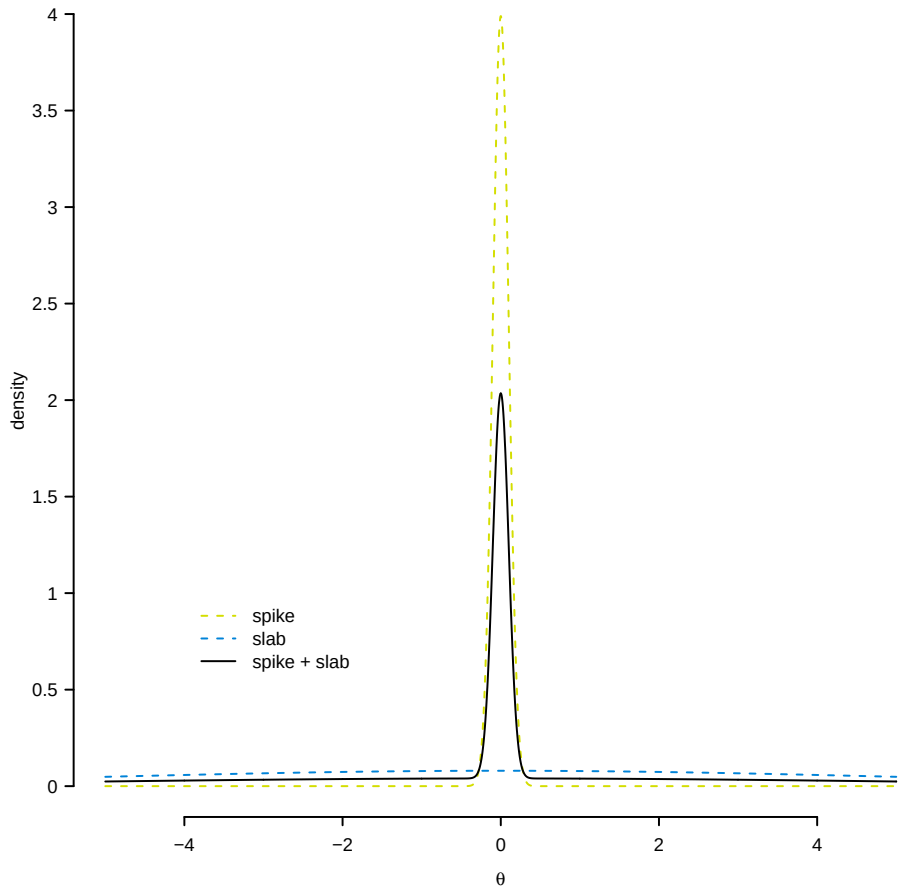


FIG. C.1 – Représentation graphique du prior "spike-and-slab". Le clou ("spike") correspond à une densité de probabilité dégénérée sur la valeur zero, qui en pratique rétrécit la valeur du coefficient de régression vers 0. Le pavé ("slab") correspond à une densité de probabilité diffuse couvrant une large gamme de valeurs possibles pour le coefficient de régression.

C.2.3 Stratégie Maternelle d'Approvisionnement

Tous les modèles hiérarchiques ont été ajustés à l'aide du logiciel `winBUGS` (Lunn et al., 2000; Spiegelhalter et al., 2003) appelé depuis `R` (R Development Core Team, 2009) grâce au package `R2WinBUGS` (Sturtz et al., 2005). Le package `sn` (Azzalini, 2009) a été utilisé afin de passer de l'échelle robit à l'echelle des probabilités. Des priors faiblement informatifs ont été utilisés : des distributions Demi-Cauchy pour les déviations standards ; des distributions normales pour les paramètres sur l'échelle naturelle des données et des distributions Student à 7 degrés de liberté pour les paramètres sur l'échelle robit (Gelman, 2006; Gelman et al., 2008). Covariables continues et catégorielles ont été standardisées suivant Gelman (2008). Trois chaînes de Markov ont été amorcées avec des valeurs initiales différentes. Après une période de "burn-in" (40,000 itérations) et un effeuillage des chaînes (1 valeur retenue toutes les 100 itérations afin de limiter l'autocorrélation), nous avons jugé de la convergence des chaînes grâce au diagnostique de Gelman-Rubin (Cowles and Carlin, 1996) implémenté dans le package `coda` (Plummer et al., 2008). Par défaut, pour un paramètre donné, la moyenne de sa distribution *a posteriori* et son erreur standard associée ($\bar{\theta} \pm se$) sont rapportées, ou alors la moyenne et un intervalle de confiance à 95% : ${}_{\text{borne inferieure}}\bar{\theta}_{\text{borne superieure}}$ (Louis and Zeger, 2009).

C.2.4 Selection du Modèle à Mélange

Le Critère d'Information de Déviance (Spiegelhalter et al., 2002) est devenu un outil très utilisé pour la sélection de modèle Bayesien (Barnett et al., 2010). Pourtant, son utilisation avec les modèles à mélange est problématique (Celeux et al., 2006). Nous avons utilisé une approche dite "Posterior Predictive Checking" (Gelman et al., 1996; Gelman, 2003; Berkhof et al., 2003). Cette approche utilise la distribution *a posteriori* des paramètres d'un modèle pour prédire des jeux de données hypothétiques qui sont ensuite comparés au jeu de données observé via des statistiques descriptives. Une statistique statistique ($\mathbf{T_{obs}}$) est choisie de sorte à capturer un aspect des données pertinent pour la question scientifique, puis est comparée à ses valeurs prédites par le modèle ($\mathbf{T_{rep}}$) pour obtenir une p_{value} :

$$p_{value} = Pr(\mathbf{T_{rep}} > \mathbf{T_{obs}}) \tag{C.1}$$

Une p_{value} proche de 0.5 traduit un bon ajustement du modèle aux données ($\mathbf{T_{rep}} \approx \mathbf{T_{obs}}$), alors qu'une valeur extrême (0 ou 1) trahit un manque complet d'ajustement. Ainsi avec une statistique $\mathbf{T}$ soigneusement choisie, il est possible d'evaluer quel(s) aspect(s) des données est/sont pris en compte de manière satisfaisante par le modèle. Nous avons choisi trois statistiques descriptives : le minimum, le maximum et le coefficient d'aplatissement (kurtosis) de la distribution des masses au sevrage. Nos données couvrent en effet une large gamme de valeur (Tableau 3.3) et ont une kurtosis négative, ce qui pourrait trahir une bimodalité des données (Darlington, 1970; Hilderbrand, 1971). Nous avons donc prédit à partir de chacun des modèles envisagés 1,000 répétitions du jeu de données. Pour chaque répétition, minimum,

maximum et kurtosis ont été calculés puis comparés à la valeur observée.

C.2.5 Une Fonction de Lien Robuste : le Robit

Le robit est une fonction de lien robuste correspondant à la fonction de distribution cumulative d'une loi de Student à 7 degrés de liberté, centrée sur 0 et de deviation standard égale à 1.5484 de sorte à approximer la fonction de distribution cumulative d'une loi logistique standardisée (ou logit, Graphique C.2) (Liu, 2004). Logit et robit sont très proches sauf aux extrêmes, où le robit accorde un plus forte probabilité à des valeurs aberrantes occasionelles ('outliers'), ce qui en fait une fonction de lien robuste capables de s'accomoder de quelques valeurs aberrantes, sans pourtant se laisser dominer par celles-ci (Liu, 2004; Gelman and Hill, 2007).

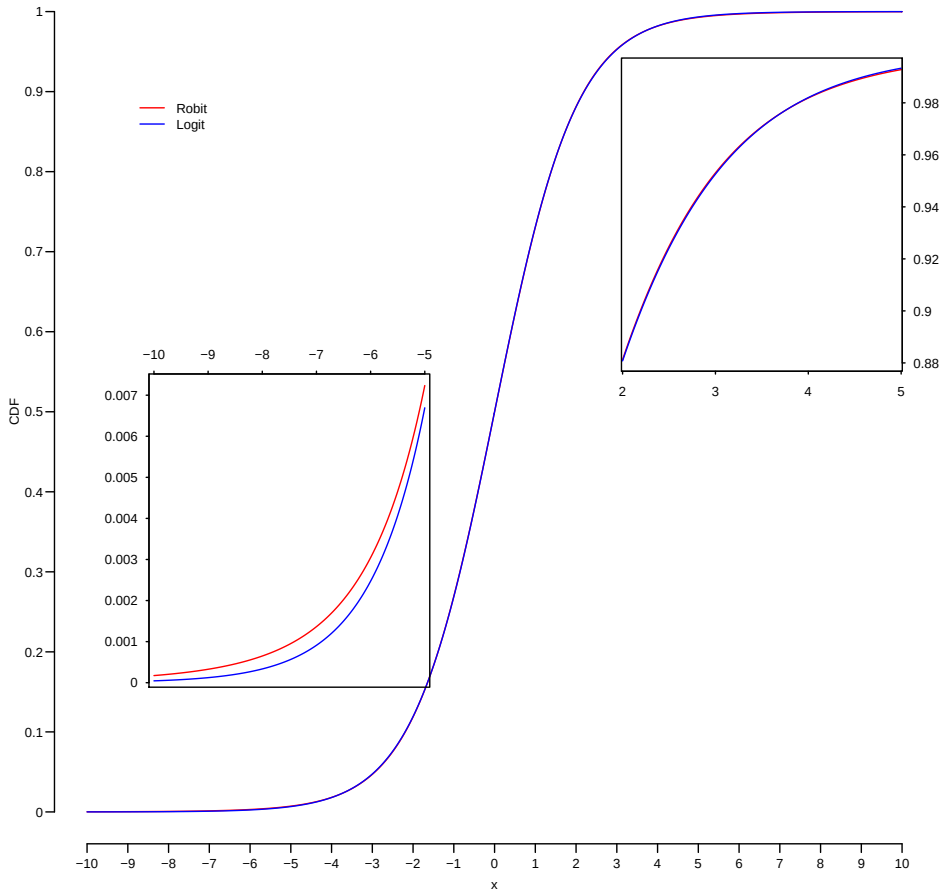


FIG. C.2 – Fonction de Distribution Cumulative d'une loi logistique standardisée (logit) et d'un loi de Student à 7 degrés de liberté, centrée sur 0 et de deviation standard égale à 1.5484.

Code BUGS pour ajuster un modèle à mélange (deux composantes) avec un lien robit

```
model{
     # Likelihood
 for ( i in 1 : n.obs ) {
  MASS[i] ~ dnorm( mu[i],tau )
  mu[i] <- alpha[ R[i] ]

  # latent variable for group membership
  # if R[i]=2, pup i belongs to a group with large weaning mass
  # if R[i]=1, pup i belongs to a group with small weaning mass
  R[i] <- step(Z[i])+1

  # Student distribution coded as a scale mixture of a normal
  # if Z[i]>0, pup belongs to a group with large weaning mass
  # if Z[i]<0, pup belongs to a group with small weaning mass
  Z[i] ~ dnorm(nu[i],tau2[i])

  # fix the scale of the Student distribution with 7 df
  # to approximate a logistic distribution
  tau2[i] <- lambda[i]*pow(1.5484,-2)
  lambda[i] ~ dgamma(3.5,3.5)

  # Robit regression for predicting group membership

  nu[i] <- beta[1] +
           beta[2]*std.d13C[i] + beta[3]*pow(std.d13C[i],2) +
           beta[4]*std.d15N[i] + beta[5]*pow(std.d15N[i],2) +
           beta[6]*std.Mid.October[i]
}
     # End of likelihood

     # Priors
 ## Residual Variance
 tau <- pow(sd.res,-2)
 sd.res ~ dunif(0,100)

 # Regression Parameters, robit scale
 # Student-t priors with 7 degrees of freedom
 for ( i in 1:6 ) {
  beta[i] ~ dt(0,prior.tau.beta[i],7)
  prior.tau.beta[i] <- pow(prior.scale.beta[i],-2)
 }

 # Mixture Components, same scale as data
 # Normal priors
 alpha[1] ~ dnorm(0,0.00001)
 # identifiability constraint
 # alpha[2] > alpha[1]
```

```
 alpha[2] <- alpha[1] + abs(delta)
 delta ~ dnorm(0,0.00001)

     # end of prior specification
}

#### DATA
##   n.obs = number of data points
##   MASS[] = weaning mass of pups
##   std.d13C[] = standardized carbon isotopic signature
##   std.d15N[] = standardized nitrogen isotopic signature
##   std.MiOctobre[] = standardized weaning date.
                      Zero is October 15th
##   prior.scale.beta[] = c(5,2.5,2.5,2.5,2.5,2.5)
# NB: standardized means centered and scaled by 2 standard deviations

#### PARAMETERS
##   R[] = latent indicator variable
##   Z[] = latent student-t variable (robit)
##   beta[1] = intercept of the robit regression
##   beta[2] = d13C effect for predicting group membership
##   beta[3] = d13C^2 effect for predicting group membership
##   beta[4] = d15N effect for predicting group membership
##   beta[5] = d15N^2 effect for predicting group membership
##   beta[6] = weaning date effect for predicting group membership
##   alpha[1] = mean weaning mass of small pups
##   alpha[2] = mean weaning mass of large pups
```

Annexe D

Méthodes du Chapitre 4

Contents

D.1 Analyses de Laboratoire 129
D.1.1 Analyse du Sang 129
D.1.2 Analyse des Dents 130
D.2 Données Transversales 132
D.3 Modèle à Point de Rupture Hiérarchique 132
D.3.1 Priors 132
D.3.2 Sélection et Ajustement des Modèles 133
D.4 Modèle Joint Point de Rupture/Survie 138
D.4.1 Priors 138
D.4.2 Vérification de l'Ajustement 138
D.4.3 Stochastic Search Variable Selection 139

D.1 Analyses de Laboratoire

D.1.1 Analyse du Sang

Avant analyse isotopique, les échantillons de sang complet ont été séchés à l'étuve à 50-60° Celsius pendant 48 heures. Une fois séchés les échantillons sont pesés (3 à5 mg) grâce à une microbalance et conservés à l'abri de l'air dans une capsule d'étain ultrapropre avant combustion dans un analyseur élémentaire (Euro Vector EA 3024) couplé à un spectromètre de masse isotopique (Micromass Isoprime). Les rapports du pourcentage de carbone sur l'azote ($\frac{C}{N}$) ont servi de contrôle qualité : si supérieurs à 3.7, les échantillons ont été délipidés avec un protocole au cyclohexane. Les lipides sont appauvris en ^{13}C par rapport aux protéines et aux hydrocarbones (DeNiro and Epstein, 1977), ce qui peut biaiser les valeurs mesurées. Toutefois, la faible teneur en lipides du sang ne nécessite pas, dans la plupart des cas, une extraction. La précision des mesures isotopiques, évaluée à partir de réplicats de standards internes (acetanilide, $\delta^{13}C = -27.5$ ‰ et $\delta^{15}N = 10.3$‰, 2 standards analysés tous les 23 échantillons), était de 0.15 ‰ et de 0.20 ‰ pour le carbone et l'azote respectivement.

D.1.2 Analyse des Dents

Chaque strie de croissance a été échantillonnée à l'aide d'un échantillonneur Micromill^{TM} (Intitut des Sciences de l'Évolution de Montpellier, Université de Montpellier 2) de sorte à obtenir 1 mg de dentine totale. Nous avons supposée chaque strie correspondre à un trimestre. Les valeurs en δ^{13}C et δ^{15}N de la fraction organique de la dentine brute ont été mesurée grâce à un analyseur élémentaire (EA-IRMS, Euro-Vector EA 3000) couplé à un spectromètre de masse (Optima-Micromass) à l'Université de Montpellier 2. Les erreurs de mesures associées étaient de 0.20 ‰ pour le carbone et l'azote.

