HAL
open science

# Comportement alimentaire des éléphants de mer dans un océan à très fine échelle

Thomas Jaud

## To cite this version:

Thomas Jaud. Comportement alimentaire des éléphants de mer dans un océan à très fine échelle. Biologie animale. Université de Bretagne occidentale - Brest, 2015. Français. NNT : 2015BRES0064 . tel-02164769

**HAL Id: tel-02164769**

**https://theses.hal.science/tel-02164769**

Submitted on 25 Jun 2019

**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 bretagne occidentale

**THÈSE / UNIVERSITÉ DE BRETAGNE OCCIDENTALE**
*sous le sceau de l'Université européenne de Bretagne*

pour obtenir le titre de
**DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE BRETAGNE OCCIDENTALE**
*Mention : Biologie Marine*
**École Doctorale des Sciences de la Mer**

présentée par
Thomas JAUD
Préparée à Plouzané

# Comportement alimentaire des éléphants de mer dans un océan à très fine échelle

**Thèse soutenue le 19 Novembre 2015**
devant le jury composé de :

**Jean-Benoît CHARRASSIN**
Professeur, MNHM, LOCEAN UMR 7159 / *rapporteur*

**Philippe GASPAR**
Coordinateur scientifique à CLS / *rapporteur*

**Rosemary MORROW**
DR CNRS LEGOS / *membre du jury*

**Francesco d'OVIDIO**
CR CNRS LOCEAN UMR 7159 / *membre du jury*

**Xavier CARTON**
Professeur LPO UBO / membre du jury

**Patrice KLEIN**
DR CNRS, LPO / Directeur de thèse

**Pascal RIVIERE**
Maître de conférence UBO LEMAR UMR6539 / co-directeur de thèse

**Cédric COTTE**
Maître de conférence MNHM LOCEAN UMR7159 / membre du jury invité

# Table des matières

**I Introduction** **7**

1 Contexte général . . . . . 7

2 L'éléphant de mer austral dans son environnement . . . . . 14

2.1 Ecologie de l'éléphant de mer austral . . . . . 14

2.2 Ecologie alimentaire des femelles éléphants de mer dans leur environnement mésoéchelle : Etat de l'art . . . . . 19

3 Une nouvelle vision de la dynamique : l'importance de la sous-mésoéchelle . 22

3.1 Découverte récente de la dynamique sous-mésoéchelle . . . . . 22

3.2 Dynamique des structures sous-mésoéchelles . . . . . 24

3.3 Impact de la dynamique sous-mésoéchelle sur les prédateurs supérieurs 26

4 Problématiques . . . . . 27

**II Matériel et Méthodes** **31**

Liste des abréviations . . . . . 31

Introduction . . . . . 31

1 Description du jeu de données issu des capteurs déployés sur les éléphants de mer . . . . . 34

1.1 Mesures physiques in situ : l'éléphant de mer, un super échantillonneur 34

1.2 Etude du comportement alimentaire des éléphants de mer . . . . . 45

1.3 Conclusion . . . . . 49

2 Mesures physiques depuis l'espace : la SST vue par Windsat . . . . . 49

2.1 Caractéristiques des données fournies par Windsat . . . . . 50

2.2 Validation des observations satellites par comparaison avec les mesures in situ éléphant de mer . . . . . 51

2.3 Amélioration des gradients de SST mesurés par satellite grâce à une méthode d'advection lagragienne. . . . . 53

3 Conclusion . . . . . 58
4 Article annexe du Matériel et Méthodes . . . . . 58
ANNEXES . . . . . 58

**III La vie des éléphant de mer femelles dans un champs de front à sous-mésoéchelle 71**

1 Introduction . . . . . 71
2 Méthodes . . . . . 72
3 Article : "The life of female Elephant Seals in a field of submesoscale front regions" . . . . . 74
3.1 Abstract . . . . . 75
3.2 Introduction . . . . . 76
3.3 Kerguelen Southern Elephant Seals (SESs) . . . . . 79
3.4 Identification of sub-mesoscales unsing SST dataset at high resolution from SES . . . . . 81
3.5 Characterization of the SES foraging behavior . . . . . 82
3.6 Results . . . . . 84
3.7 Discussion and Conclusion . . . . . 92
3.8 Appendix 1 : Matériel and Méthods . . . . . 94
3.9 Appendix 2 : Daily cycle and anomaly for PCA number and PCA mean depth . . . . . 95
4 Complément 1 : Les tests de sensibilité . . . . . 99
4.1 Méthodologie utilisée pour tester la sensibilité des résultats . . . . . 99
4.2 Résultats des tests de sensibilité . . . . . 100
4.3 Conclusion . . . . . 103
5 Complément 2 : Illustration des différents types zones de fronts identifiées par la méthode de seuil . . . . . 104
5.1 Cas 1 : Bordure d'un tourbillon mésoéchelle . . . . . 105
5.2 Cas 2 : Structures frontales en bordures d'un filament chaud . . . . 107
5.3 Cas 3 : Structure fine échelle d'un front grande échelle . . . . . 111
5.4 Conclusion . . . . . 113
6 Complément 3 : Les fronts d'atténuation de la lumière . . . . . 114
6.1 Introduction . . . . . 114
6.2 Méthodes . . . . . 114

6.3 Résultats . . . . . 118
6.4 Conclusions . . . . . 124
7 La vie des éléphant de mer femelles dans un champ de front à sous-mésoéchelle : Conclusions . . . . . 124

**IV Reconstruction tridimensionnelle de l'environnement dynamique des femelles éléphants de mer 127**

1 Introduction . . . . . 127
2 Méthodes . . . . . 128
2.1 Le modèle SQG . . . . . 128
2.2 Méthodologie . . . . . 130
3 Résultats . . . . . 131
3.1 Calibration de la méthode SQG dans notre zone d'étude . . . . . 131
3.2 Calcul et calibration de $\psi$ en surface . . . . . 134
3.3 Reconstruction de la dynamique verticale à proximité des trajectoires des femelles éléphants de mer . . . . . 140
4 Conclusions . . . . . 142

**V Conclusion 145**

1 Synthèse des principaux résultats . . . . . 145
2 Perspectives . . . . . 147

# Chapitre I

# Introduction

## 1 Contexte général

Depuis l'apparition de la vie sur Terre, les espèces animales et végétales sont soumises à de constantes perturbations de leur environnement. Ces perturbations obligent les organismes vivants à sans cesse s'adapter, créant régulièrement de nouvelles populations, espèces et embranchements phylogénétiques. Les changements actuels de l'environnement, couramment appelés changements globaux, participent à cette évolution des espèces animales et végétales. Cependant, l'anthropisation croissante de l'environnement a accéléré ces processus et de nombreuses espèces n'arrivent plus à s'adapter et risquent de disparaître. C'est notamment le cas dans les régions polaires où les manifestations des changements globaux sont particulièrement intenses (IPCC, McBean et al. 2005, Smith 2002, Vaughan et al. 2003, Weimerskirch et al. 2003, Clarke et Harris 2003). La planète étant recouverte à 71% par les océans (National Oceanic and Atmospheric Administration, NOAA), les organismes marins sont au premier plan des impacts des changements globaux.

Depuis quelques années une prise de conscience écologique pousse les sociétés humaines à tenter de lutter contre les causes et les conséquences de ces phénomènes. Dans cette dynamique, la compréhension de l'influence de l'environnement sur les organismes vivants est primordiale pour l'élaboration de mesures de gestion et de protection. C'est pourquoi, des efforts interdisciplinaires intenses ont été mis en place pour comprendre le fonctionnement des écosystèmes.

L'environnement d'une espèce est constitué de l'ensemble des éléments, biotiques ou abiotiques, qui l'entourent. Le compartiment biotique regroupe tous les organismes vivants et le compartiment abiotique désigne l'habitât et les conditions physico-chimiques du milieu. Dans notre étude, le terme environnement désigne plus spécifiquement le compartiment abiotique. Le terme écosystème sera, quant à lui, préféré à "environnement" pour désigner l'ensemble formé par les organismes vivant et leur milieu de vie (Tansley 1935).