La dentine totale a été analysée à cause des faibles quantités de matière récoltées pour chaque strie. La dentine brute est composée d'une fraction organique majoritaire et d'une fraction minérale. Afin de quantifier l'impact de cette fraction inorganique, Martin et al. (2011) ont comparé les valeurs isotopiques d'échantillons traités avec de l'acide et d'échantillons bruts, mais n'ont trouvé aucune différence ($\pm$0.02‰). Schulting et al. (2008) ont mesuré des rapports $\frac{C}{N}$ similaires entre la dentine brute et le collagen, avec toutefois une teneur moindre en carbone et en azote dans la dentine brute due probablement à la fraction minérale. Nous avons donc supposé l'impact de la fraction minérale négligeable. De plus, une étude récente ayant mis en évidence des effets potentiellement adverses des traitements à l'acide sur les %C, %N et $\frac{C}{N}$ (Brodie et al., 2011), aucun traitement n'a été effectué avant analyse isotopique.

En supposant que la dentine totale, dont la fraction organique est principalement du collagène et de l'eau (Moyes and Doidge, 1984), ait le même rapport $\frac{C}{N}$ que le collagène des os et des dents, des valeurs seuils de 2.9 et 3.6 du rapport $\frac{C}{N}$ ont été utilisées pour diagnostiquer une altération diagénétique des dents d'Éléphants de Mer (Ambrose, 1990). Ainsi, ce sont quelques 1,590 échantillons qui ont été analysés, mais 176 ont du être écartés suite à des rapports $\frac{C}{N}$ suspects. Notre échantillon final était donc composé de 1,414 valeurs isotopiques (1,115 issues de mâles et 299 de femelles) provenant de 67 individus (47 mâles et 20 femelles). La première valeur de δ^{15}N de chaque série temporelle a été écartée puisqu'elle correspond clairement à la période de lactation (Hobson and Sease, 1998; Martin et al., 2011) durant laquelle les jeunes Éléphants de mer "se nourrissent de leur mère" et ont une valeur élevée en δ^{15}N. Les données isotopiques issues des dents sont représentées sous forme synthétique sur le Graphique D.1.

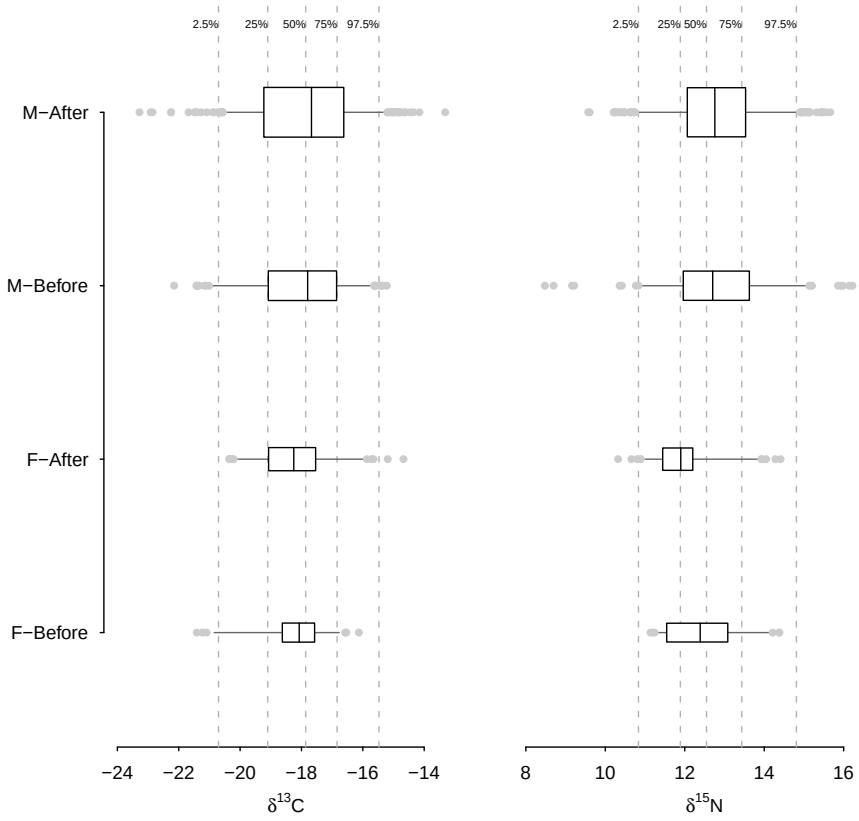


FIG. D.1 – Tukey plots des distributions valeurs isotopiques du carbone et de l'azote mesurées dans la dentine des Éléphants de Mer des îles Kerguelen. Des boîtes à moustaches pour les mâles (M-) et les femelles (F-) ayant vécu avant ou après le déclin de la population sont représentées. L'aire d'une boîte est proportionnelle à la taille de l'échantillon de l'année observées et comprend 50% des observations. Les points noirs à l'intérieur de chaque boîte symbolisent la signature isotopique moyenne, et la ligne noire, la médiane. Les points en gris représentent les observations les plus extrêmes définies selon Dümgen and Riedwyl (2007). Les lignes en pointillées marquent les percentiles du jeu de données complet.

D.2 Données Transversales

Tous les modèles ont été ajustés à l'aide du logiciel `winBUGS` (Lunn et al., 2000; Spiegelhalter et al., 2003) appelé depuis `R` (R Development Core Team, 2009) grâce au package `R2WinBUGS` (Sturtz et al., 2005). Des priors faiblement informatifs ont été utilisés : des distributions uniformes pour les déviations standards ; des distributions normales pour les paramètres sur l'échelle naturelle des données et des distributions Student à 7 degrés de liberté pour les paramètres sur l'échelle logit (Gelman, 2006; Gelman et al., 2008). La taille corporelle a été standardisée selon Gelman et al. (2008). Pour chaque modèle, trois chaînes de Markov ont été amorcées avec des valeurs initiales différentes. Aprés une période de "burn-in" ($40,000$ itérations) et un effeuillage des chaînes (1 valeur retenue tous les 10 itérations afin de limiter l'autocorrélation), nous avons jugé de la convergence des chaînes grâce au diagnostique de Gelman-Rubin (Cowles and Carlin, 1996) implémenté dans le package `coda` (Plummer et al., 2008). Par défaut, pour un paramètre donné, la moyenne de sa distribution *a posteriori* et son erreur standard associée ($\bar{\theta} \pm se$) sont rapportées, ou alors la moyenne et un intervalle de confiance à 95% : ${}_{\text{borne inferieure}}\bar{\theta}_{\text{borne superieure}}$ (Louis and Zeger, 2009).

D.3 Modèle à Point de Rupture Hiérarchique

D.3.1 Priors

Tous les modèles hiérarchiques ont été ajustés à l'aide du logiciel `winBUGS` (Lunn et al., 2000; Spiegelhalter et al., 2003) appelé depuis `R` (R Development Core Team, 2009) grâce au package `R2WinBUGS` (Sturtz et al., 2005). Des priors faiblement informatifs ont été utilisés : des distributions normales pour les paramètres sur l'échelle naturelle des données (α_1, α_2 et α_4) avec une large variance. Pour le paramètres reflétant l'âge au point de changement, une transformation logaritmique garantit des valeurs positives pour tous les $K_j^{\delta^{13}\text{C}}$ ou $K_j^{\delta^{15}\text{N}}$. Nous avons donc utilisé comme prior pour α_3 une distribution de Student à 7 degrés de liberté centrée sur 0 et de déviation standard égale à 10 (Gelman et al., 2008). Pour la matrice de variance-covariance, nous avons utilisé une décomposition de Cholesky (voir Annexe B) et des priors similaires à ceux de Chen and Dunson (2003) : des demi-normales de moyenne 0 et déviation standard 1.5 pour les $\gamma_{p\in[1:8]}$ de la matrice diagonale Γ ; et des normales de moyenne 0 et de déviation standard 0.5 pour les $\lambda_{p\in[2:8],q<p}$ de la matrice triangulaire inférieure L. Cette spécification induit des valeurs *a priori* raisonnables (c'est-à-dire entre 0 et 10) pour les paramètres de variances controllant les $a_{i,j}$ (voir Graphique B.2). Les valeurs inférieures à 5 sont favorisées, ce qui en fait un prior conservatif traduisant un scepticisme par rapport à de grandes différences entre les individus. Enfin, des priors uniformes ont été utilisés pour les déviations standards résiduelles (Gelman, 2006).

Trois chaînes de Markov ont été amorcées avec des valeurs initiales différentes. Aprés une période de "burn-in" (200,000 itérations) et un effeuillage des chaînes (1 valeur retenue toutes les 200 itérations afin de limiter l'autocorrélation), nous avons jugé de la convergence des chaînes grâce au diagnostique de Gelman-Rubin (Cowles and Carlin, 1996) implémenté dans le package `coda` (Plummer et al., 2008). Par défaut, pour un paramètre donné, la moyenne de sa distribution *a posteriori* et son erreur standard associée ($\bar{\theta} \pm se$) sont rapportées, ou alors la moyenne et un intervalle de confiance à 95% : ${}_{\text{borne inferieure}}\bar{\theta}_{\text{borne superieure}}$ (Louis and Zeger, 2009).

D.3.2 Sélection et Ajustement des Modèles

Il existe à l'heure actuelle plusieurs procédures pour sélectionner un modèles hiérarchiques Bayésiens, telles que le Critère d'Information de Déviance (Spiegelhalter et al., 2002; Barnett et al., 2010), mais il n'existe pas encore de consensus (Jordan, 2011). Nous avons choisi d'éviter le Critère d'Information de Déviance du fait des problèmes qui y sont associés (voir Spiegelhalter et al. (2002) et la discussion afférante). En fait, nous avons calculé le Critère d'Information de Déviance mais les résultats obtenus étaient incohérents[1] quant-au nombre effectif de paramètres estimés avec la décomposition de Cholesky (Tableau D.1).

Model	$\bar{D}$	$\hat{D}$	pD	DIC
8x8	3645	3662	−18	3627
2x4x4	3633	3591	41	3675
Null	4913	4671	242	5155

TAB. D.1 – Critère d'Information de Déviance (DIC). $\bar{D}$ est la moyenne *a posteriori* de la déviance du modèle, $\hat{D}$ est la déviance évaluée à la moyenne *a posteriori* des paramètres du modèle ; et pD est le nombre effectif de paramètres estimé pour le modèle. Le DIC est calculé par DIC $= 2 \times \bar{D} - \hat{D}$. Le nombre effectif de paramètres estimé était trop faible pour le modèle `2x4x4` et était incohérent, car négatif, pour le modèle `8x8`. Voir Spiegelhalter et al. (2002); Plummer (2008); Celeux et al. (2006) pour des discussions autour du DIC.

[1] Le Critère d'Information de Déviance n'est valide qu'avec des priors appartenant à la famille des distributions exponentielles (Spiegelhalter et al., 2002). Nous avons ici utilisé des distributions de Student qui n'appartiennent pas à cette famille.

Pour sélectionner un modèle nous avons utilisé une procédure par "Posterior Predictive Checks" (Gelman et al., 1996; Berkhof et al., 2003). Cette approche utilise la distribution *a posteriori* de l'ensemble des paramètres d'un modèle pour prédire des jeux de données hypothétiques qui sont ensuite comparés au jeu de données observé via des statistiques descriptives. Une statistique descriptive ($\mathbf{T_{obs}}$) est choisie de sorte à capturer un aspect des données pertinent à la question scientifique, puis est comparée à ses valeurs prédites par le modèle ($\mathbf{T_{rep}}$) pour obtenir une p_{value} :

$$p_{value} = Pr(\mathbf{T_{rep}} > \mathbf{T_{obs}}) \tag{D.1}$$

Une p_{value} proche de 0.5 traduit un bon ajustement du modèle aux données ($\mathbf{T_{rep}} \approx \mathbf{T_{obs}}$), alors qu'une valeur extrême (0 or 1) trahit un manque complet d'ajustement. Ainsi avec une statistique $\mathbf{T}$ soigneusement choisie, il est possible d'evaluer quel(s) aspect(s) des données sont pris en compte de manière satisfaisante par le modèle. Nous avons choisi la gamme de valeurs observées sur chaque série temporelle comme statistique descriptive avec l'idée que si un point de rupture était nécessaire pour décrire adéquatement cette série temporelle, la gamme des valeurs prédites devrait être sous-estimée par un modèle sans rupture. En effet, la pointe du bâton brisé serait raté par une simple régression linéaire d'où une sous-estimation systématique de la gamme de valeurs observées. Les "Posterior Predictive Checks" peuvent être utilisés pour évaluer si l'utilisation d'un modèle à point de rupture se justifie ou pour sélectionner la structure de la matrice de variance-covariance.

Nous avons testé 3 modèles différents : un modèle (hiérarchique) nul (dénoté `Null`) sans point de rupture mais avec ordonnées à l'origine et pentes variables, un modèle hiérarchique avec point de rupture pour les series de valeurs de δ^{13}C et δ^{15}N mais sans corrélation entre les deux éléments (dénoté `2x4x4`) ; et un modéle hiérarchique avec point de rupture où valeurs de δ^{13}C et δ^{15}N sont corrélées (dénoté `8x8`).

Model	δ^{13}C	δ^{15}N
8x8	0.85	0.73
2x4x4	0.84	0.69
Null	0.69	0.58

TAB. D.2 – Posterior Predictive Checks. La statistique descriptive utilisée est la gamme des valeurs observées. La p_{value} calculée correspond donc à la probabilité que la gamme des valeur prédites excède la gamme de valeurs observées. Le pourcentage d'individus dont $0.1 < p_{value} < 0.9$ est rapporté dans le tableau. L'utilisation d'un modèle à point de rupture diminue la proportion d'individus avec des p_{value} extrêmes : ce modèle est donc adéquat pour décrire la majorité des séries temporelles observées. En revanche, une structure de variance-covariance complexe n'a que peu de support statistique : les évolutions des valeurs en δ^{13}C ne sont pas corrélées à celles des valeurs de δ^{15}N.

Un modèle à point de rupture fournit donc une description adéquate des données isotopiques récoltées sur la dentine des Éléphants de Mer (Graphiques D.2 & D.3). Le modèle permet de lisser une majeure partie des variations visibles sur le Graphique D.2. Les quelques séries temporelles avec des patrons cycliques ne sont pas adéquement modéllisées mais le modèle à point de rupture reste néanmoins utile comme modèle global.

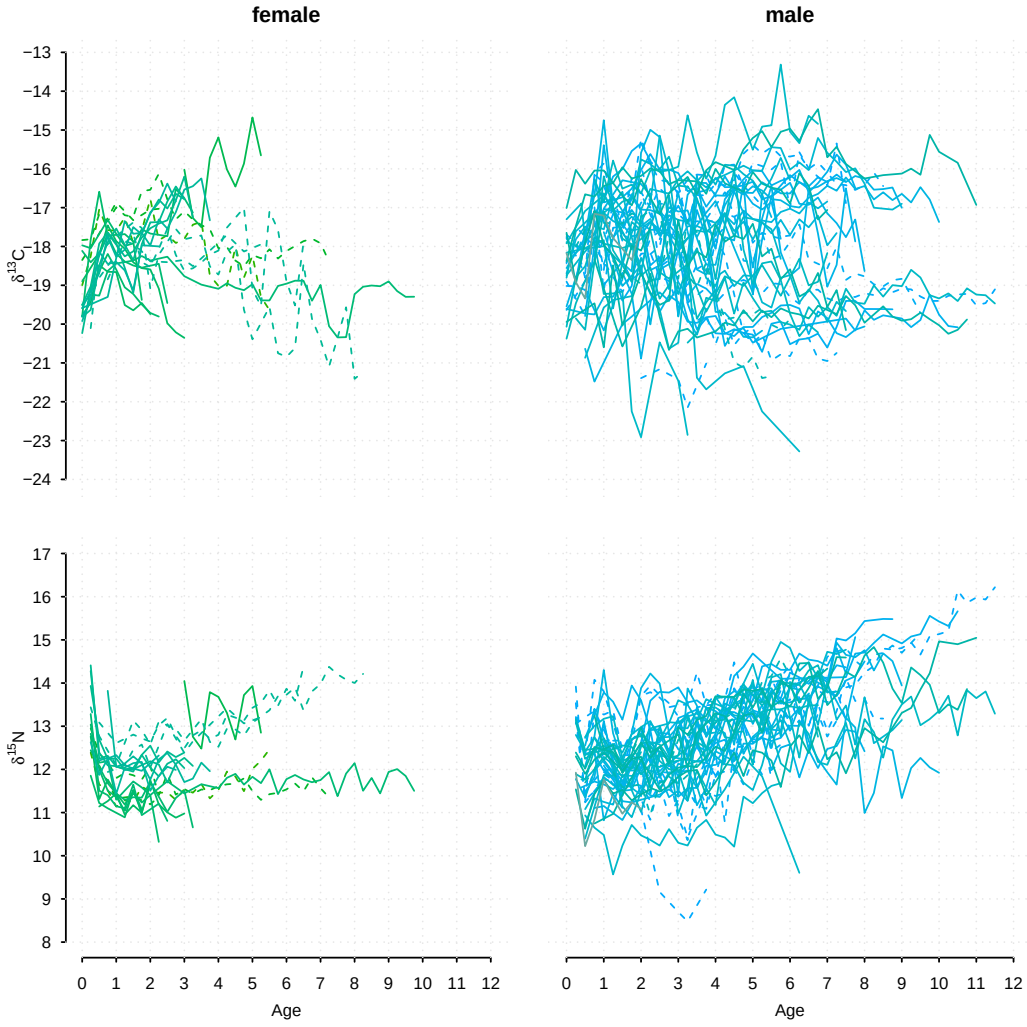


FIG. D.2 – 'Spaghetti plots' des données brutes des valeurs de $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$. Les lignes en pointillées représentent les animaux ayant vécu avant le déclin de la population et les lignes continues, les animaux ayant vécu après le déclin de la population.

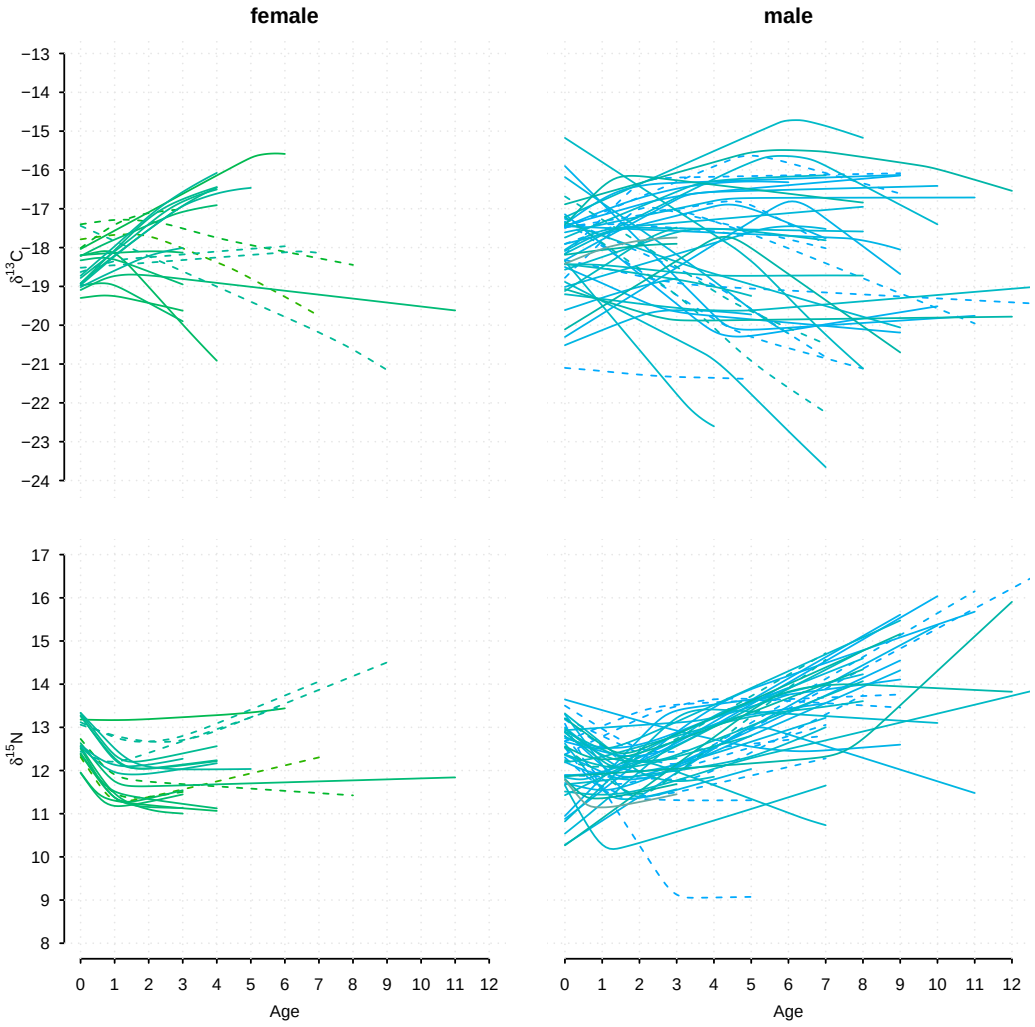


FIG. D.3 – 'Spaghetti plots' des valeurs prédites δ^{13}C et δ^{15}N par le modèle à point de rupture. Les lignes en pointillées représentent les animaux ayant vécu avant le déclin de la population et les lignes continues, les animaux ayant vécu après le déclin de la population.

D.4 Modèle Joint Point de Rupture/Survie

D.4.1 Priors

Tous les modèles hiérarchiques ont été ajustés à l'aide du logiciel `winBUGS` (Lunn et al., 2000; Spiegelhalter et al., 2003) appelé depuis `R` (R Development Core Team, 2009) grâce au package `R2WinBUGS` (Sturtz et al., 2005). Pour le modèle AFT, nous avons utilisé des distributions de Student pour les paramètres $\beta_{k\in[1:4]}$ (Gelman et al., 2008) et une distribution uniforme entre 0 et 10 pour le paramètre r. Trois chaînes de Markov ont été amorcées avec des valeurs initiales différentes. Aprés une période de "burn-in" (200,000 itérations) et un effeuillage des chaînes (1 valeur retenue toutes les 200 itérations afin de limiter l'autocorrélation), nous avons jugé de la convergence des chaînes grâce au diagnostique de Gelman-Rubin (Cowles and Carlin, 1996) implémenté dans le package `coda` (Plummer et al., 2008). Par défaut, pour un paramètre donné, la moyenne de sa distribution *a posteriori* et son erreur standard associée ($\bar{\theta} \pm se$) sont rapportées, ou alors la moyenne et un intervalle de confiance à 95% : $_{\text{borne inferieure}}\bar{\theta}_{\text{borne superieure}}$ (Louis and Zeger, 2009).

D.4.2 Vérification de l'Ajustement

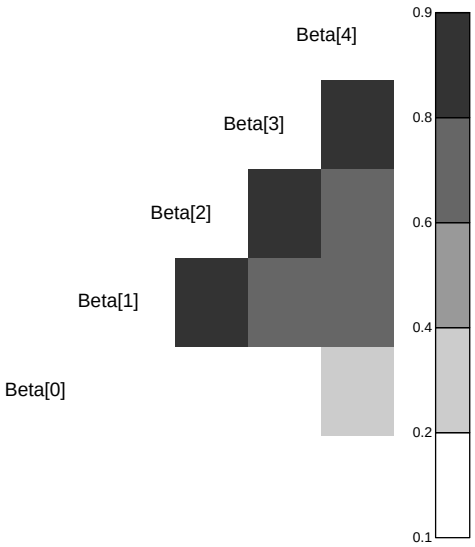


FIG. D.4 – Corrélations entre les différentes covariables inclus dans le modèle de survie "Accelerated Failure Time". Les fortes corrélations signifient que les paramètres ne sont pas indépendents les uns des autres. Une analyse plus minutieuse du problème montre que seul le paramètre β_4 covarie avec la longévité.

D.4.3 Stochastic Search Variable Selection

Du fait des fortes corrélations entre les paramètres $\beta_{k_{\in[1:4]}}$ du modèle joint point de rupture/survie (Figure D.4), nous avons utilisé une procédure dite "Stochastic Search Variable Selection" (O'Hara and Sillanpää, 2009) pour déterminer les paramètres les plus importants du modèle joint point de rupture/survie. Cette procédure est similaire à la régression "Spike-and-Slab" brièvement décrite dans l'Annexe C. Spécifiquement, un prior à mélange est donné pour chaque paramètre β : à chaque itération de l'échantillonneur de Gibbs, ce paramètre est inclus ou non dans le modèle avec une probabilité $p_{\text{prior inclusion}}$. Le pourcentage d'itérations où un paramètre β a effectivement été inclus dans le modèle approxime la probabilité *a posteriori* d'inclusion. Si cette dernière était supérieure à 0.80, il en a été déduit que le paramètre est important. Au vu du large support statistique du modèle joint point de rupture/Survie, nous avons considéré deux cas : $p_{\text{prior inclusion}}$ égale à 0.5 ou 0.8. Dans le premier cas, la probabilité *a priori* d'inclure au moins une des 4 covariables est de $1-(1-0.5)^4 = 0.9375$, et dans le second cas, elle est de $1-(1-0.8)^4 = 0.9984$. Les résultats sont rapportés dans le Tableau D.3.

Covariate	$p_{\text{prior inclusion}}$ 0.5	0.8	Interpretation
a_1	0.06	0.30	Valeur au point de rupture
a_2	0.15	0.46	Pente avant le point de rupture
a_3	0.41	0.75	Âge au point de rupture
a_4	0.83	0.96	Pente après le point de rupture

Tab. D.3 – Procédure de "Stochastic Search Variable Selection" pour identifier quel(s) paramètre(s) du modèle à point de rupture covarie(nt) avec la longévité chez les Éléphants de Mer mâles.

Cette analyse montre que le seul paramètre qui covarie réellement avec la longévité est a_4, c'est-à-dire la pente après le changement ontogénétique. C'est en effet le seul paramètre dont la probabilité *a posteriori* d'inclusion soit supérieure à la probabilité *a priori*. Comme dernière vérification, nous avons aussi calculé l' AIC_c du modèle de survie AFT avec seulement a_4 comme covariable. Cette valeur d'AIC_c est de 214.3, soit similaire au modèle complet ($\text{AIC}_\text{c} = 215.6$), ce qui confirme l'importance de la pente après le changement ontogénétique.

Code BUGS pour ajuster un modèle hiérarchique à point de rupture 8x8

```
model {
# Likelihood
 for ( i in 1:N ) {
  d13C[i] ~ dnorm(mu[i,1],tau[i,1])
  tau[i,1] <- X[ 1,i,1 ]*pow(sd.res[ 1,1 ],-2) +
              X[ 1,i,2 ]*pow(sd.res[ 1,2 ],-2)
  mu[i,1] <- a[ ind[i],1 ] + (Age[i] - K[ 1,ind[i] ]) *
            (a[ ind[i],2 ]*X[ 1,i,1 ] + a[ ind[i],4 ]*X[ 1,i,2 ])
  X[1,i,1] <- step(K[ 1,ind[i] ] - Age[i])
  X[1,i,2] <- step(Age[i] - K[ 1,ind[i] ])
  d15N[i] ~ dnorm(mu[ i,2 ],tau[ i,2 ])
  tau[i,2] <- X[ 2,i,1 ]*pow(sd.res[ 2,1 ],-2) +
              X[ 2,i,2 ]*pow(sd.res[ 2,2 ],-2)
  mu[i,2] <- a[ ind[i],5 ] + (Age[i] - K[ 2,ind[i] ]) *
            (a[ ind[i],6 ]*X[ 2,i,1 ] + a[ ind[i],8 ]*X[ 2,i,2 ])
  X[2,i,1] <- step(K[ 2,ind[i] ] - Age[i])
  X[2,i,2] <- step(Age[i] - K[ 2,ind[i] ])
 }
# Priors
 for ( i in 1:n.ind ) {
  K[1,i] <- exp(a[i,3])
  K[2,i] <- exp(a[i,7])
  for ( j in 1:8 ) {
   epsilon.a[i,j] ~ dnorm(0,1)
   a[i,j] <- alpha[j] + a.hat[i,j]
  }
  a.hat[i,1] <- sd.a[1]*epsilon.a[i,1]
  a.hat[i,2] <- sd.a[2]*(L.a[2,1]*epsilon.a[i,1] +
                epsilon.a[i,2])
  a.hat[i,3] <- sd.a[3]*(L.a[3,1]*epsilon.a[i,1] +
                L.a[3,2]*epsilon.a[i,2] + epsilon.a[i,3])
  a.hat[i,4] <- sd.a[4]*(L.a[4,1]*epsilon.a[i,1] +
                L.a[4,2]*epsilon.a[i,2] + L.a[4,3]*epsilon.a[i,3] +
                epsilon.a[i,4])
  a.hat[i,5] <- sd.a[5]*(L.a[5,1]*epsilon.a[i,1] +
                L.a[5,2]*epsilon.a[i,2] + L.a[5,3]*epsilon.a[i,3] +
                L.a[5,4]*epsilon.a[i,4] + epsilon.a[i,5])
  a.hat[i,6] <- sd.a[6]*(L.a[6,1]*epsilon.a[i,1] +
                L.a[6,2]*epsilon.a[i,2] + L.a[6,3]*epsilon.a[i,3] +
                L.a[6,4]*epsilon.a[i,4] + L.a[6,5]*epsilon.a[i,5] +
                epsilon.a[i,6])
  a.hat[i,7] <- sd.a[7]*(L.a[7,1]*epsilon.a[i,1] +
                L.a[7,2]*epsilon.a[i,2] + L.a[7,3]*epsilon.a[i,3] +
                L.a[7,4]*epsilon.a[i,4] + L.a[7,5]*epsilon.a[i,5] +
                L.a[7,6]*epsilon.a[i,6] + epsilon.a[i,7])
  a.hat[i,8] <- sd.a[8]*(L.a[8,1]*epsilon.a[i,1] +
                L.a[8,2]*epsilon.a[i,2] + L.a[8,3]*epsilon.a[i,3] +
```

```
                L.a[8,4]*epsilon.a[i,4] + L.a[8,5]*epsilon.a[i,5] +
                L.a[8,6]*epsilon.a[i,6] + L.a[8,7]*epsilon.a[i,7] +
                epsilon.a[i,8])
 }
# Hyperpriors
 L.a[2,1] ~ dnorm(0,4)
 L.a[3,1] ~ dnorm(0,4)
 L.a[3,2] ~ dnorm(0,4)
 L.a[4,1] ~ dnorm(0,4)
 L.a[4,2] ~ dnorm(0,4)
 L.a[4,3] ~ dnorm(0,4)
 L.a[5,1] ~ dnorm(0,4)
 L.a[5,2] <- -L.a[2,1]*L.a[5,1]
 L.a[5,3] <- -L.a[3,2]*L.a[5,2] - L.a[3,1]*L.a[5,1]
 L.a[5,4] <- -L.a[4,3]*L.a[5,3] - L.a[4,2]*L.a[5,2] - L.a[4,1]*L.a[5,1]
 L.a[6,1] <- 0
 L.a[6,2] ~ dnorm(0,4)
 L.a[6,3] <- -L.a[3,2]*L.a[6,2]
 L.a[6,4] <- -L.a[4,3]*L.a[6,3] - L.a[4,2]*L.a[6,2]
 L.a[6,5] ~ dnorm(0,4)
 L.a[7,1] <- 0
 L.a[7,2] <- 0
 L.a[7,3] ~ dnorm(0,4)
 L.a[7,4] <- -L.a[4,3]*L.a[7,3]
 L.a[7,5] ~ dnorm(0,4)
 L.a[7,6] ~ dnorm(0,4)
 L.a[8,1] <- 0
 L.a[8,2] <- 0
 L.a[8,3] <- 0
 L.a[8,4] ~ dnorm(0,4)
 L.a[8,5] ~ dnorm(0,4)
 L.a[8,6] ~ dnorm(0,4)
 L.a[8,7] ~ dnorm(0,4)

 for ( j in 1:2 ) {
  alpha[j] ~ dnorm(0,0.001) ; alpha[j+4] ~ dnorm(0,0.001) ;
  for ( i in 1:2 ) { sd.res[j,i] ~ dunif(0,10) }
 }
 alpha[3] ~ dt(0,0.01,7) ; alpha[7] ~ dt(0,0.01,7) ;
 alpha[4] ~ dnorm(0,0.001) ; alpha[8] ~ dnorm(0,0.001) ;
 for ( j in 1:8 ) { sd.a[j] ~ dnorm(0,0.45)I(0,) }
}
```