Au sein du compartiment biotique de l'écosystème, les espèces s'organisent en réseaux trophiques. Chacun de ces réseaux est constitué de différents niveaux reliés entre eux par des transferts de matière sous forme de relation proies-prédateurs. Cette matière intègre les réseaux trophiques grâce aux organismes autotrophes, dit producteurs primaires, qui synthétisent leur propre matière organique à partir d'éléments inorganiques. Il existe deux grandes catégories de producteurs primaires que l'on classe en fonction de la source d'énergie qu'ils utilisent pour effectuer cette synthèse.

- Les premiers, dits chimiotrophes, utilisent l'oxydation de molécules organiques (chimioorganotrophe) ou inorganiques (chimiolithotrophes) comme source d'énergie (Likens 2010). Ce type de producteur primaire regroupe essentiellement des bactéries.
- Les seconds, dits phototrophes, utilisent l'énergie issue de la lumière du soleil pour réaliser leur production de matière organique. Ce type de producteur primaire regroupe l'essentiel des végétaux chlorophylliens terrestres et aquatiques.

Dans le milieu marin l'essentiel de la production primaire autotrophe (∼75%) est assurée par le phytoplancton (Falkowski et Raven 2013); les autres autotrophes, herbiers et macroalgues, étant principalement limités aux eaux cotières peu profondes. Le terme phytoplancton désigne l'ensemble des organismes à très faible capacité natatoire ("plancton") réalisant la photosynthèse ("phyto") comme les diatomés, cyanobactéries, dinoflagellés, coccolithophoridés et haptophytes. Ces organismes phytoplanctoniques participent très activement au cycle du carbone à l'échelle mondiale (Falkowski 2002, Martin 1990). En effet, lors de leur développement, ils absorbent activement le dioxyde de carbone ($CO_2$) dissout dans l'eau des couches de surface de l'océan. Celui-ci est rapidement remplacé par dissolution du $CO_2$ atmosphérique dans les couches superficielles de l'océan pour maintenir un équilibre entre l'océan et l'atmosphère. La majeure partie du carbone fixé par le

phytoplancton est reminéralisée par respiration des organismes vivants (Chisholm 2000). Le reste est exporté par sédimentation vers les couches profondes de l'océan sous diverses formes (cellules mortes, cadavre, particules fécales ou débris organique divers) (Chisholm 2000, Honjo et al. 2008). Ce transfert de carbone de la surface vers l'océan profond est appelé pompe biologique de carbone (Volk et Hoffert 1985).

Le phytoplancton joue un rôle essentiel en tant que source d'énergie pour les réseaux trophiques pélagiques (pelagos : la haute mer). Il est en effet consommé par des herbivores (hétérotrophes) qui, à leur tour, vont nourrir des consommateurs secondaires puis tertiaires etc. Environ 90% de la production primaire réalisée par le phytoplancton est assimilée par des organismes hétérotrophes, par broutage et décomposition (Duarte et Cebrian 1996). La description des relations entre les organismes des écosystèmes pélagiques s'est considérablement complexifiée depuis une vingtaine d'années. Les premières descriptions de ces réseaux trophiques faisaient état de quatre niveaux (Figure I .1) : le phytoplancton (dominé par des grosses cellules commes les diatomées), le zooplancton (essentiellement composé de petits crustacés), les poissons planctonophages et les prédateurs supérieurs (poissons piscivores, mammifères marins, requins, ...). Plus récemment de nouvelles espèces de phytoplancton, de plus en plus petites ($\sim 1\mu$m), et de bactéries ont été découvertes (partie gauche Figure I .1). Les cnidaires et cténaires sont aussi récemment venus compléter notre vision de ce type d'écosystème (partie droite Figure I .1). Localement, la structure du réseau trophique est constamment influencée par les fluctuations de l'environnement via les modifications de température, les concentrations en éléments nutritifs, l'intensité lumineuse etc.

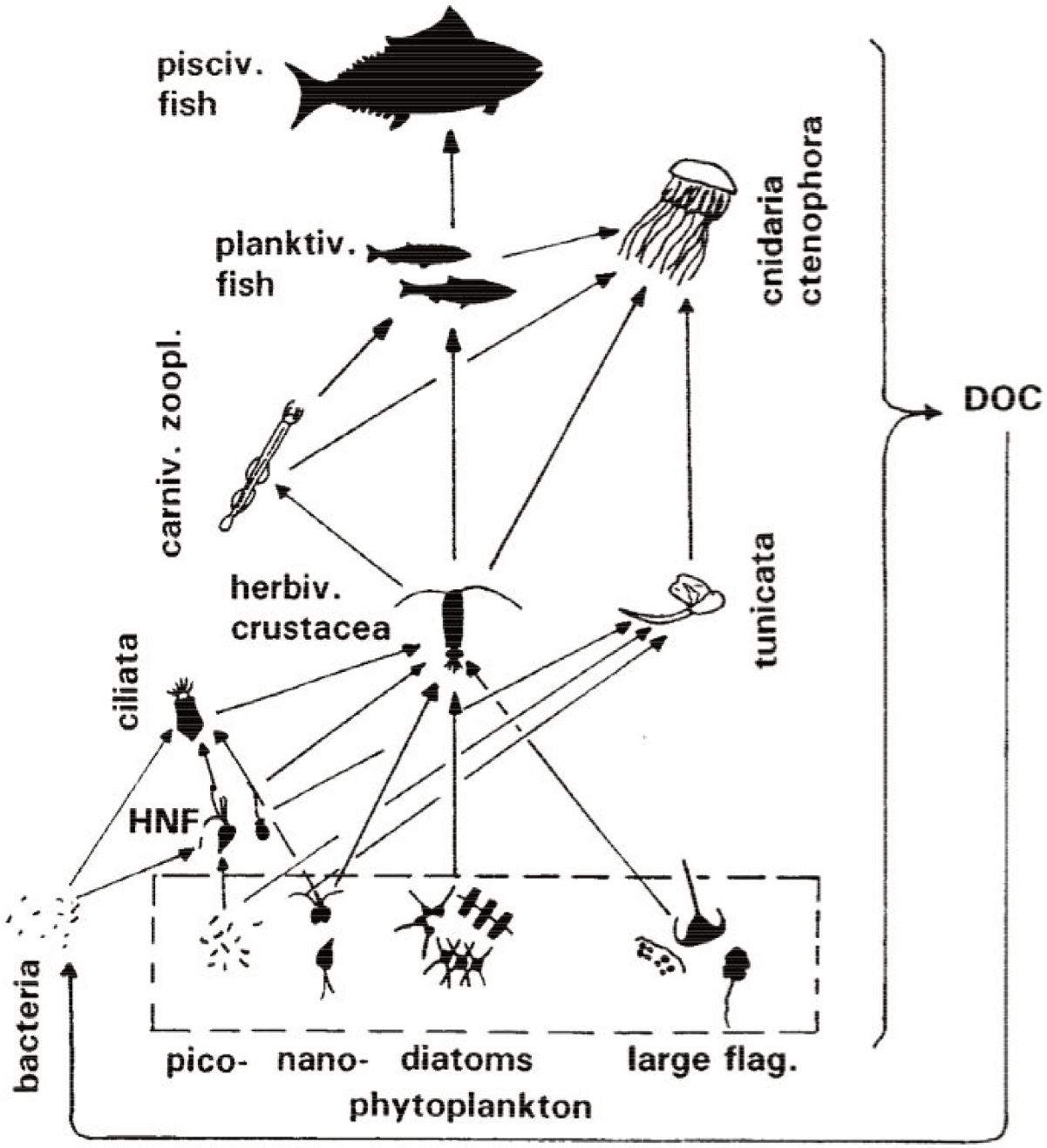


FIGURE *I .1 – Schématisation d'un écosystème pélagique type. DOC : Carbone Organique Dissous, HNF : NanoFlagellées Hétérotrophes. (d'après Sommer et al. 2002)*

Les conséquences des relations proies-prédateur sur un niveau trophique particulier se répercutent fréquemment sur le reste de l'écosystème ; c'est ce qu'on appelle la cascade trophique. Ce processus peut s'effectuer d'une part du bas vers le haut (bottom-up), c'est le cas, par exemple, lorsque la densité en proies diminue, entrainant ainsi une diminution du nombre de consommateurs primaires et secondaires (Frederiksen et al. 2006);

ou du haut vers le bas (top-down), par exemple lorsque les populations de prédateurs contrôlent la densité des consommateurs intermédiaires, et favorisent indirectement le développement des producteurs primaires (Estes et Duggins 1995). L'écosystème des forêts de kelp d'Alaska est un exemple connu d'interaction top-down (Estes et Duggins 1995). En mangeant les oursins (herbivores), les loutres de mer favorisent le développement des fôrets de Kelp et des populations de poisson qui y vivent.