Code BUGS pour ajuster le modèle joint Point de Rupture/Survie (“Accelerated Failure Time”)

```
model {
  # Likelihood: Change Point
 for ( i in 1:N ) {
  d13C[i] ~ dnorm(mu[i],tau[i])
  tau[i] <- X[i,1]*pow(sd.res[1],-2) + X[i,2]*pow(sd.res[2],-2)
  mu[i] <- a[ ind[i],1 ] + (Age[i] - K[ind[i]]) * slope[i]
  slope[i] <- (a[ ind[i],2 ]*X[i,1] + a[ind[i],4]*X[i,2])
  X[i,1] <- step(K[ind[i]] - Age[i])
  X[i,2] <- step(Age[i] - K[ind[i]])
 }
  # Likelihood: Accelerated Failure Time model
 for ( i in 1:n.ind ) {
  Longevity[i] ~ dweib(r,nu[i])
  log(nu[i]) <- beta[1] + beta[2]*a.hat[i,1] + beta[3]*a.hat[i,2]
                        + beta[4]*a.hat[i,3] + beta[5]*a.hat[i,4]
 }
  # Priors: Change-Point model
 sd.res[1] ~ dunif(0,10) ; sd.res[2] ~ dunif(0,10)
 alpha[1] ~ dnorm(0,0.001) ; alpha[2] ~ dnorm(0,0.001)
 alpha[3] ~ dt(0,0.01,7) ;   alpha[4] ~ dnorm(0,0.001)
 for ( i in 1:n.ind ) {
  K[i] <- exp(a[i,3])
  for ( j in 1:4 ) {
   epsilon.a[i,j] ~ dnorm(0,1)
   a[i,j] <- alpha[j] + a.hat[i,j]
  }
  a.hat[i,1] <- sd.a[1]*epsilon.a[i,1]
  a.hat[i,2] <- sd.a[2]*(L.a[2,1]*epsilon.a[i,1] + epsilon.a[i,2])
  a.hat[i,3] <- sd.a[3]*(L.a[3,1]*epsilon.a[i,1] + L.a[3,2]*epsilon.a[i,2]
                         + epsilon.a[i,3])
  a.hat[i,4] <- sd.a[4]*(L.a[4,1]*epsilon.a[i,1] + L.a[4,2]*epsilon.a[i,2]
                         + L.a[4,3]*epsilon.a[i,3] + epsilon.a[i,4])
 }
  # Hyperpriors for the Choleski Decomposition of the Covariance Matrix
 L.a[2,1] ~ dnorm(0,4)
 L.a[3,1] ~ dnorm(0,4) ; L.a[3,2] ~ dnorm(0,4)
 L.a[4,1] ~ dnorm(0,4) ; L.a[4,2] ~ dnorm(0,4) ; L.a[4,3] ~ dnorm(0,4)
 for ( j in 1:4 ) { sd.a[j] ~ dnorm(0,0.45)I(0,) }
  # Priors: Accelerated Failure Time model
 beta[1] ~ dt(0,0.01,7)
 beta[2] ~ dt(0,0.04,7) ; beta[3] ~ dt(0,0.04,7)
 beta[4] ~ dt(0,0.04,7) ; beta[5] ~ dt(0,0.04,7)
 r ~ dunif(0,10) # shape parameter of the Weibull
} # End
```

Bibliographie

Aarestrup, K., F. Œkland, M. Hansen, D. Righton, P. Gargan, M. Castonguay, L. Bernatchez, P. Howey, H. Sparholt, M. Pedersen, and R. McKinley. 2009. Oceanic Spawning Migration of the European Eel *Anguilla anguilla*. Science **325** :1660. (Cited on page 5.)

Achen, C. 2002. Toward a New Political Methodology : Microfoundations and ART. Annual Review of Political Science **5** :423–450. (Cited on pages 53 and 105.)

Ainley, D., and L. Blight. 2009. Ecological Repercussions of Historical Fish Extraction from the Southern Ocean. Fish and Fisheries **10** :13–38. (Cited on pages 13, 31, 65, 76, 98 and 107.)

Ambrose, S. 1990. Preparation and Characterization of Bone and Tooth Collagen for Isotopic Analysis. Journal of Archaeological Science **17** :431–451. (Cited on page 130.)

An, L., and E. Ahmed. 2008. Improving the Performance of the Kurtosis Estimator. Computational Statistics and Data Analysis **52** :2669–2681. (Cited on page 49.)

Anderson, T., I. Olkin, and L. Underhill. 1987. Generation of Random Orthogonal Matrices. SIAM Journal on Scientific and Statistical Computing **8** :625–629. URL `http://statistics.stanford.edu/~ckirby/techreports/NSF/ANDNSF06.pdf`. (Cited on page 114.)

Ariew, A., and R. Lewontin. 2004. The Confusions of Fitness. British Journal of Philosophy of Science pages 347–363. (Cited on page 47.)

Arnbom, T., M. Fedak, and I. Boyd. 1997. Factors Affecting Maternal Expenditure in Southern Elephant Seals during Lactation. Ecology **78** :471–483. (Cited on pages 13, 29, 44, 47 and 54.)

Aubry, L., E. Cam, D. Koons, J. Monnat, and S. Parvard. 2011. Drivers of Age-Specific Survival in a Long-Lived Seabird : Contributions of Observed and Hidden Sources of Heterogeneity. Journal of Animal Ecology **80** :375–383. (Cited on page 94.)

Auerswald, K., M. Wittmer, A. Zazzo, R. Schäufele, and H. Schnyder. 2010. Biases in the Analysis of Stable Isotope Discrimination in Food Webs. Journal of Applied Ecology **47** :936–941. (Cited on pages 8 and 105.)

Authier, M., E. Cam, and C. Guinet. 2011*a*. Selection for Increased Body Length in Subantarctic Fur Seals Amsterdam Island. Journal of Evolutionary Biology **24** :607–616. (Cited on page 9.)

Authier, M., K. Delord, and C. Guinet. 2011*b*. Population Trends of Female Elephant Seals Breeding on the Courbet Peninsula, îles Kerguelen. Polar Biology **34** :319–328. (Cited on pages 114 and 117.)

Azzalini, A., 2009. sn : the Skew-Normal and Skew-t Distributions. (Cited on page 124.)

Bailleul, F., M. Authier, S. Ducatez, F. Roquet, J.-B. Charassin, Y. Cherel, and C. Guinet. 2010. Looking at the Unseen : Combining Bio-logging and Stable Isotopes to Reveal a Shift in the Ecological Niche of a Deep-Diving Predator. Ecography **33** :709–719. (Cited on pages 15, 33, 38, 42, 58, 85, 86 and 94.)

Bailleul, F., J.-B. Charassin, R. Ezraty, F. Girard-Ardhuin, C. McMahon, I. Field, and C. Guinet. 2007*a*. Southern Elephant Seals from Kerguelen Islands Confronted by Antarctic Sea Ice. Changes in Movements and in Diving Behaviour. Deep Sea Research Part II **54** :343–355. (Cited on pages 15, 38, 41, 42, 58, 60 and 94.)

Bailleul, F., J.-B. Charassin, P. Monestiez, F. Roquet, M. Biuw, and C. Guinet. 2007*b*. Successful Foraging Zones of Southern Elephant Seals from the Kerguelen Islands in Relation to Oceanographic Conditions. Philosophical Transactions of the Royal Society of London series B **362** :2169–2181. (Cited on page 15.)

Bakun, A. 2006. Fronts and Eddies as Key Structures in the Habitat of Marine Fish Larvae : Opportunity, Adaptive Response and Competitive Advantage. Scientia Marina **70** :105–122. (Cited on page 33.)

Balding, D., M. Weale, M. Richards, and M. Thomas. 2010. Genetic and Isotopic Analysis and the UK Border Agency. Significance **7** :58–61. (Cited on page 99.)

Barnard, J., R. McCulloch, and X. Meng. 2000. Modeling Covariance Matrices in Terms of Standard Deviations and Correlations, with Application to Shrinkage. Statistica Sinica **10** :1281–1311. (Cited on page 114.)

Barnett, A., N. Koper, A. Dobson, F. Schmiegelow, and M. Manseau. 2010. Using Information Criteria to Select the Correct Variance-Covariance Structure for Longitudinal Data in Ecology. Methods in Ecology and Evolution **1** :15–24. (Cited on pages 124 and 133.)

Beauplet, G., C. Barbraud, W. Dabin, C. Küssener, and C. Guinet. 2006. Age-Specific Survival and Reproductive Performances in Fur Seals : Evidence of Senescence and Individual Quality. Oikos **112** :430–441. (Cited on page 75.)

Beauplet, G., and C. Guinet. 2007. Phenotypic Determinants of Indivdiual Fitness in Female Fur Seals : Larger is Better. Proceedings of the Royal Society of London series B **274** :1877–1883. (Cited on page 88.)

Beckage, B., L. Joseph, P. Belisle, D. B. Wolfson, and W. J. Platt. 2007. Bayesian Change-Point Analyses in Ecology. New Phytologist **174** :456–467. (Cited on page 78.)

Beeton, M., and K. Pearson. 1901. On the Inheritance of the Duration of Life, and on the Intensity of Natural Selection in Man. Biometrika **1** :50–89. URL http://www.jstor.org/stable/2331672. (Cited on page 88.)

Belkin, I. 2009. Rapid Warming of Large Marine Ecosystems. Progress in Oceanography **81** :207–213. (Cited on page 104.)

Bell, C., H. Burton, M.-A. Lea, and M. Hindell. 2005. Growth of Female Elephant Seals *Mirounga leonina*. Polar Biology **28** :395–401. (Cited on page 45.)

Bellera, C., J. Hanley, L. Joseph, and P. Albertsen. 2008. Hierarchical Changepoint Models for Biochemical Markers Illustrated by Tracking Postradiotherapy Prostate-Specific Antigen Series in Men with Prostate Cancer. Annals of Epidemiology **18** :270–282. (Cited on page 78.)

Bentaleb, I., M. Fontugne, C. Descolas-Gros, C. Girardin, A. Mariotti, C. Pierre, C. Brunet, and A. Poisson. 1998. Carbon Isotopic Fractionation by Phytoplankton in the Southern Indian Ocean : Relationship between δ^{13}C of Particulate Organic Carbon and Dissolved Carbon Dioxide. Journal of Marine Systems **17** :39–58. (Cited on pages 35 and 46.)

Bergeron, P., R. Baeta, F. Pelletier, D. Réale, and D. Garant. 2011. Individual Quality : Tautology or Biological Reality ? Journal of Animal Ecology **80** :361–364. (Cited on page 2.)

Berkhof, J., I. van Mechelen, and A. Gelman. 2003. A Bayesian Approach to the Selection and Testing of Mixture Models. Statistica Sinica **13** :423–442. (Cited on pages 124 and 134.)

Berubé, C., M. Festa-Bianchet, and J. Jorgensson. 1999. Individual Differences, Longevity, and Reproductive Senescence in Big Horn Ewes. Ecology **80** :2554–2565. (Cited on page 88.)

Best, P., and D. Schell. 1996. Stable Isotopes in Southern Right Whale (*Eubalaena australis*) Baleen as Indicators of Seasonal Movements, Feeding and Growth. Marine Biology **124** :483–494. (Cited on pages 78 and 103.)

Biuw, M., L. Boehme, C. Guinet, M. Hindell, D. Costa, J.-B. Charassin, F. Roquet, M. Meredith, S. Thorpe, Y. Tremblay, B. McDonald, Y.-H. Park, S. Rintoul, N. Bindoff, M. Goebel, D. Crocker, P. Lovell, J. Nicholson, F. Monks, and M. Fedak. 2007. Variations in Behaviour and Condition of a Southern Ocean Top Predator in Relation to *in situ* Oceanographic Conditions. Proceedings of the National Academy of Sciences **104** :13705–13710. (Cited on pages 15 and 44.)

Blain, S., P. Tréguer, S. Belviso, E. Bucciarelli, M. Denis, S. Desabre, M. Fiala, V. Jézéquel, J. Le Fèvre, P. Mayzaud, J.-M. Marty, and S. Razouls. 2001. A Biogeographical Study of the Island Mass Effect in the Context of the Iron Hypothesis : Kerguelen Islands, Southern Ocean. Deep-Sea Research Part I **48** :163–187. (Cited on pages 34, 36, 45, 46, 56 and 59.)

Block, B., I. Jonsen, S. Jorgensen, A. Winship, S. Shaffer, S. Bograd, E. Hazen, D. Foley, G. Breed, A. Harrison, J. Ganong, A. Swithenbank, M. Castleton, H. Dewar, B. Mate, G. Shillinger, K. Schaefer, S. Benson, M. Weise, R. Henry, and D. Costa. 2011. Tracking Apex Marine Predator Movements in a Dynamic Ocean. Nature **475** :86–90. (Cited on page 5.)

Boggs, C. 1992. Resource Allocation : Exploring Connections between Foraging and Life History. Functional Ecology **6** :508–518. (Cited on pages 2, 3 and 4.)

Bolnick, D., R. Svänback, J. Fordyce, L. Yang, C. Hulsey, and M. Forister. 2003. The Ecology of Individuals : Incidence and Implications of Individual Specialization. American Naturalist **161** :1–28. (Cited on page 73.)

Bond, A., and A. Diamond. 2011. Recent Bayesian Stable-Isotope Mixing Models are highly Sensitive to Variation in Discrimination Factors. Ecological Applications **21** :1017–1023. (Cited on pages 8, 105 and 107.)

Bost, C.-A., C. Cotté, F. Bailleul, B. Charassin, C. Guinet, D. Ainley, and H. Weimerskirch. 2009*a*. The Importance of Oceanographic Fronts to Marine Birds and Mammals of the Southern Oceans. Journal of Marine Systems **78** :363–376. (Cited on page 59.)

Bost, C.-A., J.-B. Thiebot, D. Pinaud, Y. Cherel, and P. Trathan. 2009*b*. Where Do Penguins Go During the Inter-Breeding Period ? Using Geolocation to Track the Winter Dispersion of the Macaroni Penguin. Biology Letters **5** :473–476. (Cited on page 33.)

Box, G. 1990. Comment. Statistical Science **5** :448–449. (Cited on pages 10 and 11.)

Boyd, I., T. Walker, and J. Poncet. 1996. Status of Southern Elephant Seals at South Georgia. Antarctic Science **8** :237–244. (Cited on page 29.)

Bradburn, M., T. Clark, and D. Altman. 2003*a*. Survival Analysis Part II : Multivariate Data Analysis - an Introduction to Concept and Methods. British Journal of Cancer **89** :431–436. (Cited on page 89.)

Bradburn, M., T. Clark, and D. Altman. 2003*b*. Survival Analysis Part III : Choosing a Model and Assessing its Adequacy and Fit. British Journal of Cancer **89** :605–611. (Cited on pages 90 and 91.)

Bradshaw, C., M. Hindell, N. Best, K. Phillips, G. Wilson, and P. Nichols. 2003. You Are what You Eat : Describing the Foraging Ecology of Southern Elephant Seals (*Mirounga leonina*) using Blubber Fatty Acids. Proceedings of the Royal Statistical Society of London series B **270** :1283–1292. (Cited on page 106.)

Bradshaw, C., M. Hindell, M. Sumner, and K. Michael. 2004. Loyalty Pays : Potential Life History Consequences of Fidelity to Marine Foraging Regions by Southern Elephant Seals. Animal Behaviour **68** :1349–1360. (Cited on pages 65, 68, 80, 85 and 100.)

Brodie, C., M. Leng, J. Casford, C. Kendrick, J. Lloyd, Z. Yongqiang, and M. Bird. 2011. Evidence for Bias in C and N Concentrations and δ^{13}C Composition of Terrestrial and Aquatic Organic Materials Due to Pre-Analysis Acid Preparation Methods. Chemical Geology **282** :67–83. URL http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0009254111000222. (Cited on page 130.)

Brommer, J., L. Gustafsson, H. Pietiäinen, and J. Merilä. 2004. Single-Generation Estimates of Individual Fitness as Proxies for Long-Term Genetic Contribution. American Naturalist **163** :505–517. (Cited on page 47.)

Brommer, J., J. Merilä, and H. Kokko. 2002. Reproductive Timing and Individual Fitness. Ecology Letters **5** :802–810. (Cited on page 47.)

Browne, W., R. McCleery, B. Sheldon, and R. Pettifor. 2007. Using Cross-Classified Multivariate Mixed Response Models with Application to Life-History Traits in Great Tits (*Parus major*). Statistical Modelling **7** :217–238. (Cited on page 9.)

Budden, M., P. Havadas, L. Hoffman, and C. Pretz. 2007. Generating Valid 4×4 Correlation Matrices. Applied Mathematics E-Notes **7** :53–59. (Cited on page 114.)

Burnham, K., and D. Anderson. 2002. Model Selection and Multimodel Inference. A Practical Information-Theoretic Approach. 2nd edition. Springer. (Cited on page 10.)

Burnham, K., and D. Anderson. 2004. Understanding AIC and BIC in Model Selection. Sociological Methods and Research **33** :261–304. (Cited on pages 91 and 92.)

Burton, R., T. Arnbom, M. Bester, D. Vergani, and I. Wilkinson, 1997. Antarctic Communities - Species Structure and Survival, Chapter significant Differences in Weaning Mass of Southern Elephant Seals from Five sub-Antarctic Islands in Relation to Population Declines, pages 335–338 . Cambridge University Press. (Cited on pages 48, 56, 94 and 100.)

Cam, E., W. Link, E. Cooch, J.-Y. Monnat, and E. Danchin. 2002. Individual Covariation in Life-History Traits : Seeing the Trees Despite the Forests. American Naturalist **159** :96–105. (Cited on page 2.)

Cam, E., J.-Y. Monnat, and J. Hines. 2003. Long-Term Fitness Consequences of Early Conditions in the Kittiwake. Journal of Animal Ecology **72** :411–424. (Cited on page 94.)

Carleton, S., L. Kelly, R. Anderson-Sprecher, and C. Martìnez del Rio. 2008. Should We Use One-,or Multi-Compartement Models to Describe ^{13}C Incorporation Into Animal Tissues ? Rapid Communications in Mass Spectrophotometry **22** :3008–3014. (Cited on page 105.)

Carleton, S., and C. Martìnez del Rio. 2005. The Effect of Cold-Induced Increased Metabolic Rate on the Rate of ^{13}C and ^{15}N Incorporation in House Sparrows (*Passer domesticus*). Oecologia **144** :226–232. (Cited on page 39.)

Carlini, A., M. Márquez, G. Soave, V. Vergani, and P. Ronayne de Ferrer. 1994. Southern Elephant Seals, *Mirounga leonina* : Composition of Milk during Lactation. Polar Biology **14** :37–42. (Cited on page 94.)

Carlini, A., J. Negrete, G. Daneri, T. Rogers, M. Márquez, M. Ciaglia, and J. Mennucci. 2009. Immobilization of Adult Male Southern Elephant Seals (*Mirounga leonina*) during the Breeding and Molting Periods using a Tiletamine/Zolazepam Mixture and Ketamine. Polar Biology **32** :915–921. (Cited on page 102.)

Catul, V., M. Gauns, and P. Karappasamy. 2011. A Review on Mesopelagic Fishes belonging to Family Myctophidae. Reviews in Fish Biology and Fisheries **21** :339–354. (Cited on page 106.)

Caut, S., E. Angulo, and F. Courchamp. 2009. Variation in Discrimination Factors ($\Delta^{15}N$ and $\Delta^{13}C$) : the Effect of Diet Isotopic Values and Applications for Diet Reconstruction. Journal of Applied Ecology **46** :443–453. (Cited on pages 8, 35 and 105.)

Caut, S., E. Angulo, F. Courchamp, and J. Figuerola. 2010. Trophic Experiment to Estimate Isotope Discrimination Factors. Journal of Applied Ecology **47** :948–954. (Cited on page 8.)

Caut, S., S. Laran, E. Garcia-Hartmann, and K. Das. 2011. Stable Isotopes of Captive Cetaceans (Killer Whales and Bottlenose Dolphins). Journal of Experimental Biology **214** :538–545. (Cited on page 107.)

Celeux, G., F. Forbes, C. Robert, and D. Titterington. 2006. Deviance Information Criteria for Missing Data Models. Bayesian Analysis **1** :651–674. (Cited on pages 124 and 133.)

Chalmers, A. 2006. What is This Thing Called Science ? 3rd edition. Open University Press. (Cited on page 10.)

Chen, Z., and D. Dunson. 2003. Random Effects Selection in Linear Mixed Models. Biometrics **59** :762–769. (Cited on pages 114 and 132.)

Cherel, Y., S. Ducatez, C. Fontaine, P. Richard, and C. Guinet. 2008. Stable Isotopes Reveals the Trophic Position and Mesopelagic Diet of Female Southern Elephant Seals Breeding on the Kerguelen Islands. Marine Ecology Progress Series **370** :239–247. (Cited on pages 58, 87, 102 and 106.)

Cherel, Y., C. Fontaine, P. Richard, and J. Labat. 2010. Isotopic Niches and Trophic Levels of Myctophid Fishes and their Predators in the Southern Ocean. Limnology and Oceanography **55** :324–332. (Cited on page 58.)

Cherel, Y., and K. Hobson. 2007. Geographical Variation in the Carbon Stable Isotope Signatures of Marine Predators : a Tool to Investigate Their Foraging Areas in the Southern Ocean. Marine Ecology Progress Series **329** :281–287. (Cited on pages 36 and 59.)

Cherel, Y., K. Hobson, C. Guinet, and C. Vanpe. 2007. Stable Isotopes Document Seasonal Changes in Trophic Niches and Winter Foraging Individual Specialization in Diving Predators from the Southern Ocean. Journal of Animal Ecology **76** :826–836. (Cited on pages 36 and 98.)

Cherel, Y., L. Kernaléguen, P. Richard, and C. Guinet. 2009. Whisker Isotopic Signature Depicts Migration Patterns and Multi-Year Intra- and Inter-Individual Foraging Strategies in Fur Seals. Biology Letters **5** :830–832. (Cited on pages 75, 78 and 103.)

Choquet, R., A. Viallefont, L. Rouan, K. Gaanoun, and J. Gaillard. 2011. A Semi-Markov Model to Assess Reliably Survival Patterns from Birth to Death in Free-Ranging Populations. Methods in Ecology and Evolution **in press** :–. (Cited on page 89.)

Clark, T., M. Bradburn, S. Love, and D. Altman. 2003. Survival Analysis Part IV : Basic Concepts and First Analyses. British Journal of Cancer **89** :232–238. (Cited on page 89.)

Cole, L. 1954. The Population Consequences of Life-History Phenomena. The Quaterly Review of Biology **29** :103–137. (Cited on page 2.)

Condit, R., B. Le Boeuf, P. Morris, and M. Sylvan. 2007. Estimating Population Size in Asynchronous Aggregations : a Bayesian Approach and Test with Elephant Seal Censuses. Marine Mammal Science **23** :834–855. (Cited on pages 21, 26 and 28.)

Cooch, E., E. Cam, and W. Link. 2002. Occam's Shadow : Levels of Analysis in Evolutionary-Ecology – Where to Next ? Journal of Applied Statistics **29** :19–48. (Cited on page 2.)

Correia, A., F. Barros, and A. Sial. 2011. Stock Discrimination of European Conger Eel (*Conger conger* L.) using Otolith Stable Isotope Ratios. Fisheries Research **108** :88–94. (Cited on page 75.)

Cowles, M., and B. Carlin. 1996. Markov Chain Monte Carlo Convergence Diagnostics : a Comparative Review. Journal of the American Statistical Association **91** :883–904. (Cited on pages 113, 124, 132, 133 and 138.)

Cox, D. 1972. Regression Models and Life Tables. Journal of the Royal Statistical Society of London Serie B **34** :187–220. (Cited on page 89.)

Da-Silva, C., A. Gomes, E. Martins, V. Bonato, and S. dos Reis. 2008. A Bayesian Change-Point Model for Describing Partial Semelparity of a Neotropical Didelphid Marsupial. Review of Brazilian Biometry **26** :31–44. (Cited on page 78.)

Darlington, R. 1970. Is Kurtosis Really "Peakedness" ? American Statistician **24** :19–22. URL http://www.jstor.org/stable/2681925. (Cited on pages 51, 61 and 124.)

Davis, R., L. Fuiman, T. Williams, S. Collier, W. Hagey, S. Kanatous, S. Kohin, and M. Horning. 1999. Hunting Behavior of a Marine Mammal Beneath the Antarctic Fast Ice. Science **283** :993–996. (Cited on page 5.)

de Bruyn, P., C. Tosh, M. Bester, E. Cameron, T. McIntyre, and I. Wilkinson. 2011. Sex at Sea : Alternative Mating System in an Extremely Polygynous Mammal. Animal Behaviour **82** :445–451. (Cited on page 65.)

DeNiro, M., and S. Epstein. 1977. Mechanism of Carbon Isotope Fractionation associated with Lipid-Synthesis. Science **197** :261–263. (Cited on pages 94, 121 and 129.)

DeNiro, M., and S. Epstein. 1978. Influence of Diet on the Distribution of Carbon Isotopes in Animals. Geochimica et Cosmochimica Acta **42** :495–506. (Cited on page 6.)

DeNiro, M., and S. Epstein. 1981. Influence of Diet on the Distribution of Narbon Isotopes in Animals. Geochimica et Cosmochimica Acta **45** :341–351. (Cited on page 6.)

Dennis, B., 2004. The Nature of Scientific Evidence, Chapter 11 - Statistics and the Scientific Method in Ecology, pages 327–360 . The University of Chicago Press. (Cited on page 110.)

Dennis, B., and A. Ellison. 2010. A Reply to Millspaugh and Gitzen. Frontiers in Ecology and the Environment **8** :515–516. (Cited on page 110.)

Depew, D. 2010. Is Evolutionary Biology Infected with Invalid Teleological Reasoning ? Philosophy and Theory in Biology **2** :e105. URL http://hdl.handle.net/2027/spo.6959004.0002.005. (Cited on page 4.)

Descamps, S., S. Boutin, D. Berteaux, and J.-M. Gaillard. 2006. Best Squirrels Trade a long Life for an early Reproduction. Proceedings of the Royal Statistical Society London Series B **273** :2369–2374. (Cited on page 88.)

Dragon, A., A. Bar-Hen, P. Monestiez, and C. Guinet, 2011*a*. Comparative Analysis of Methods for Inferring Successful Foraging Areas from Argos and GPS Tracking Data. unpublished manuscript, Centre d'Études Biologiques de Chizé. (Cited on page 37.)

Dragon, A., S. Marchand, M. Authier, C. Cotté, S. Blain, and C. Guinet, 2011*b*. The Kerguelen Plateau - Marine Ecosystem and Fisheries, Chapter insights of the Spatio-Temporal Productivity Distribution in the Indian Southern Ocean Provided by Satellite Observations, pages 57–67 . Société Française d'Ichtyologie. (Cited on page 60.)

Dragon, A., P. Monestiez, A. Bar-Hen, and C. Guinet. 2010. Linking Foraging Behaviour to Physical Oceanographic Structures : Southern Elephant Seals and Mesoscale Eddies East of Kerguelen Islands. Progress in Oceanography **87** :61–71. (Cited on pages 58 and 102.)

Ducatez, S., S. Dalloyau, P. Richard, C. Guinet, and Y. Cherel. 2008. Stable Isotopes Document Winter Trophic Ecology and Maternal Investment of Adult Female Southern Elephant Seals (*Mirounga leonina*) Breeding at the Kerguelen Islands. Marine Biology **155** :413–420. (Cited on pages 48, 49, 56, 64 and 98.)

Dümgen, L., and H. Riedwyl. 2007. On Fences and Asymmetry in Box-and-Whiskers Plots. American Statistician **61** :356–359. (Cited on pages 50 and 131.)

Dunson, D., 2009. Bayesian Nonparametrics, Chapter 7 - Nonparametric Bayes Applications to Biostatistics, pages 223–273 . Cambridge University Press. (Cited on page 107.)

Eder, E., M. Lewis, C. Campagna, and P. Koch. 2010. Evidence of Demersal Foraging from Stable Isotope Analysis of Juvenile Elephant Seals from Patagonia. Marine Mammal Science **26** :430–442. (Cited on pages 102 and 106.)

Edmonds, J., and W. Fletcher. 1997. Stock Discrimination of Pilchards *Sardinops sagax* by Stable Isotope Ratio Analysis of Otolith Carbonate. Marine Ecology Progress Series **152** :241–247. (Cited on page 75.)

Edney, E., and R. Gill. 1968. Evolution of Senescence and Specific Longevity. Nature **220** :281–282. (Cited on page 95.)

Efron, B. 1979. Bootstrap Methods : Another Look at the Jackknife. Annals of Statistics **7** :1–26. URL `http://projecteuclid.org/euclid.aos/1176344552`. (Cited on page 10.)

Efron, B. 2010. The Future of Indirect Evidence. Statistical Science **25** :145–157. (Cited on page 110.)

Ellison, A. 2004*a*. Bayesian Inference in Ecology. Ecology Letters **7** :509–520. (Cited on page 110.)

Ellison, A., 2004*b*. The Nature of Scientific Evidence, Chapter 11 - Statistics and the Scientific Method in Ecology (commentary), pages 362–367 . The University of Chicago Press. (Cited on pages 9 and 110.)

Ellison, A., and B. Dennis. 2010. Paths to Statistical Fluency for Ecologists. Frontiers in Ecology and the Environment **8** :362–370. (Cited on pages 8, 10 and 110.)

Estrada, J., A. Rice, L. Natanson, and G. Skomal. 2006. Use of Isotopic Analysis of Vertebrae in Reconstructing Ontogenetic Feeding Ecology in White Sharks. Ecology **87** :829–834. (Cited on page 76.)

Fagerland, M., and L. Sandvik. 2009. The Wilcoxon-Mann-Whitney Test under Scrutiny. Statistics in Medicine **28** :1487–1497. (Cited on page 10.)

Field, I., C. Bradshaw, H. Burton, and M. Hindell. 2007*a*. Differential Resource Allocation Strategies in Juvenile Elephant Seals in the Highly Seasonal Southern Ocean. Marine Ecology Progress Series **331** :281–290. (Cited on page 59.)

Field, I., C. Bradshaw, H. Burton, M. Sumner, and M. Hindell. 2005. Resource Partitioning through Oceanic Segregation of Foraging Juvenile Southern Elephant Seals. Oecologia **142** :127–135. (Cited on page 107.)

Field, I., C. Bradshaw, J. van den Hoff, H. Burton, and M. Hindell. 2007*b*. Age-Related Shifts in the Diet Composition of Southern Elephant Seals Expand Overall Foraging Niche. Marine Biology **150** :1441–1452. (Cited on pages 86 and 106.)

France, R. 1995. ^{13}Carbon Enrichment in Benthic Compared to Planktonic Algae : Foodweb Implications. Marine Ecology Progress Series **124** :307–312. (Cited on pages 7 and 104.)

Francois, R., M. A. Altabet, R. Goericke, D. McCorkle, C. Brunet, and A. Poisson. 1993. Changes in the δ^{13}C of Surface Water Particulate Organic Matter across the Subtropical Convergence in the SW Indian Ocean. Global Geochimical Cycles **7** :627–644. (Cited on page 46.)