Au sommet de la chaîne alimentaire les prédateurs supérieurs jouent un rôle clé dans l'équilibre de l'écosystème. De nombreux exemples (cf review Heithaus et al. 2008) montrent que leur disparition provoque de profond dérèglement qui se répercutent à tous les niveaux trophiques. L'étude de l'écologie des prédateurs supérieurs est donc essentielle à la mise en place de mesures de conservation des écosystèmes naturels (Boyd et al. 2006).

L'environnement physique dans lequel se développent ces réseaux trophiques est fortement variable, à la fois dans le temps et dans l'espace. Le moteur grande échelle de ces variations est l'inégale distribution de l'énergie solaire à la surface de la planète. Les basses latitudes recevant d'avantage d'énergie que les hautes latitudes. Historiquement, deux grandes circulations ont été identifiées résultants de ce gradient latitudinal.

La première, dite thermo-haline, est forcée par les flux de chaleur et de sel et s'étend à l'échelle globale (Marshall et Speer 2012). En combinaison avec l'activité biologique, elle est responsable des contrastes de concentration en nutriments observés entre les différents bassins océaniques (Williams et Follows 2003). A l'entrée de l'Atlantique Nord, au niveau de l'équateur, la circulation thermo-haline apporte en surface des eaux appauvries en nutriments par les producteurs primaires; et emmène en profondeur des eaux enrichies en nutriments par contact avec le plancher océanique. A l'inverse dans l'Océan Indien, la circulation apporte en profondeur des eaux chargés en nutriments et emmène en surface des eaux appauvries en nutriments par l'activité biologique.

La deuxième grande circulation océanique est forcée par le vent et forme à l'échelle des bassins océaniques des systèmes de double gyres (sub-tropicale et sub-polaire) en surface (Munk 1950). Ces doubles gyres ont des sens de rotation contraires. Dans l'hémisphère Nord, la gyre sub-tropical tourne dans le sens horaire (anticyclonique) tandis que la gyre sub-polaire tourne dans le sens antihoraire (cyclonique). La circulation induite par ces

rotations entraîne, par pompage d'Ekman (forçage du vent + rotation de la terre), des mouvements de convergence et divergence respectivement au sein des gyres sub-tropicales et sub-polaire. Ces circulations impactent les producteurs via la profondeur de la nutricline (profondeur de changement rapide de la concentration en nutriment dans la colonne d'eau). Celle-ci est en effet plus profonde en zone de convergence et moins profondes dans les zones de divergence, ce qui conduit à priori à un apport plus important de nutriments dans les couches de surface dans ces dernières régions.

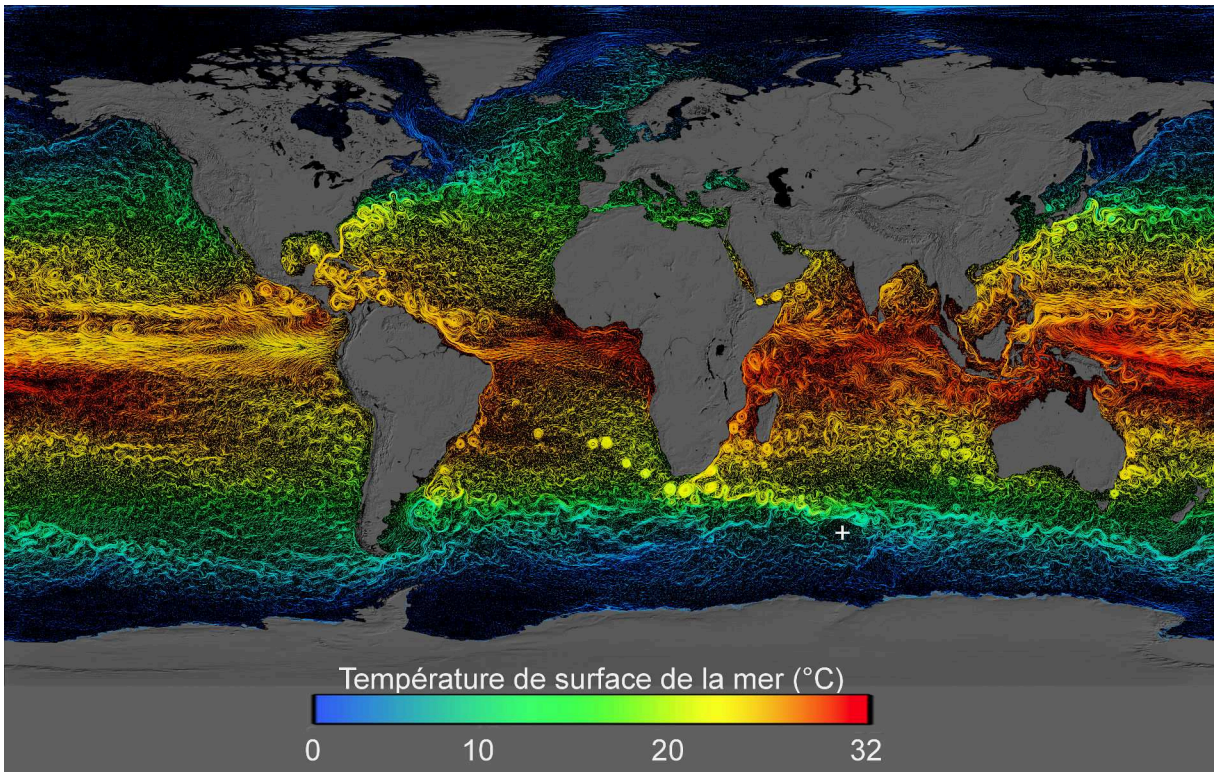


FIGURE *I .2 – Représentation globale des courants de surface colorés en fonction de la température des eaux de surface. Cette représentation est issue d'une simulation numérique à haute résolution (1/12 ° )(ECCO2, pour Estimating the Circulation and Climate of the Ocean, phase 2). Le modèle de circulation ECCO2 utilise le modèle de circulation général du MIT pour assimiler à la fois des données satellitaires et des données in situ. Ce modèle simule les courants océaniques à toutes les profondeurs mais seuls ceux de surface sont représentés ici. La position de l'île de Kerguelen, dans le sud de l'Océan Indien, est représentée par une croix blanche.* `http://svs.gsfc.nasa.gov/cgi-bin/details.cgi?aid=3912`

Mais cette vision de la circulation océanique à très grande échelle (à la fois spatiale et temporelle) influant de manière déterminante sur les réseaux trophiques a profondément évoluée depuis le début des années 90. On sait maintenant que les océans sont peuplés d'un très grand nombre de tourbillons mésoéchelles (de 100 à 300km de diamètre) interagissant fortement entre eux (Figure I .2). On estime que ces tourbillons mésoéchelles représentent plus de 80% de l'énergie cinétique des océans (Ferrari et Wunsch 2010). Ces tourbillons,

qui capturent les mouvements horizontaux les plus énergétiques, ont des échelles spatiales et temporelles (quelques jours à quelques semaines) beaucoup plus proches des constituants des réseaux trophiques (du phytoplancton aux prédateurs supérieurs). De ce fait ils impactent de manière déterminante ces réseaux trophiques. Cette vision de l'impact déterminant de la turbulence mésoéchelle océanique sur les réseaux trophiques s'est récemment enrichie avec la mise en lumière d'une nouvelle classe de mouvements associés aux structures sous-mésoéchelles (Klein et Lapeyre 2009). Ces structures concernent les filaments allongés de moins d'une dizaine de kilomètre de large ainsi que les tout petits tourbillons (moins de 5km de diamètre). L'impact dynamique de ces structures sous-mésoéchelles, omniprésentes sur les images satellites de température de surface de la mer et de couleur de la mer, était totalement ignoré il y a encore 10 ans. Les études récentes ont montré qu'elles capturent plus de 50% du champ de vitesse verticale dans les océans (cf revue de Klein et Lapeyre 2009) et de ce fait elles impactent fortement les réseaux trophiques (cf revue de Lévy et al. 2012). Ce travail de thèse se situe dans le contexte de cette nouvelle vision de la dynamique océanique et plus précisément celle relative aux structures sous-mésoéchelles.