Freese, J., 2008. Intergenerational Caregiving, Chapter the Problem of Predictive Promiscuity in Deductive Applications of Evolutionary Reasoning to Intergenerational Transfers : Three Cautionary Tales, pages 45–78 . Urban Institute Press. (Cited on page 105.)

Fry, B. 2006. Stable Isotope Ecology. 1st edition. Springer. (Cited on pages 6 and 8.)

Fry, B., W. Jeng, R. Scalan, P. Parker, and J. Baccus. 1978. $\delta^{13}C$ Food Web Analysis of a Texas Sand Dune Community. Geochimica et Cosmochimica Acta **42** :1299–1302. (Cited on page 6.)

Fúquene, J., 2011. Heavy Tailed Prior : an Alternative to the Non-Informative Priors in the Estimation of Proportions on Small Areas. Article, University of California Santa Cruz. URL `http://arxiv.org/PS_cache/arxiv/pdf/1107/1107.2724v1.pdf`. (Cited on page 111.)

Fúquene, J., J. Cook, and L. Pericchi. 2009. A Case for Robust Bayesian Priors with Applications to Clinical Trials. Bayesian Analysis **4** :817–846. URL `ba.stat.cmu.edu/journal/2009/vol04/issue04/fuquene.pdf`. (Cited on pages 111 and 113.)

Gaillard, J.-M., , A. Loison, M. Festa-Bianchet, N. Yoccoz, and E. Solberg, 2003. Life Span : Evolutionary, Ecological, and Demographic Perspectives, Chapter ecological correlates of life span in populations of large herbivorous mammals, pages 39–56 . The Population Council. (Cited on page 96.)

Gaillard, J.-M., M. Festa-Bianchet, D. Delorme, and J. Jorgensen. 2000. Body Mass and Individual Fitness in Female Ungulates : Bigger is not always Better. Proceedings of the Royal Society of London Series B **267** :471–477. (Cited on page 88.)

Galimberti, F., and L. Boitani. 1999. Demography and Breeding Biology of a Small, Localized Population of Southern Elephant Seals (*Mirounga Leonina*). Marine Mammal Science **15** :159–178. (Cited on page 29.)

Galimberti, F., L. Boitani, and I. Sanvito. 2002. Measure of reeding Inequality : a Case Study in Southern Elephant Seals. Canadian Journal of Zoology **80** :1240–1249. (Cited on page 88.)

Galimberti, F., and S. Sanvito. 2001. Modelling Female Haul-Out in Southern Elephant Seal *Mirounga leonina*. Aquatic Mammals **27** :92–104. (Cited on pages 21, 26, 28 and 29.)

Galimberti, F., S. Sanvito, C. Braschi, and L. Boitani. 2007. The Costs of Success : Reprodcutive Effort in Male Southern Elephant Seals (*Mirounga leonina*). Behavioural Ecology and Sociobiology **62** :159–171. (Cited on pages 88 and 95.)

Gannes, L., D. O'Brien, and C. Martinez del Rio. 1997. Stable Isotopes in Animal Ecology : Assumptions, Caveats and a Call for Laboratory Experiments. Ecology **78** :71–76. (Cited on pages 8 and 105.)

Gao, F., J. Miller, C. Xiong, J. Beiser, M. Gordon, and The Ocular Hypertension Treatment Study (OHTS) Group. 2011. A Joint-Modelling Approach to Assess the Impact of Biomarker Variability on the Risk of Developing Clinical Outcome. Statistical Methods and Applications **20** :83–100. (Cited on page 103.)

Gelman, A. 2003. A Bayesian Formulation of Exploratory Data Analysis and Goodness-of-Fit Testing. International Statistical Review **71** :369–382. (Cited on page 124.)

Gelman, A. 2006. Prior Distributions for Variance Parameters in Hierarchical Models (Comment on Article by Browne and Draper). Bayesian Analysis **1** :515–534. (Cited on pages 111, 113, 124 and 132.)

Gelman, A. 2008. Scaling Regression Inputs by Dividing by Two Standard Deviations. Statistics in Medicine **27** :2865–2873. (Cited on pages 44 and 124.)

Gelman, A. 2010. Bayesian Statistics Then and Now. Statistical Science **25** :162–165. (Cited on page 10.)

Gelman, A., J. Carlin, H. Stern, and D. Rubin. 2003. Bayesian Data Analysis. 2nd edition. Chapman & Hall\CRC. (Cited on pages 11 and 109.)

Gelman, A., and J. Hill. 2007. Data Analysis Using Regression and Multilevel-Hierarchical Models. 1st edition. Cambridge University Press. (Cited on pages 11, 23, 64, 114 and 125.)

Gelman, A., A. Jakulin, M. Grazia Pittau, and Y.-S. Su. 2008. A Weakly Informative Default Prior Distribution for Logistic and Other Regression Models. The Annals of Applied Statistics **2** :1360–1383. (Cited on pages 111, 113, 124, 132 and 138.)

Gelman, A., X.-L. Meng, and H. Stern. 1996. Posterior Predictive Assessment of Model Fitness via Realized Discrepancies. Statistica Sinica **6** :733–807. (Cited on pages 124 and 134.)

Gelman, A., and I. Pardoe. 2006. Bayesian Measures of Explained Variance and Pooling in Multilevel (Hierarchical) Models. Technometrics **48** :241–251. (Cited on page 61.)

Gelman, A., and C. Shalizi, 2010. Philosophy and the Practice of Bayesian Statistics. Working paper, Department of Statistics and Department of Political Science, Columbia University. URL `http://www.stat.columbia.edu/~gelman/research/unpublished/philosophy.pdf`. (Cited on page 11.)

Gelman, A., Y. Su, M. Yajima, J. Hill, M. Pittau, J. Kerman, and T. Zheng, 2011. arm : Data Analysis Using Regression and Multilevel-Hierarchical Models. URL `http://cran.r-project.org/web/packages/arm`. (Cited on page 122.)

Gelman, A., and F. Tuerlinckx. 2000. Type-S Error Rates for Classical and Bayesian Single and Multiple Comparison Procedures. Computational Statistics **15** :373–390. (Cited on pages 45, 105 and 122.)

Ghosh, P., P. Gill, S. Muthukumarana, and T. Swartz. 2010. A Semi-Parametric Bayesian Approach to Network Modelling using Dirichlet Process Prior Distributions. Australian and New Zealand Journal of Statistics **52** :289–302. (Cited on page 107.)

Ghosh, P., and F. Vaida. 2007. Random Changepoint Modelling of HIV Immunologic Responses. Statistics in Medicine **26** :2074–2087. (Cited on page 78.)

Gill, J. 2009. Bayesian Methods. A Social and Behavioural Sciences Approach. 2nd edition. Chapman & Hall/CRC. (Cited on pages 11 and 109.)

Glymour, C. 1998. What Went Wrong ? Reflections on Science by Observation and the Bell Curve. Philosophy of Science **65** :1–32. (Cited on page 31.)

Gompertz, B. 1825. On the Nature of the Function Expressive of the Law of Human Mortality, and on a New Mode of Determining the Value of Life Contingencies. Philosophical Transactions of the Royal Society of London **115** :513–583. URL `http://www.jstor.org/stable/107756`. (Cited on page 88.)

Gould, S., and R. Lewontin. 1979. The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm : a Critique of the Adaptationist Programme. Proceedings of the Royal Society of London series B **205** :581–598. (Cited on page 4.)

Green, A. 2001. Mass \Length Residuals : Measures of Body Condition or Generators of Spurious Results. Ecology **82** :1473–1483. (Cited on page 54.)

Guinet, C. 1992. Comportement de Chasse des Orques *Orcinus orca* autour des Îles Crozet. Canadian Journal of Zoology **70** :1656–1667. (Cited on page 58.)

Guinet, C., P. Jouventin, and H. Weimerskirch. 1999. Recent Population Change of the Southern Elephant Seal at Îles Crozet and Îles Kerguelen : the End of the Decrease ? Antarctic Science **11** :193–197. (Cited on pages 13, 17, 20, 31 and 76.)

Guo, X., and B. Carlin. 2004. Separate and Joint Modeling of Longitudinal and Event Time Data Using Standard Computer Packages. The American Statistician **58** :1–9. (Cited on pages 89 and 103.)

Gurrin, L., K. Scurrah, and M. Hazelton. 2005. Tutorial in Biostatistics : Spline Smoothing with Linear Mixed Models. Statistics in Medicine **24** :3361–3381. (Cited on page 28.)

Hall, C., R. Lipton, M. Sliwinski, and W. Stewart. 2000. A Change Point Model for Estimating the Onset of Cognitive Decline in Preclinical Alzheimer's Disease. Statistics in Medicine **19** :1555–1566. (Cited on page 78.)

Hamel, S., S. Côté, J. Gaillard, and M. Festa-Bianchet. 2009. Individual Variation in Reproductive Costs of Reproduction : High-Quality Females Always Do Better. Journal of Animal Ecology **78** :143–151. (Cited on page 88.)

Hamel, S., J. Gaillard, N. Yoccoz, A. Loison, C. Bonenfant, and S. Descamps. 2010. Fitness Costs of Reproduction Depend on Life Speed : Empirical Evidence from Mammalian Populations. Ecology Letters **13** :915–935. (Cited on page 88.)

Hart, K., and I. Fujisaki. 2010. Satellite Tracking Reveals Habitat Use by Juvenile Green Sea Turtle *Chelonia mydas* in the Everglades, Florida, USA. Endangered Species Research **11** :221–232. (Cited on page 5.)

Hays, G., S. Fossette, K. Katselidis, P. Mariani, and G. Schofield. 2010. Ontogenetic Development of Migration : Lagrangian Drift Trajectories Suggest a New Paradigm for Sea Turtles. Interface **7** :1319–1327. (Cited on page 107.)

Hebblewhite, M., and D. Haydon. 2010. Distinguishing Technology from Biology : a Critical Review of the Use of GPS Telemetry Data in Ecology. Philosophical Transactions of the Royal Society London series B **365** :2303–2312. (Cited on page 5.)

Hénaux, V., L. Powell, K. Hobson, C. Nielsen, and M. LaRue. 2011. Tracking Large Carnivore Dispersal using Isotopic Clues in Claws : an Application to Cougars across the Great Plains. Methods in Ecology and Evolution . (Cited on pages 10 and 104.)

Henderson, R., P. Diggle, and A. Dobson. 2000. Joint Modelling of Longitudinal Measurements and Event-Time Data. Biostatistics **1** :465–480. (Cited on page 89.)

Henderson, R., M. Jones, and J. Stare. 2001. Accuracy of Point Predictions in Survival Analysis. Statistics in Medicine **20** :3083–3096. (Cited on page 95.)

Higgins, J., and D. Spiegelhalter. 2002. Being Skeptical about Meta-Analyses : a Bayesian Perspective on Magnesium Trials in Myocardial Infarction. International Journal of Epidemiology **31** :96–104. (Cited on page 23.)

Hilderbrand, D. 1971. Kurtosis Measures Bimodality ? American Statistician **25** :42–43. URL `http://www.jstor.org/stable/2682213`. (Cited on pages 51, 61 and 124.)

Hilton, G., D. Thompson, P. Sagar, R. Cuthbert, Y. Cherel, and S. Bury. 2006. A Stable Isotopic Investigation into the Causes of Decline in a Sub-Antarctic Predator, the Rockhopper Penguin *Eudyptes chrysocome*. Global Change Biology **12** :611–625. (Cited on pages 76 and 105.)

Hindell, M., M. Bryden, and H. Burton. 1994. Early Growth and Milk-Composition in Southern Elephant Seals (*Mirounga-Leonina*). Australian Journal of Zoology **14** :723–732. (Cited on page 94.)

Hindell, M., and H. Burton. 1988. Seasonal Haul-Out Patterns of the Southern Elephant Seal (*Mirounga leonina* L.) at Macquarie Island. Journal of Mammalogy **69** :81–88. (Cited on page 29.)

Hindell, M., D. Slip, and H. Burton. 1991. The Diving ehaviour of dult ale and emale outhern lephant eals, *Mirounga leonina* (Pinnipedia : Phocidae). Australian Journal of Zoology **39** :595–619. (Cited on page 11.)

Hobson, K., J. Piatt, and J. Pitocchelli. 1994. Using Stable Isotopes to Determine Seabird Trophic Relationships. Journal of Animal Ecology **63** :786–798. (Cited on page 7.)

Hobson, K., and J. Sease. 1998. Stable Isotope Analyses of Tooth Annuli Reveal Temporal Dietary Records : an Example Using Steller Sea Lions. Marine Mammal Science **14** :116–129. (Cited on pages 75, 76, 85, 86, 94 and 130.)

Hobson, K., L. Wassenaar, and O. Taylor. 1999. Stable Isotope (δD and $\delta^{13}C$) are Geographic Indicators of Natal Origins of Monarch Butterflies in Eastern North America. Oecologia **120** :397–404. (Cited on page 35.)

Hodges, J., and M. Clayton. 2011. Random Effects : Old and New. Statistical Science **XX** :XX–XX. URL http://www.biostat.umn.edu/~hodges/Hodges-ClaytonREONsubToStatSci.pdf. (Cited on page 23.)

Horrocks, J., and M. van Den Heuvel. 2009. Prediction of Pregnancy : a Joint Model for Longitudinal and Binary Data. Bayesian Analysis **4** :523–538. (Cited on page 103.)

Hovestadt, T., and P. Nowicki. 2008. Process and Measurement Errors in Population Size : their Mutual Effects on Precision and Bias of Estimates for Demographic Parameters. Biodiversity and Conservation **17** :3417–3429. (Cited on page 20.)

Irvine, L., M. Hindell, J. van den Hoff, and H. Burton. 2000. The Influence of Body Size on Duration of Underyearling Southern Elephant Seals (*Mirounga leonina*). Journal of Zoology London **251** :463–471. (Cited on page 107.)

Ishwaran, H., U. Logalur, and J. Rao. 2010. spikeslab : Prediction and Variable Selection using Spike and Slab Regression. The R Journal **2** :68–73. (Cited on pages 42 and 122.)

Ishwaran, H., and J. Rao. 2005. Spike and Slab Variable Selection : Bayesian and Frequentist Strategies. Annals of Statistics **33** :730–773. (Cited on page 42.)

Jackson, A., R. Inger, A. Parnell, and S. Bearhop. 2011. Comparing Isotopic Niche Widths among and within Communities : SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. Journal of Animal Ecology **80** :595–602. (Cited on pages 10 and 104.)

Jaeger, A., 2009. Étude isotopique des variations saisonnière et à long term de l'écologie alimentaire des oiseaux marins de l'océan austral. Phd thesis, Centre d'Études Biologiques de Chizè - Université de Paris 6. (Cited on pages 7 and 105.)

Jaeger, A., V. Lecomte, H. Weimerskirch, P. Richard, and Y. Cherel. 2010. Seabird Satellite Tracking Validates the Use of Latitudinal Isoscapes to Depict Predators'Foraging Areas in the Southern Ocean. Rapid Communication in Mass Spectrophotometry **24** :3456–3460. (Cited on pages 35, 45, 46, 59 and 99.)

Jaud, T., 2011. Relation entre Chlorophylle a, Absorption de la Lumière, et Profondeur de Plongée chez lÉléphant de Mer Austral. Master of sciences thesis, Centre d'Études Biologiques de Chizé. (Cited on page 102.)

Johnson, D. 1995. Statistical Sirens : The Allure of Nonparametrics. Ecology **76** :1998–2000. (Cited on page 10.)

Jones, E. 1981. Age in Relation to Breeding Status of the Male Southern Elephant Seal, *Mirounga leonina* (L.), at Macquarie Island. Australina Wildlife Research **8** :327–334. (Cited on pages 20 and 88.)

Jonsen, I., R. Myers, and J. Flemming. 2003. Meta-Analysis of Animal Mouvement Data using State-Space Models. Ecology **84** :3055–3063. (Cited on pages 9 and 37.)

Jonsen, I., R. Myers, and M. James. 2007. Identifying Leatherback Turtle Foraging Behaviour from Satellite Telemetry using a Switching State-Space Model. Marine Ecology Progress Series **337** :255–64. (Cited on page 5.)