De part leurs faibles dimensions et leur courte durée de vie l'impact de ces structures sous-mésoéchelles sur les écosystèmes marins est particulièrement difficile à observer. Néanmoins, grâce aux modèles dynamiques à haute résolution (Lévy et al. 2001, Lévy 2008, Lévy et al. 2012) et à quelques rares observations (Strass et al. 2002, d'Ovidio et al. 2010) leur rôle sur le développement du phytoplancton est de mieux en mieux compris.

L'impact de cette dynamique sous-mésoéchelle sur les niveaux trophiques supérieurs, par effet bottom-up, est lui encore très mal compris. Cette méconnaissance est due à une combinaison de difficultés d'observation. Le fait que la dynamique sous-mésoéchelle soit compliquée à échantillonner est la première raison. La seconde est que l'étude des maillons trophiques supérieurs est tout aussi délicate. En effet, ces organismes possèdent des capacités natatoires conséquentes qui leur permettent de se distribuer de façon active dans leur environnement (Cotté et al. 2015). Le résultat de leur distribution en mer devient alors un choix comportemental. Ceci est particulièrement vrai pour les prédateurs supérieurs souvent capables de parcourir de très longues distances (Block et al. 2011). Depuis une vingtaine d'années, le développement des méthodes de suivi satellitaire a fourni un outil exceptionnel pour l'étude de la distribution en mer des prédateurs supérieurs (Block et al.

2011). C'est notamment le cas de l'éléphant de mer austral qui, de part ses imposantes dimensions, peut être équippé de divers capteurs sans que sa survie ne soit affectée (McMahon et al. 2008). Deux types de capteurs sont aujourd'hui couramment déployés sur ce prédateur supérieur de l'Océan Austral. Les premiers mesurant son comportement alimentaires (accéléromètres 3-D) et les seconds son environnement physico-chimique (TDR, CTD, ...).

La haute fréquence de mesure de ces deux capteurs, la position trophique ainsi que le comportement alimentaire de cette espèce constituent les principales raisons pour lesquelles notre étude s'est focalisée sur cette espèce. Mes travaux de thèse s'inscrivent dans ce contexte général et se focalise sur l'éléphant de mer austral dans son environnement dynamique à sous-mésoéchelle.

# 2 L'éléphant de mer austral dans son environnement

## 2.1 Ecologie de l'éléphant de mer austral

### 2.1 a ) Biologie de l'espèce d'intérêt

L'éléphant de mer austral, *Mirounga leonina*, (SES, pour Southern Elephant Seal) est un mammifère marin de l'ordre des pinnipèdes et de la famille dite des phoques vrais : les phocidés. Les membres de cette famille sont caractérisés, entre autre, par l'absence de pavillon auriculaire, un museau court, de longues vibrisses et une fourrure courte (Jefferson et al. 1996). Les éléphants de mer se distinguent des 19 autres espèces qui composent cette famille par leur imposante dimension et par de très importantes différences morphologiques entre mâles et femelles (Figure I .3). Il existe deux espèces du genre *Mirounga*, *M. angustirostris* dans l'hémisphère nord (Californie-Mexique) et *M. leonina* au sud (îles sub-antarctiques). C'est cette deuxième, qui nous intéresse dans cette étude.
La population du sud compte environ 640 000 individus répartis en trois grandes colonies dans les trois secteurs océaniques entourant l'Antarctique (Biuw et al. 2007) : Atlantique (péninsule Valdes et Géorgie du sud), Pacifique (île de Macquarie) et Indien (Kerguelen, Crozet, et Marion Island). Les données utilisées dans cette thèse proviennent d'individus de la colonie de Kerguelen (Figure I .2). Les éléphants de mer du sud (SES, Southern Elephant Seal) sont polygynes, c'est-à-dire que chaque colonie est organisée en harem. On peut compter jusqu'à 100 femelles pour un mâle dominant. Cette organisation tend

à favoriser les individus mâles les plus imposants, d'où les tailles et poids considérables atteints par ceux ci, jusqu'à 6 mètres et 4 tonnes. Les femelles adultes sont en moyenne 3-4 fois plus petites que les mâles avec 2.5m pour 500kg (Figure I .3) (Le Boeuf et al. 1994).

FIGURE *I .3 – Photographie d'un mâle, d'une femelle et d'un jeune éléphant de mer Mirounga leonina (de gauche à droite).*

Le cycle annuel de vie de ces animaux se divise en quatre phases (Figure I .4) (Le Boeuf et al. 1994), dont deux se déroulent en mer et les deux autres à terre. Les séjours à terre, pendant lesquels ces animaux ne s'alimentent pas, durent rarement plus de quatre semaines consécutives. Ils passent ainsi plus de 80% de leur temps en mer (Field et al. 2001). La reproduction et la mise bas se font à terre à la fin de l'hiver / début du printemps austral (Octobre). Fin octobre / début novembre les SES partent en mer, pendant 3 mois, pour s'alimenter. Ils reviennent ensuite une deuxième fois à terre, au début de l'été, pour renouveler leur fourrure, c'est la mue. Ils repartent finalement en mer un mois plus tard (début Mars) pour 7 mois, jusqu'à fin septembre, pour, à nouveau, reconstituer leurs réserves énergétiques. Ce cycle de vie, en partie dépendant du milieu terrestre, rend cette espèce particulièrement adéquate aux études télémétriques. Le retour à terre entre chaque trajet facilite, en effet, considérablement les manipulations scientifiques.

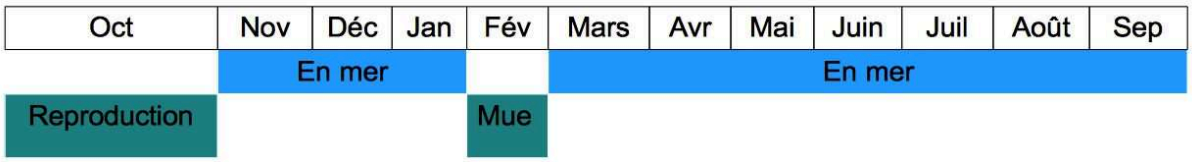


FIGURE *I .4 – Schématisation du cycle de vie annuel des femelles éléphants de mer du sud (d'après Le Boeuf et al. 1994).*

Quelle que soit leur colonie d'origine, lorsqu'ils sont en mer, les SES adultes, ont des lieux de recherche alimentaire clairement différents entre mâles et femelles (Figure I .5) (Hindell et al. 1991b, Campagna et al. 2006,Bailleul et al. 2010a). Concernant la colonie de Kerguelen, les mâles adultes privilégient les plateaux continentaux de Kerguelen (PK) et le plateau péri-Antarctique (PA) (Bailleul et al. 2010a, O'Toole et al. 2014) sur le fond desquels ils trouvent leurs proies. A l'inverse les femelles et les mâles juvéniles de cette colonie recherchent leurs proies en milieu pélagique (Bailleul et al. 2010a, Cotté et al. 2015) au niveau de la zone marginale de glace (ZMG) ou le plus souvent de la zone inter-frontale (ZIF) à l'Est de Kerguelen (Bailleul et al. 2010a). Ces deux zones sont connues pour présenter une forte richesse biologique (Dragon et al. 2011). Les hypothèses pouvant expliquer cette ségrégation spatiale sont : d'une part des besoins énergétiques différents entre les mâles adultes et les femelles et/ou d'autre part la territorialité des grands mâles qui chassent les jeunes et les femelles à l'extérieur des plateaux continentaux.
On s'intéresse dans cette étude à l'influence de la dynamique océanique submésoéchelle sur le comportement des prédateurs supérieurs, c'est pourquoi nous nous sommes focalisés sur le comportement d'alimentation des femelles SES.