Jönsson, K. 1997. Capital and Income Breeding as Alternative Tactics of Resource Use in Reproduction. Oikos **78** :57–66. (Cited on page 47.)

Jordan, M. 2011. What Are the Open Problems in Bayesian Statistics ? The ISBA Bulletin **18** :1–4. URL `www.bayesian.org`. (Cited on pages 11 and 133.)

Kass, R. 2011. Statistical Inference : the Big Picture. Statistical Science **26** :1–9. (Cited on pages 10, 11 and 110.)

Kelly, J. 2000. Stable Isotopes of Carbon and Nitrogen in the Study of Avian and Mammalian Trophic Ecology. Canadian Journal of Zoology **78** :1–27. (Cited on pages 6, 7 and 35.)

Kim, T.-H., and H. White, 2003. On More Robust Estimation of Skewness and Kurtosis : Simulation and Application to S& P500 Index. Working paper. URL `http://www.cirano.qc.ca/realisations/grandes_conferences/methodes_econometriques/white.pdf`. (Cited on page 49.)

Kirkman, S., M. Bester, P. Pistorius, G. Hofmeyr, F. Jonker, R. Owen, and N. Strydom. 2004. Variation in the Timing of the Breeding Haulout in Female Southern Elephant Seals at Marion Island. Australian Journal of Zoology **52** :379–388. (Cited on pages 53 and 54.)

Kjellander, P., J. Gaillard, M. Hewison, and O. Liberg. 2004. Predation Risk and Longevity Influence Variation in Fitness of Female Roe Deer (*Capreolus capreolus L.*). Proceedings of the Royal Society of London B **271** :S338–S340. (Cited on pages 88 and 96.)

Kruuk, L. 2004. Estimating Genetic Parameters in Natural Populations Using the "Animal Model". Philosophical Transactions of the Royal Society of London series B **359** :873–890. (Cited on page 9.)

Kruuk, L., T. Clutton-Brock, J. Slate, J. Pemderton, S. Brotherstone, and F. Guinness. 2000. Heritability of Fitness in a wild Mammal Population. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA **97** :698–703. (Cited on page 88.)

Kuhn, T. 1996. The Structure of Scientific Revolutions. 3rd edition. Chicago University Press. (Cited on pages 8 and 10.)

Laws, R. 1952. A New Method of Age Determination for Mammals. Nature **169** :972–974. (Cited on pages 75, 76 and 88.)

Laws, R., 1953. The Elephant Seal (*Mirounga leonina* Linn.). I. Growth and Age. Falkland islands dependencies survey scientific report n°8. (Cited on pages 13 and 45.)

Laws, R. 1960. The Southern Elephant Seal (*Mirounga leonina*) at South Georgia. Norsk Hvalfangstlid **466-476** :520–542. (Cited on pages 13, 14 and 29.)

Laws, R., 1993. Antarctic Seals. Research Methods and Techniques, Chapter 11 - Age Determination, pages 199–227 . Cambridge University Press. (Cited on page 76.)

Layman, C., D. Arrington, C. Montaña, and D. Post. 2007. Can Stable Isotope Ratios Provide for Community-wide Measures of Trophic Structure ? Ecology **88** :42–48. (Cited on page 104.)

Lehrer, J. 2010. The Truth Wears Off. The New Yorker **December 13** :52–57. (Cited on page 99.)

Lenglart, P., and M. Bester. 1982. Post-Weaning Dispersion of Southern Elephant Seal *Mirounga leonina* Underyearlings at Kerguelen. Revue d'Écologie (Terre Vie) **36** :175–185. (Cited on page 26.)

Liang, L., D. Huang, M. Brecht, and Y. Hser. 2009. Differences in Mortality among Heroin, Cocaine, and Methamphetamine Users : a Hierarchical Bayesian Approach. Journal of Drug Issues **40** :121–140. (Cited on page 103.)

Lindström, J. 1999. Early Development and Fitness in Birds and Mammals. Trends in Ecology and Evolution **14** :343–348. (Cited on page 94.)

Ling, J., and M. Bryden, 1981. Handbook of Marine Mammals - Volume 2 : Seals, Chapter 13 - Southern Elephant Seals, pages 297–327 . Academic Press. (Cited on pages 13 and 15.)

Link, W., and R. Barker, 2009. Bayesian Inference with Ecological Applications, Chapter individual Fitness, pages 271–286 . Associated Press. (Cited on pages 4 and 11.)

Link, W., E. Cooch, and E. Cam. 2002. Model-Based Estimation of Individual Fitness. Journal of Applied Statistics **29** :207–224. (Cited on pages 4 and 47.)

Liu, C., 2004. Applied Bayesian Modeling and Causal Inference from Incomplete Data Perspectives, Chapter 21 - robit regression : A simple robust alternative to logistic and probit regression, pages 227–238 . John Wiley and Sons Ltds. (Cited on pages 53 and 125.)

Loeb, V., V. Siegel, O. Holm-Hansen, R. Hewitt, W. Fraser, W. Trivelpiece, and S. Trivelpiece. 1997. Effects of Sea-Ice Extent and Krill or Salp Dominance on the Antarctic Food Web. Nature **387** :897–900. (Cited on page 33.)

Louis, T., and S. Zeger. 2009. Effective Communication of Standard Error and Confidence Interval. Biostatistics **10** :1–2. (Cited on pages 24, 113, 122, 124, 132, 133 and 138.)

Lunn, W., T. A., N. Best, and D. Spiegelhalter. 2000. *WinBUGS* - A Bayesian Modelling Framework : Concept, Structure, and Extensibility. Statistics and Computing **10** :325–337. (Cited on pages 23, 110, 113, 124, 132 and 138.)

Lynch, M., and B. Walsh. 1998. Genetics and Analysis of Quantitative Traits. 1st edition. Sinauer Associates. (Cited on page 9.)

MacArthur, R., and E. Pianka. 1966. On Optimal Use of a Patchy Environment. American Naturalist **100** :603–609. (Cited on page 4.)

MacCarthy, M. 2007. Bayesian Methods for Ecology. 1st edition. Cambridge University Press. (Cited on page 11.)

MacKenzie, K., R. Palmer, A. Moore, A. Ibbotson, W. Beaumont, D. Poulter, and C. Trueman. 2011. Locations of Marine Animals Revealed by Carbon Isotopes. Nature Scientific Reports **1** :1–6. (Cited on page 105.)

Martin, C., I. Bentaleb, S. Steedlandt, and C. Guinet. 2011. Stable Carbon and Nitrogen Isotope Variations in Canine Dentin Growth Layers of Kerguelen Southern Elephant Seals. Marine Ecology Progress Series **XX** :accepted. (Cited on pages 76, 77, 95 and 130.)

Martin, P. 1984. The Meaning of Weaning. Animal Behaviour **32** :1257–1259. (Cited on page 94.)

Martìnez del Rio, C., N. Wolf, S. Carleton, and L. Gannes. 2009. Isotopic Ecology ten Years after a Call for more Laboratory Experiments. Biological Reviews **84** :91–111. (Cited on page 8.)

Matthen, M., and A. Ariew. 2002. Two Ways of Thinking about Fitness and Natural Selection. The Journal of Philosophy **99** :55–83. (Cited on page 47.)

Matthews, B., and A. Mazunder. 2004. A Critical Evaluation of Intrapopulation Variation of $\delta^{13}C$ and Isotopic Evidence of Individual Specialization. Oecologia **140** :361–371. (Cited on page 80.)

McCann, T. 1980. Population Structure and Social Organistion of Southern Elephant Seals, *Mirounga leonina* (L.). Biological Journal of the Linnean Society **14** :133–150. (Cited on page 95.)

McConnell, B., C. Chambers, and M. Fedak. 1992. Foraging Ecology of Southern Elephant Seals in Relation to the Bathymetry and Productivity of the Southern Ocean. Antarctic Science **4** :393–398. (Cited on page 15.)

McIntyre, T., P. de Bruyn, I. Ansorge, M. Bester, H. Bornemann, J. Plötz, and C. Tosh. 2010. A Lifetime at Depth : Vertical Distribution of Southern Elephant Seals in the Water Column. Polar Biology **33** :1037–1048. (Cited on page 11.)

McLaren, I. 1993. Growth in Pinnipeds. Biological Reviews **68** :1–79. (Cited on pages 45, 86 and 88.)

McMahon, C., M. Bester, H. Burton, M. Hindell, and C. Bradshaw. 2005*a*. Population Status, Trends and a re-Examination of the Hypotheses Explaining the Recent Declines in the Southern Elephant Seal *Mirounga leonina*. Mammal Review **35** :82–100. (Cited on pages 13, 31, 65, 76 and 98.)

McMahon, C., and H. Burton. 2005. Climate Change and Seal Survival : Evidence for Environmentally Mediated Changes in Elephant Seal, *Mirounga leonina*, Pup Survival. Proceedings of the Royal Society of London series B **272** :923–928. (Cited on page 75.)

McMahon, C., H. Burton, and M. Bester. 2000*a*. Weaning Mass and the Future Survival of Juvenile Southern Elephant Seals, *Mirounga leonina*, at Macquarie Island. Antarctic Science **12** :149–153. (Cited on pages 47 and 54.)

McMahon, C., H. Burton, and M. Bester. 2003. A Demographic Comparison of two Southern Elephant Seal Populations. Journal of Animal Ecology **72** :61–74. (Cited on pages 20 and 94.)

McMahon, C., H. Burton, S. McLean, D. Slip, and M. Bester. 2000*b*. Field Immobilisation of Southern Elephant Seals with Intravenous Tiletamine and Zolazepam. The Veterinary Record **146** :251–254. (Cited on page 37.)

McMahon, C., M. Hindell, H. Burton, and M. Bester. 2005*b*. Comparison of Southern Elephant Seal Populations, and Observations of a Population on a Demographic Knife-Edge. Marine Ecology Progress Series **288** :273–283. (Cited on page 65.)

Mendes, S., J. Newton, R. Reid, A. Zuur, and G. Pierce. 2007. Stable Carbon and Nitrogen Isotope Ratio Profiling of Sperm Whale Teeth Reveals Ontogenetic Movements and Trophic Ecology. Oecologia **151** :605–615. (Cited on page 76.)

Meng, X.-L. 2000. Missing Data : Dial M for ? ? ? Journal of the American Statistical Association **95** :1325–1330. URL `http://www.jstor.org/stable/2669781`. (Cited on page 9.)

Metcalf, J., and S. Parvard. 2006. Why Evolutionary Biologists Should Be Demographers. Trends in Ecology and Evolution **22** :205–212. (Cited on pages 4 and 47.)

Metzgar, L. 1967. An Experimental Comparison of Screech Owl Predation on Resident and Transient White-Footed Mice (*Peromyscus leucopus*). Journal of Mammalogy **48** :387–391. (Cited on page 94.)

Michener, R., and L. Kaufman, 2007. Stable Isotope Ratios as Tracers in Marine Food Webs : an Update, Chapter 9, pages 238–282 . Blackwell Publishing. (Cited on page 36.)

Mongin, M., E. Molina, and T. Trull. 2008. Seasonality and Scale of Kerguelen Plateau Phytoplakton Bloom : a Remote Sensing and Modeling Analysis of the Influence of Natural Iron Fertilization in the Southern Ocean. Deep-Sea Research II **55** :880–892. (Cited on page 60.)

Moore, J., and M. Abbott. 2000. Phytoplankton Chlorophyll Distribution and Primary Production in the Southern Ocean. Journal of Geophysical Research **105** :709–722. (Cited on page 59.)

Moyes, A., and D. Doidge. 1984. Composition of the Mineral Phase of Dentin in Southern Elephant Seal and Antarctic Fur Seal Teeth. British Antarctic Survey Bulletin **64** :81–84. (Cited on page 130.)

Muniz-Terrera, G., A. van den Hout, and F. Matthews. 2011. Random Change Point Models : Investigating Cognitive Decline in the Presence of Missing Data. Statistics in Medicine **30** :599–610. (Cited on page 78.)

Nelder, J. 1996. An Applied Statistician's Creed. Applied Statistician **45** :401–410. (Cited on page 10.)

Newland, C., I. Field, P. Nichols, C. Bradshaw, and M. Hindell. 2009. Blubber Fatty Acid Profiles Indicate Dietary Resource Partitioning between Adult and Juvenile Elephant Seals. Marine Ecology Progress Series **384** :303–312. (Cited on pages 58 and 106.)

Newsome, S., M. Clementz, and P. Koch. 2010. Using Stable Isotope Biogeochemistry to Study Marine Mammal Ecology. Marine Mammal Science **26** :509–572. (Cited on page 75.)

Newsome, S., C. Martinìnez del Rio, S. Bearhop, and D. Phillips. 2007. Historic Decline in Primary Productivity in Western Gulf of Alaska and Eastern Bering Sea : Isotopic Analysis of Northern Fur Seal Teeth. Marine Ecology Progress Series **332** :211–224. (Cited on page 104.)

Norman, A., M. Wilmot, D. Thomas, D. Masters, and D. Revell. 2009. Stable Carbon Isotopes Accurately Predict Diet Selection by Sheep Fed Mixtures of C_3 Annual Pastures and Saltbush or C_4 Perennial Grasses. Livestock Science **121** :162–172. (Cited on page 6.)

O'Hara, R., and M. Sillanpää. 2009. A Review of Bayesian Variable Selection Methods : What, How and Which. Bayesian Analysis **4** :85–118. (Cited on page 139.)

Orsi, A., T. Whitworth III, and J. W. Nowlin. 1995. On the Meridional Extent and Fronts of the Antarctic Circumpolar Current. Deep-Sea Research I **42** :641–673. (Cited on pages 34 and 38.)

Parnell, A., R. Inger, S. Bearhop, and A. Jackson. 2010. Source Partitioning Using Stable Isotopes : Coping with Too Much Variation. PLoS One **5** :e9672. (Cited on pages 7, 8, 10, 104 and 106.)

Pascal, M., 1981. Évolution Numérique de la Population d'Éléphants de Mer (*Mirounga leonina* (L.)) de l'Archipel des Kerguelen au Cours des 30 Dernières Années. Publications 51, CNFRA. (Cited on pages 21 and 28.)

Patterson, T., L. Thomas, C. Wilcox, O. Ovaskainen, and J. Matthiopoulos. 2008. State-Space Models of Individual Animal Movement. Trends in Ecology and Evolution **23** :87–94. (Cited on pages 5, 9 and 37.)

Perga, M., and J. Grey. 2010. Laboratory Measures of Isotope Discrimination Factors : Comments on Caut, Angulo & Courchamp (2008,2009). Journal of Applied Ecology **47** :942–947. (Cited on pages 8 and 105.)

Péron, C., 2011. Impacts des Changements Climatiques et Distribution spatiale des oiseaux marins de l'océan autral. Phd thesis, Centre d'Études Biologiques de Chizè - Université de Paris 6. (Cited on page 35.)

Péron, C., K. Delord, R. Phillips, Y. Charbonnier, C. Marteau, M. Louzao, and H. Weimerskirch. 2010. Seasonal Variation in Oceanographic Habitat and Behaviour of White-Chinned Petrel *Procellaria aequinoctialis* from Kerguelen Island. Marine Ecology Progress Series **416** :267–284. (Cited on page 5.)

Peterson, P., and B. Fry. 1987. Stable Isotopes in Ecosystem Studies. Annual Review of Ecology and Systematics **18** :293–320. (Cited on pages 6 and 7.)

Pettorelli, N., and S. Durant. 2007. Longevity in Chettahs : the Key to Success. Oikos **116** :1879–1886. (Cited on page 88.)

Pianka, E. 1976. Natural Selection of Optimal Reproductive Tactics. American Zoologist **16** :775–784. (Cited on page 2.)

Pistorius, P., M. Bester, and S. Kirkman. 1999*a*. Dynamic Age-Distributions in a Declining Population of Southern Elephant Seals. Antarctic Science **11** :445–450. (Cited on page 95.)