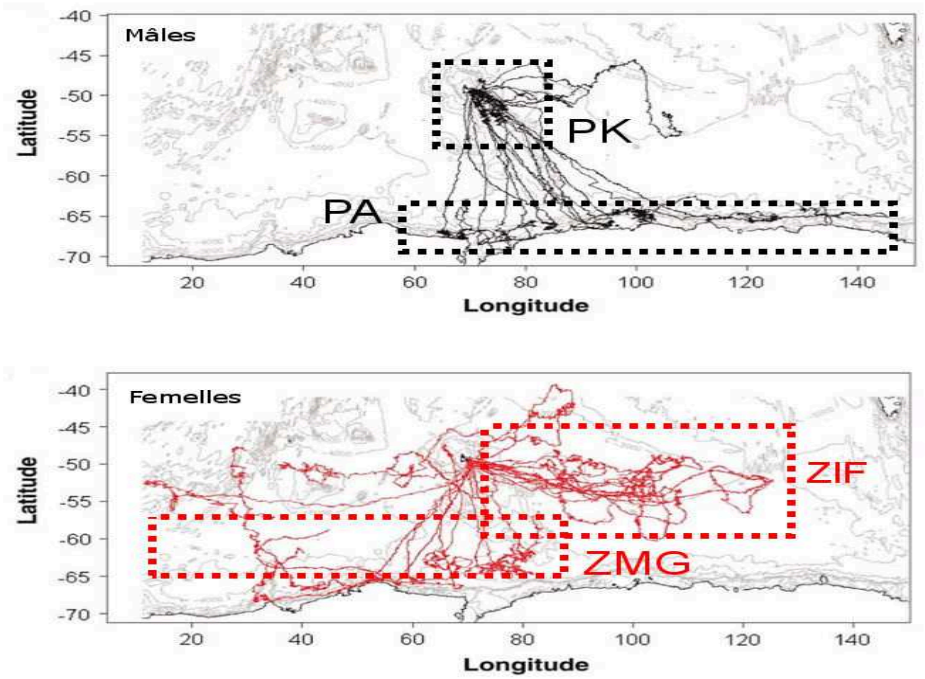


FIGURE *I .5 – Carte des trajectoires de 21 mâles (en noir) et de 18 femelles (en rouge) éléphants de mer équipés sur l'île de Kerguelen entre 2003 et 2007 (d'après Bailleul et al. 2010a). PK : Plateau de Kerguelen, PA : Plateau peri-Antarctique, ZIF : Zone Inter-Frontale, ZMG : Zone Marginale de Glace.*

### 2.1 b ) Dynamique océanique de la zone d'alimentation préférentielle des femelles éléphant de mer

La zone d'alimentation préférentielle des femelles éléphant de mer de Kerguelen, la Zone Inter-Frontale, se trouve au sein du plus important courant de la planète (en terme de volume transporté 100-150.10Sv). Ce courant, appelé Courant Antarctique Circumpolaire (ACC), circule d'Ouest en Est sur 25000 km autour du continent Antarctique.

Sa circulation (Figure I .6) en équilibre, implique deux mécanismes distincts : les flux de chaleur et le forçage du vent (Rintoul 2010). Les forts vents d'ouest sans obstacles continentaux et la rotation de la terre entrainent, en surface de l'ACC, une dérive d'Ekman vers le nord. Cette dernière crée, au sud, une dépression qui est simultanément compensée par pompage d'Ekman (remontée d'eaux profondes) aux environs de 60 ° S (divergence antarctique). En remontant vers la surface une partie de ces eaux se refroidit au contact de l'air et plonge le long du talus continental. L'autre partie se réchauffe par advection vers le nord (transport d'Ekman) entrainant une remontée, grande échelle, des isopycnes (lignes d'égales densité) au sud. Cette remontée se manifeste géographiquement par l'apparition en surface de deux grands fronts de l'ACC : le front polaire (PF) et le front sub-Antarctique (SAF) (Figure I .6). Le basculement des isopycnes entraine la formation de tourbillons mésoéchelle par instabilité barocline. Ces tourbillons induisent un transport méridien de chaleur, du nord vers le sud perpendiculairement au sens de l'ACC (Trani et al. 2014). Cette intense activité mésoéchelle peut être illustrée par les fortes valeurs d'énergie cinétique tourbillonnaire (EKE, Eddy Kinetic Energy) le long du trajet de l'ACC (Figure I .7, Ducet et al. 2000).

L'intensité de la turbulence mésoéchelle le long de l'ACC est variable spatialement notamment à cause de la topographie (Gordon et al. 1978). Celle-ci induit en particulier une intensification de l'ACC, et donc de l'activité tourbillonnaire, en aval du passage de Drake, de la Macquarie Ridge et du plateau de Kerguelen (Ducet et al. 2000).

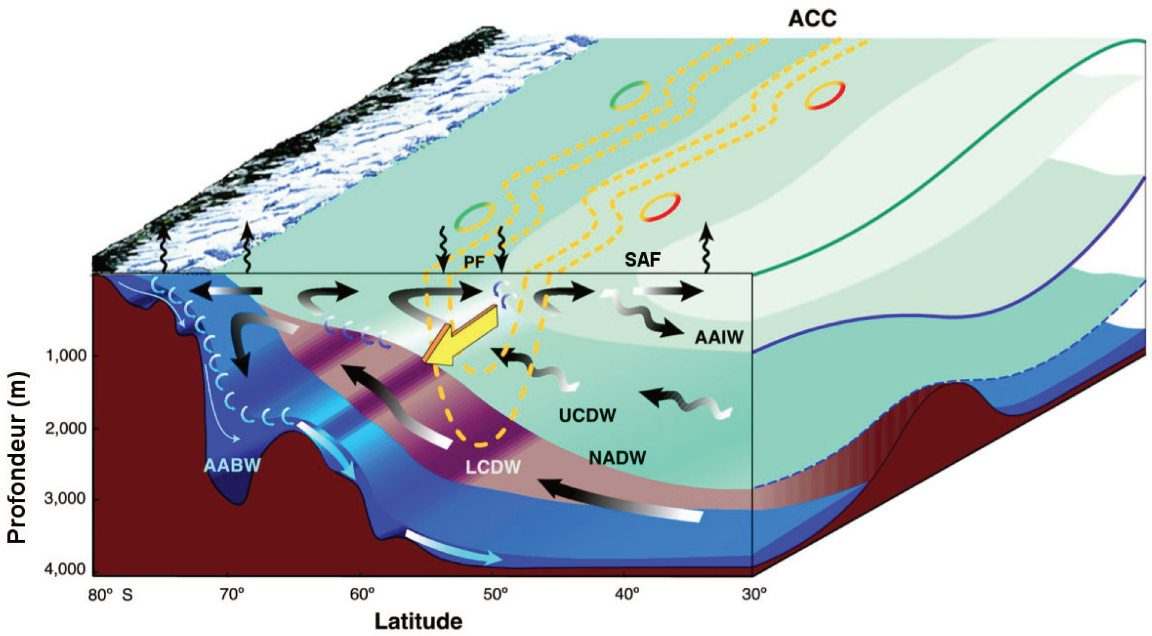


FIGURE I .6 – *Schéma de la circulation méridienne de l'Océan Austral (d'après Roquet 2009 et Speer et al. 2000). Le transport d'Ekman des couches de surface de l'ACC (AAIW) entraîne un pompage d'Ekman des masses d'eau profondes (UCDW, LCDW et NADW). La partie la plus méridionale de ces eaux est subduite le long du plateau continental pour former l'eau Antarctique de fond (AABW). L'autre partie est advectée en surface vers le nord. PF : Front Polaire et SAF : Front Sub-Antarctique.*

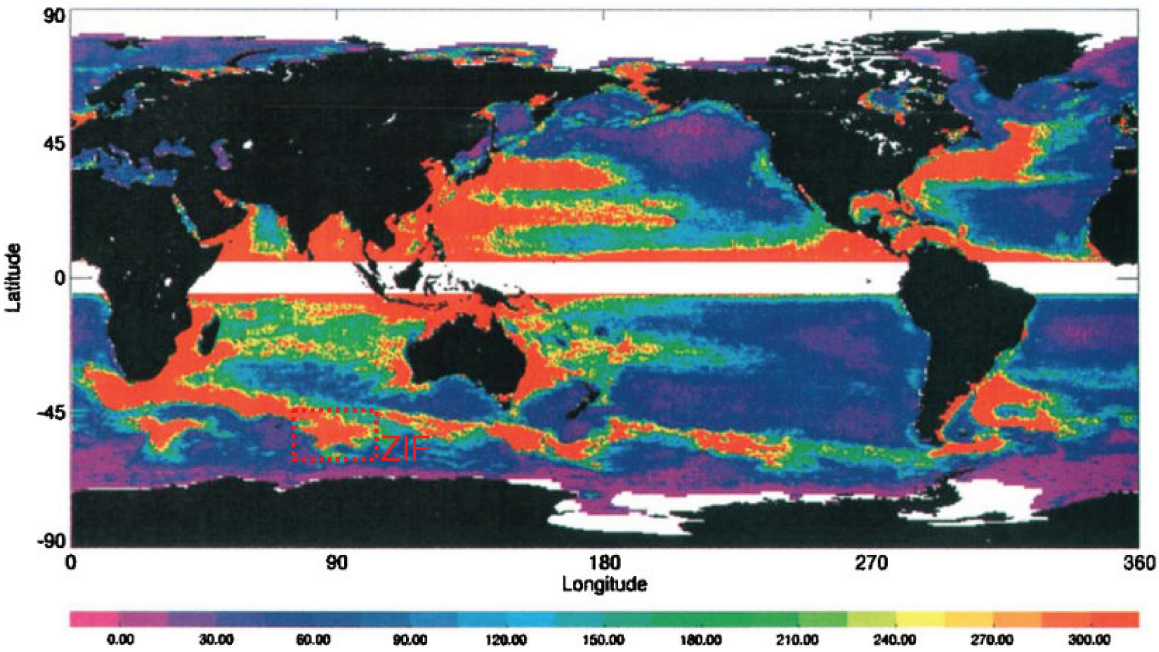


FIGURE I .7 – *Carte d'énergie cinétique tourbillonnaire (EKE) (en $cm^2.s^{-2}$) estimée sur une période de 5 ans à partir de la variance des vitesses zonales et méridiennes des courants mesurées via TOPEX/Poseidon et ERS-1 et 2 (d'après Ducet et al. 2000). Le rectangle pointillé rouge (ZIF : Zone Inter-frontale) encadre la zone d'alimentation préférentielle des femelles éléphants de mer de la colonie de Kerguelen située sur une zone à fort EKE.*

## 2.2 Ecologie alimentaire des femelles éléphants de mer dans leur environnement mésoéchelle : Etat de l'art

Lorsqu'elles partent en mer, les femelles SES ont un comportement de recherche alimentaire presque frénétique, avec 90% de temps sous la surface de l'eau (Hindell et al. 1991b, Hindell et al. 1991a). En effet, les capteurs de profondeur révèlent que ces animaux réalisent continuellement des plongées longues et profondes (McConnell et al. 1992, Le Boeuf et al. 1994). La durée des plongées est comprise entre 15 et 30min, soit une soixantaine de plongées par jour. Les phases de surface durent généralement moins de à 3min. La profondeur moyenne des plongées est proche de 500m de jour et 300m de nuit, avec quelques rares exceptions pouvant atteindre 2000m de profondeur (Bailleul et al. 2007). Ce comportement nycthéméral fut rapidement associé à celui de leur proies.

Pendant longtemps les céphalopodes furent désignés comme proie préférentielle des femelle éléphant de mer (Rodhouse et al. 1992, Slip 1995, Green et Burton 1993). Cependant ce résultat, basé sur des analyses de contenus stomacaux, présente une version tronquée de la réalité (Cherel et al. 2008). En effet, cette méthode utilise les restes solides identifiés dans les bols alimentaires des prédateurs supérieurs. Elle sous-estime donc fortement l'abondance des espèces cartilagineuses. En 2008, l'utilisation d'une méthode basée sur les isotopes stables de l'azote et du carbone a permis de mettre en évidence que les myctophidés sont en fait leur proies préférentielle (Cherel et al. 2008, Bailleul et al. 2010a, Figure I .8). En effet cette méthode repose sur le principe de "nous somme ce que nous mangeons", c'est à dire : la composition moléculaire et tissulaire d'un consommateur reflète celle de son alimentation (Cherel et al. 2008, Kelly 2000). On peut ainsi comparer la signature isotopique des tissus d'un prédateur supérieur à celle de ses proies potentielles, et ainsi estimer son régime alimentaire.

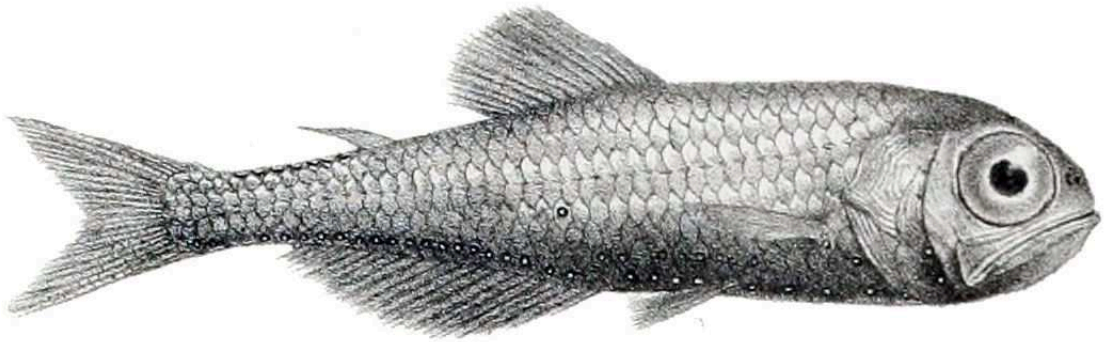

FIGURE *I .8 – Electrona antarctica, l'une des principales proies des femelles éléphants de mer (Günther 1887)*

Les myctophidés (ex : Figure I .8) sont des petits poissons pélagiques (∼10cm) dits poissons lanternes en raison de leur capacité à être bioluminescent. Cette famille de poissons est caractérisée par la plus forte diversité spécifique et les plus fortes biomasses et abondances de l'Océan Austral (Hulley et Duhamel 2011, McGinnis 1982, Catul et al. 2011). Les espèces de myctophidés se distribuent dans le domaine méso (200-1000m) et bathy-pélagique (1000-4000m). Ils constituent le lien écologique central entre les consommateurs primaires et les prédateurs supérieurs (Catul et al. 2011). Les myctophidés réalisent des migrations nyctémérales pour suivre le zooplancton à partir duquel elles s'alimentent et pour limiter leur propre prédation (Catul et al. 2011). Ce comportement journalier des myctophidés contraint fortement celui des femelles SES. Pour se camoufler, les myctophidés utilise la contre illumination, ils produisent, via des photophores, de la lumière pour masquer leur ombre et ainsi perturber les prédateurs qui viendrait du dessous. Cette production lumineuse intervient aussi dans des processus intra-spécifiques comme la reconnaissance de partenaire sexuel ou la communication (Catul et al. 2011).
Les mécanismes par lesquels les femelles SES détectent leurs proies sont encore incertains mais un lien avec les zones dynamiques dans lesquels elles les chassent se précise. En effet Field et al. 2001 sont les premiers à avoir observé une tendance des femelles SES à plonger différemment en zone frontale, à l'échelle des masses d'eau. Ils ont étudié les changements de comportement des femelles SES dans différentes masses d'eau, identifiées à partir de leur caractéristiques physiques (température/salinité). La seule différence notable de comportement fut observée au niveau des transitions entre ces masses d'eau.
Quelques années après, ces observations furent complétées par le développement des systèmes de positionnements (GPS et ARGOS) et des observations satellitaires. En 2006 Campagna et collaborateurs ont observé pour la première fois, un changement de direction

et de comportement de plongée (plongées moins profondes) à proximité d'un tourbillon mésoéchelle (Campagna et al. 2006). Les observations satellites utilisées dans cette étude sont des données composites MODIS (Moderate-Resolution Imager Spectroradiometer), obtenues en combinant 8 jours de mesure pour s'affranchir de la couverture nuageuse intense dans cette zone.