Pistorius, P., M. Bester, and S. Kirkman. 1999*b*. Survivorship of a Declining Population of Southern Elephant Seals, *Mirounga leonina*, in relation to Age, Sex and Cohort. Oecologia **121** :201–211. (Cited on pages 75 and 88.)

Plummer, M. 2008. Penalized Loss Functions for Bayesian Model Comparison. Biostatistics **9** :523–539. (Cited on page 133.)

Plummer, M., N. Best, K. Cowles, and K. Vines, 2008. coda : Output Analysis and Diagnostics for MCMC. (Cited on pages 113, 124, 132, 133 and 138.)

Polischuk, S., K. Hobson, and M. Ramsay. 2001. Use of Stable-Carbon and -Nitrogen Isotopes to Assess Weaning and Fasting in Female Polar Bears and their Cubs. Canadian Journal of Zoology **79** :499–511. (Cited on pages 85 and 94.)

Popa-Lisseanu, A., A. Delgano-Huertas, M. Forero, A. Rodríguez, R. Arlettaz, and C. Ibánez. 2007. Bats' Conquest of a Formidable Foraging Niche : the Myriads of Nocturnally Migrating Songbirds. PLoS One **2** :e205. (Cited on page 7.)

Post, D. 2002. Using Stable Isotopes to Estimate Trophic Position : Models, Methods and Assumptions. Ecology **83** :703–718. (Cited on page 6.)

Pourahmadi, M. 2007. Choleski Decompositions and Estimation of a Covariance Matrix : Orthogonality of Variance-Correlation Parameters. Biometrika **94** :1006–1013. (Cited on page 114.)

R Development Core Team, 2009. R : A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL `http://www.R-project.org`. (Cited on pages 9, 113, 122, 124, 132 and 138.)

Rau, G., F. Chavez, and G. Friederich. 2001. Plankton $\frac{^{13}\mathrm{C}}{^{12}\mathrm{C}}$ Variations in Monterey Bay, California : Evidence of Non-Diffusive Inorganic Carbon Uptake by Phytoplankton in an Upwelling Environment. Deep Sea Research Part I **48** :79–94. (Cited on page 105.)

Rau, G., A. Mearns, D. Young, R. Olson, H. Schafer, and I. Kaplan. 1984. Animal $\frac{^{13}\mathrm{C}}{^{12}\mathrm{C}}$ Correlates with Trophic Level in Pelagic Food Webs. Ecology **64** :1314–1318. (Cited on page 35.)

Rau, G., R. Sweeney, and I. Kaplan. 1982. Plankton $\frac{^{13}C}{^{12}C}$ ratio Changes with Latitude : Differences between Northern and Southern Oceans. Deep Sea Research Part I **29** :1035–1039. (Cited on pages 7 and 36.)

Rau, G., T. Takahashi, and D. Des Marais. 1989. Latitudinal Variation in Plankton $\delta^{13}C$: Implications for CO_2 and Productivity in Past Oceans. Nature **341** :516–518. (Cited on page 7.)

Reich, K., K. Bjorndal, and A. Bolten. 2007. The "Lost Years" of Green Turtles : using Stable Isotopes to Study Cryptic Lifestages. Biology Letters **3** :712–714. (Cited on pages 7, 75 and 76.)

Robbins, C., L. Felicetti, and S. Florin. 2010. The Impact of Protein Quality on Stable Nitrogen Isotope Ratio Discrimination and Assimilated Diet Estimation. Oecologia **162** :571–579. (Cited on page 105.)

Robinson, W. 2009. Reprint : Ecological Correlations and the Behavior of Individuals. International Journal of Epidemiology **38** :337–341. (Cited on page 2.)

Rodhouse, P., T. Arnbom, M. Fedak, J. Yeatman, and A. Murray. 1992. Cephalopod Prey of the Southern Elephant Seal, *Mirounga leonina* L. Canadian Journal of Zoology **70** :1007–1015. (Cited on pages 58, 87 and 106.)

Ropert-Coudert, Y., and R. Wilson. 2005. Trends and Perspectives in Animal-Attached Remote Sensing. Frontiers in Ecology and the Environment **3** :437–444. (Cited on page 5.)

Rosenberg, A., and F. Bouchard, 2010. Fitness. *in* E. N. Zalta, editor. The Stanford Encyclopedia of Philosophy. Fall 2010 edition. (Cited on page 47.)

Rothery, P., and T. McCann. 1987. Estimating Pup Production of Elephant Seals at South Georgia. Symposia of the Zoological Society of London **58** :211–223. (Cited on pages 21, 26 and 29.)

Rubin, D. 1981. The Bayesian Bootstrap. The Annals of Statistics **9** :130–134. (Cited on page 10.)

Sagarin, R., and A. Pauchard. 2010. Observational Approaches in Ecology Open New Ground in a Changing World. Frontiers in Ecology and the Environment **8** :379–386. (Cited on page 8.)

Sakar, S. 2005. Maynard Smith, Optimization, and Evolution. Biology and Philosophy **20** :951–966. (Cited on page 4.)

Schell, D. 2000. Declining Carrying Capacity in the Bering Sea : Isotopic Evidence from Whale Baleen. Limnology and Oceanography **45** :459–462. (Cited on page 104.)

Schoeninger, M., and M. DeNiro. 1984. Nitrogen and Carbon Isotopic Composition of Bone Collagen from Marine and Terrestrial Animals. Geochimica et Cosmochimica Acta **48** :625–639. (Cited on page 7.)

Schulting, R., S. Blockley, H. Bocherens, D. Drucker, and M. Richards. 2008. Stable Carbon and Nitrogen Isotope Analysis on Human Remains from the Early Mesolithic Site of La Vergne (Charente-Maritime, France). Journal of Archeological Science **35** :763–772. URL `10.1016/j.jas.2007.06.008`. (Cited on page 130.)

Semmens, B., E. Ward, J. Moore, and C. Darimont. 2009. Quantifying Inter- and Intra-Population Niche Variability using Bayesian Hierarchical Stable Isotope Mixing Models. PLoS One **4** :e6187. (Cited on pages 7, 10, 104 and 106.)

Shafer, G. 1990. The Unity and Diversity of Probability. Statistical Science **5** :435–444. (Cited on page 110.)

Slade, R., C. Moritz, A. Hoelzel, and H. Burton. 1998. Molecular Population Genetics of the Southern Elephant Seal *Mirounga leonina*. Genetics **149** :1945–1957. (Cited on page 29.)

Slip, D., and H. Burton. 1999. Population Status and Seasonal Haulout Patterns of the Southern Elephant Seals (*Mirounga leonina*) at Heard Island. Antarctic Science **11** :38–47. (Cited on page 29.)

Spiegelhalter, D., T. Best, N. Best, and D. Lunn, 2003. WinBUGS User Manual version 1.4. URL http://www.mrc-bsu.cam.ac.uk/bugs/winbugs/contents.shtml. (Cited on pages 23, 113, 124, 132 and 138.)

Spiegelhalter, D., T. Best, B. Carlin, and A. van der Linde. 2002. Bayesian Measures of Model Complexity and Fit (with Discussion). Journal of the Royal Statistical Society Series B **64** :583–640. (Cited on pages 23, 124 and 133.)

Stanford, P. 2006. Exceeding our Grasp : Science, History and the Problem of Unconceived Alternatives. 1st edition. Oxford University Press. (Cited on page 8.)

Stearns, S. 1989. Trade-offs in Life History Evolution. Functional Ecology **3** :259–268. (Cited on page 2.)

Sturtz, S., U. Ligges, and A. Gelman. 2005. R2WinBUGS : a Package for Running *WinBUGS* from *R*. Journal of Statistical Software **12** :1–16. URL http://www.jstatsoft.org. (Cited on pages 113, 124, 132 and 138.)

Swindell, W. 2009. Accelerated Failure Time Models Provide a Useful Statistical Framework for Aging Research. Experimental Gerontology **44** :190–200. (Cited on page 89.)

Thiebot, J., 2011. Déplacements et sélection d'habitat chez les animaux non contraints par la reproduction : une étude de l'écologie en mer des Manchots durant les phases d'immaturité et inter-nuptiale. Phd thesis, Centre d'Études Biologiques de Chizè - Université de Paris 6. (Cited on pages 5 and 7.)

Thums, M., C. Bradshaw, and M. Hindell. 2011. *In-Situ* Measures of Foraging Success and Prey Encounter Reveals Marine Habitat-Dependent Search Strategies. Ecology **92** :1258–1270. (Cited on pages 56, 64, 85 and 99.)

Tokuda, T., B. Goodrich, I. Van Mechelen, A. Gelman, and F. Tuerlinckx, 2011. Visualizing Distributions of Covariance Matrices. Technical report, University of Leuwen, Belgium and Columbia University, USA. URL http://www.stat.columbia.edu/~gelman/research/unpublished/Visualization.pdf. (Cited on pages 114, 116, 117 and 119.)

Travis, J. 2009. Scientists Decry 'Flawed' and 'Horrifying' Nationality Tests. Science Insider **29 September 2009**. URL http://news.sciencemag.org/scienceinsider/2009/09/border-agencys.html. (Cited on page 99.)

Travis, J. 2011. U.K. Abandons Study of Nationality Testing Using DNA and Isotopes. Science Insider **17 June 2011**. URL http://news.sciencemag.org/scienceinsider/2011/06/uk-abandons-study-of-nationality.html. (Cited on page 99.)

Trull, T., and L. Armand. 2001. Insight into Southern Ocean Carbon Export from the $\delta^{13}C$ of Particles and Dissolved Inorganic Carbon using the SOIREE Iron Release Experiment. Deep-Sea Research Part II **48** :2655–2680. (Cited on page 35.)

Tufte, E. 2006. Beautiful Evidence. 1st edition. Graphic Press. URL www.edwardtufte.com. (Cited on page 78.)

Turner, E., and J. Hanley. 2010. Cultural Imagery and Statistical Models of the Force of Mortality : Addison, Gompertz and Pearson. Journal of the Royal Statistical Society series A **173** :483–499. (Cited on page 96.)

Van Aarde, R. 1980. Fluctuations in the Population of Southern Elephant Seals *Mirounga leonina* at Kerguelen Island. South African Journal of Zoology **15** :99–106. (Cited on pages 20 and 21.)

van den Hoff, J., and M. Morrice. 2008. Sleeper Sharks (*Somniosus antarcticus*) and other Bite Wounds Observed on Southern Elephant Seals (*Mirounga leonina*) at Macquarie Island. Marine Mammal Science **24** :239–247. (Cited on page 58.)

van Noordwijk, A., and G. de Jong. 1986. Acquisition and Allocation of Resources : Their Influence on Variation in Life History Tactics. American Naturalist **128** :137–142. (Cited on page 2.)

Van Wilgenburg, S., and K. Hobson. 2011. Combining Stable-Isotope (δD) and Band Recovery Data to Improve Probabilistic Assignment of Migratory Birds to Origin. Ecological Applications **21** :1340–1351. (Cited on pages 10, 35 and 104.)

Vanderklift, M., and S. Ponsard. 2003. Sources of Variation in Consumer-Diet δ^{15}N Enrichment : a Meta-Analysis. Oecologia **136** :169–182. (Cited on pages 6 and 8.)

Wakefield, E., R. Phillips, P. Trathan, J. Arata, R. Gales, N. Huin, G. Robertson, S. Waugh, H. Weimerskirch, and J. Matthiopoulos. 2011. Habitat Preference, Accessibility, and Competition Limit the Global Distribution of Breeding Black-Browed Albatrosses. Ecological Monographs **81** :141–167. (Cited on page 5.)

Ward, E., B. Semmens, D. Phillips, J. Moore, and N. Bouwes. 2011. A Quantitative Approach to Combine Source in Stable Isotope Mixing Models. Ecosphere **2**. (Cited on pages 10 and 106.)

Weimerskirch, H., P. Inchausti, C. Guinet, and C. Barbraud. 2003. Trends in Birds and Seal Populations as Indicators of a System Shift in the Southern Ocean. Antarctic Science **15** :249–256. (Cited on pages 31, 65 and 98.)

Weladji, R., J. Gaillard, N. Yoccoz, O. Holland, A. Mysterud, A. Loison, M. Nieminen, and N. Stenseth. 2006. Good Reindeer Mother Live Longer and Become Better in Raising Offspring. Proceedings of the Royal Society London Series B **273** :1239–1244. (Cited on page 88.)

Werner, E., and J. Gilliam. 1984. The Ontogenetic Niche and Species Interactions in Size Structured Populations. Annual Review of Ecology and Systematics **15** :393–425. (Cited on page 76.)

West, J., G. Bowen, T. Cerling, and J. Ehleringer. 2006. Stable Isotopes as One of Nature's Ecological Recorders. Trends in Ecology and Evolution **21** :408–414. (Cited on pages 6 and 7.)

Whittingham, M., P. Stephens, R. Bradbury, and R. Freckleton. 2006. Why Do We Still Use Stepwise Modelling in Ecology and Behaviour ? Journal of Animal Ecology **75** :1182–1189. (Cited on page 45.)

Wilske, J., and T. Arnbom. 1996. Seasonal Variation in Vitamin D Metabolites in Southern Elephant Seals (*Mirounga leonina*) Females at South Georgia. Comparative Biochemistry and Physiology A **114** :9–14. (Cited on pages 76 and 77.)

Wolf, M., J. Frair, E. Merrill, and P. Turchin. 2009*a*. The Attraction of the Known : the Importance of Spatial Familiarity in Habitat Selection in Wapiti *Cervus elaphus*. Ecography **32** :401–401. (Cited on page 94.)

Wolf, N., S. Carleton, and C. Martìnez del Rio. 2009*b*. Ten Years of Experimental Animal Isotopic Ecology. Functional Ecology **23** :17–26. (Cited on pages 8 and 105.)

L'écologie en mer des Éléphants de Mer Australx au travers des isotopes stables du carbone et de l'azote

Résumé : Comment peut-on étudier des organismes aux moeurs cryptiques ? Dans de nombreux cas, dont notamment celui des espèces marines, l'étude par observation directe d'animaux sauvages peut-être compromise ou extrêmement coûteuse. Face à ces difficultés, des approches indirectes qui visent à tracer le flux de molécules dans les chaînes alimentaires se sont grandement développées depuis la fin des années 1970. Parmi ces méthodes, celle des isotopes stables jouit d'une attractivité grandissante, en autre de par son faible coût et la possibilité d'échantillonner des specimens historiques pour remonter le temps.

Ce travail de thèse s'est donc intéressé à l'application de cette méthode pour dévoiler l'écologie alimentaire d'un prédateur de l'Océan Austral : l'éléphant de mer *Mirounga leonina*. Ce phoque passe moins d'un cinquième de sa vie à terre où il peut être directement observé, et dépend entièrement du milieu marin pour son alimentation.

Prenant avantage de l'existence d'un gradient latitudinal naturel en isotopes stable du carbone, nous nous sommes efforcés de relier au moyen d'outils statistiques adaptés, localité d'alimentation et valeur sélective chez cette espèce à reproduction sur capital. Nous avons privilégié une approche Bayésienne, approche appropriée à la nature indirecte des données isotopiques.

Les données isotopiques concordent avec les résultats d'études télémétriques, les éléphants de mer utilisent deux zones principales pour s'alimenter : la zone Polaire Frontale et une zone aux abords du continent Antarctique.

Les valeurs en carbone issues d'échantillons sanguins et analysées au moyen de modèles statistiques dit de mélange suggère que les femelles s'alimentant en zone antarctique parviennent à transférer plus d'énergie à leur unique petit au cours des 3 semaines d'élevage, ce qui favorise la survie post-sevrage de ce jeune.

Chez les mâles, l'analyse des isotopes du carbone issus de stries dentaires au moyen d'un modèle statistique couplant données longitudinales et survie, révèle quant-à elle une corrélation entre fidélité à une stratégie d'alimentation et longévité, un paramètre clé de l'histoire de vie chez cette espèce.

Mots Clés : Pinnipèdes, Quête Alimentaire, Isotopes Stables, Modélisation Hiérarchique