D'autres indices de comportement furent développés et calculés pour identifier les instants de recherche alimentaire intense. C'est notamment le cas des méthodes statistiques de type First Passage Time (FPT), Area Restricted Search (ARS). Ces méthodes sont basées sur la sinuosité de la trajectoire, ou sur des paramètres tels que le nombre de plongées au kilomètre carré, le temps passé au fond des plongées ou les vitesses de descente et remontée. Les hypothèses utilisées par ces méthodes sont doubles : d'une part, les proies ciblées par ce prédateur supérieur sont organisés en patch, d'autre part ce prédateur, à la rencontre d'un patch, cherche à maximiser sont temps dans la zone en : diminuant ses déplacements horizontaux, augmentant son temps passé au fond des plongées (période de recherche active) et diminuant ces temps de transit entre la surface et le fond. L'ensemble de ces variables et techniques a permis d'observer, à partir de quelques individus, un comportement de recherche alimentaire intense de ces animaux au niveau de la bordure des tourbillons cycloniques mésoéchelles (Figure I .9) (Bailleul et al. 2010b, Dragon et al. 2010).

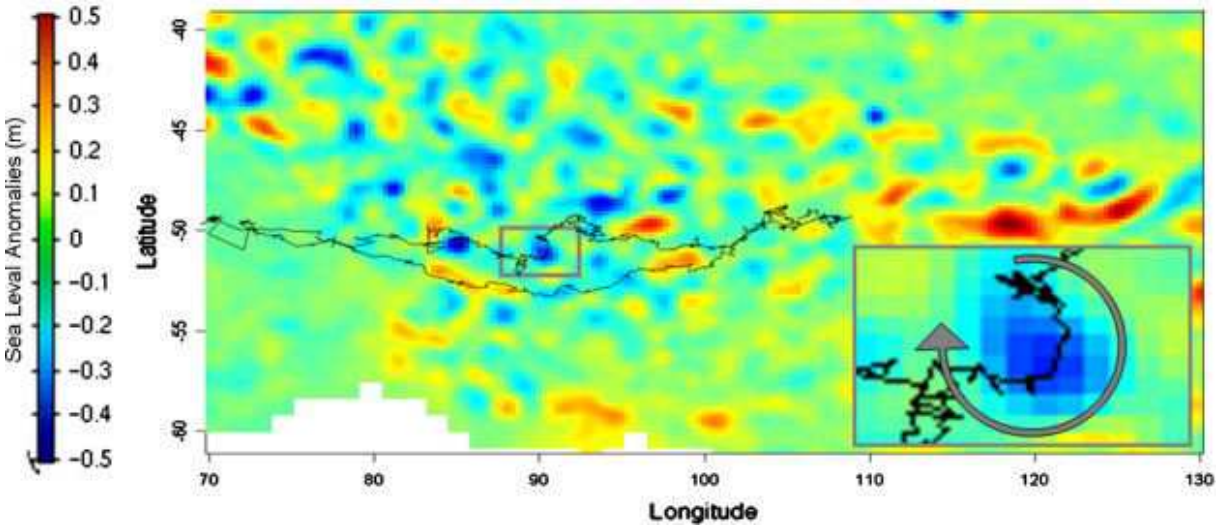


FIGURE *I .9 – Trajectoire d'une femelle éléphant de mer combinée avec une mesure hebdomadaire de l'anomalie de hauteur d'eau (SLA). La portion hebodmadaire de trajectoire correspondante à la carte de SLA est détaillée en bas à droite. On peut y observer la forte sinuosité de la trajectoire de la femelle SES au niveau de la bordure d'un tourbillon cyclonique (signature négative de SLA) (Dragon et al. 2010)*

En utilisant une large base de données (42 individus femelles), Cotté et collaborateur (Cotté et al. 2015) ont réussi à synthétiser et à approfondir les relations entre les femelles éléphants de mer et leur environnement dynamique (présence de fronts, origine des masses d'eau). Le but était dans cette étude d'avoir un grand nombre d'individus afin obtenir des tendances significatives de comportement. Celles-ci n'ont été observées que pendant la période post-mue (hiver austral). A cette période de l'année, le bloom phytoplanctonique printanier a largement été déformé par la dynamique méso et sous-mésoéchelle entrainant par cascade trophique une forte hétérogénéité spatiale de l'écosystème. Les tendances observées montrent des périodes de « voyage » le long des fronts méso/sous-mésoéchelle et de recherche alimentaire intense dans des structures tourbillonnaires mésoéchelles froides en provenance du sud. Cette étude suggère l'importance des structures dynamiques fine échelle en tant qu'indice de zone à forte concentration en proies et confirme statistiquement l'accentuation du comportement de recherche alimentaire au sein des tourbillons mésoéchelle.

Les études précédemment citées ont permis de mettre en évidence le rôle majeure de la dynamique océanique dans le contrôle de l'activité de recherche alimentaire des femelles éléphant de mer. Cependant les jeux de données utilisés jusqu'à maintenant ne permettent pas d'observer directement ces relations physique-biologie ; le comportement de ces prédateurs étant en effet estimé et non mesuré. De plus, a cause de difficultés technologiques rendant l'observation impossible, le rôle des structures sous-mésoéchelles a pour l'instant été mis de coté.

# 3 Une nouvelle vision de la dynamique : l'importance de la sous-mésoéchelle

## 3.1 Découverte récente de la dynamique sous-mésoéchelle

Avant les années 2000 on pensait que la variabilité de la dynamique de surface de l'océan était essentiellement dominée par la turbulence mésoéchelle dans les 1000 premiers mètres et le mélange dans la couche de mélange. Depuis cette période, les résolutions des modèles numériques ont augmenté d'un facteur 10 permettant de mettre en évidence une nouvelle classe de turbulence : la turbulence sous-mésoéchelle.

On sait depuis les années 90 que les tourbillons mésoéchelle existent partout dans l'océan. Ces tourbillons sont caractérisés par des échelles de longueur horizontales de l'ordre de 100-200km et des échelles de temps allant de la semaine (formation) à plusieurs mois (durée de vie). Ces caractéristiques rendent les tourbillons mésoéchelles observables par altimétrie satellitaire (Le Traon et Morrow 2001, Isern-Fontanet et al. 2006b, Chelton et al. 2007, etc.). Ces structures interagissent entre elles de manière intense et non linéaire. De telles interactions provoquent la déformation des champs de traceur de l'océan dont la température, la salinité et la chlorophylle. Par ce mécanisme, des structures de plus fine échelle que les tourbillons sont générées dans les couches de surface de l'océan. Ces filaments et structures de sous-mésoéchelle se caractérisent par des échelles de longueurs entre 1 et 10km et des échelles temporelles de l'ordre de la journée et sont associées à de fortes vitesses verticales. Les principaux mécanismes à l'origine de la formation de ces structures sont d'une part l'étirement des anomalies de densité par les tourbillons mésoéchelles, ce qui produit des forts gradients de densité à fine échelle; et d'autre part la frontogénèse associée à ces forts gradients qui génèrent des vitesses verticales importantes.

Les structures sous-mésoéchelle sont observées, en terme de température et de chlorophylle, grâce aux mesures satellitaires très haute résolution ($\sim$1km et en dessous). Un exemple de ces observations fine échelles est présenté en figure I .10.
Mais ce n'est que depuis ces dernières années que la connaissance et la compréhension de la dynamique tridimensionelle associée à ces structures filamentaires de sous-mésoéchelle a considérablement progressé. Ces progrès sont essentiellement dus à l'interprétation d'études théoriques et à l'utilisation de modèles numériques de très haute résolution. Ces études ont montré notamment que les filaments sous-mésoéchelle sont généralement associés à des vitesses verticales très intenses qui peuvent jouer un rôle crucial dans les échanges entre les couches océaniques profondes et celles de surface (pompe verticale, Klein et Lapeyre 2009). En effet les vitesses de ces mouvements verticaux peuvent atteindre jusqu'à 50-100m.jour$^{-1}$, soit au moins un ordre de grandeur de plus que celles mesurées au sein des structures mésoéchelles (1-10m.jour$^{-1}$). On considère que ces structures de sous-mésoéchelles, qui sont situées autour et entre les tourbillons mésoéchelles, capturent plus de 50% du champ de vitesse verticale total dans les 500 premiers mètres sous la surface (Lapeyre et Klein, 2006b).

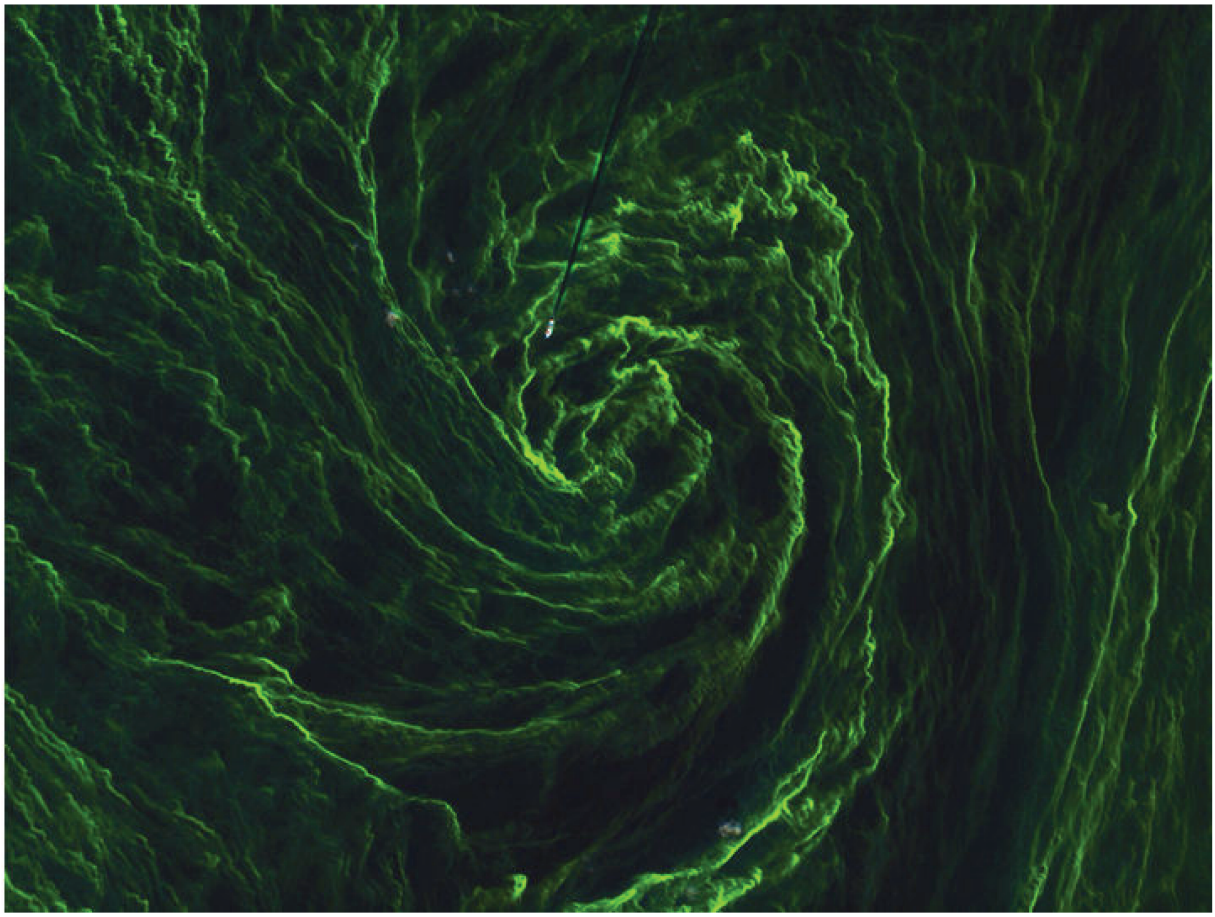

FIGURE *I .10 – Eye of an algal storm - Image de couleur de l'eau, en mer baltique, obtenue le 7 août 2015 par le satellite Sentinel 2A lancé le 23 Juin 2015. Cette image, dont la résolution est de* ***10m****, montre l'abondance de structures de très fine échelle au sein desquelles un navire se déplace (non loin du centre de "l'algal storm").* `http://www.esa.int/Our_Activities/Observing_the_Earth/Copernicus/Sentinel-2/`

## 3.2 Dynamique des structures sous-mésoéchelles

Dans le cadre de ce travail, il est utile de rappeler succinctement la dynamique associée aux structures sous-mésoéchelles, mise en évidence ces 10 dernières années, et en particulier les mécanismes favorisant l'émergence des forts mouvements verticaux à très fine échelle. Ces mouvements verticaux sont en fait le résultats de mécanismes de frontogénèse (Hoskins et al. 1978, Lapeyre et al. 2006). Les mouvements horizontaux liés à la mésoéchelle engendrent le renforcement des gradients horizontaux de densité, sous forme de front sous-mésoéchelle. Ces processus perturbent l'équilibre du vent thermique (Hoskins et al. 1978 et Klein et al. 1998) et induisent le développement d'une circulation agéostrophique perpendiculaire au plan du front (Figure I .11). Les mouvements verticaux intenses au sein de cette circulation tendent à diminuer les gradients horizontaux de densité tout en restaurant une forte stratification verticale.

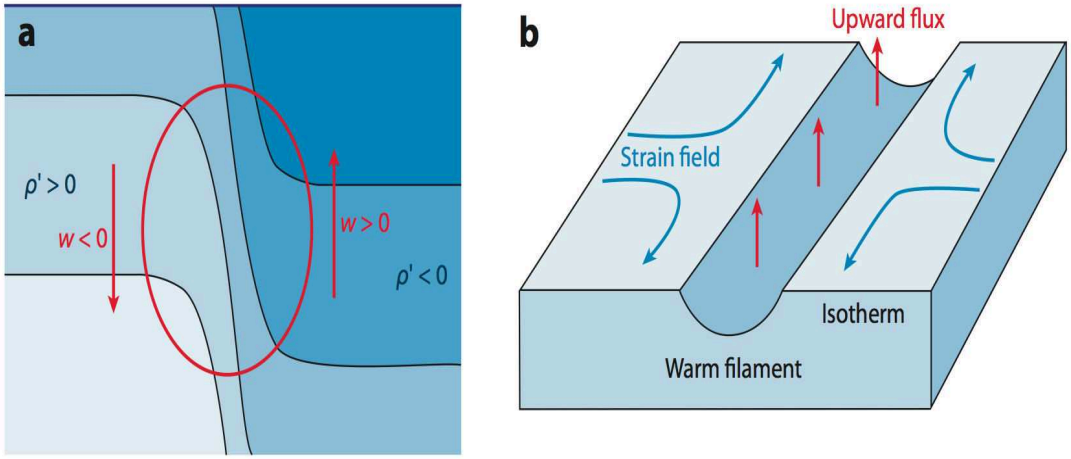


FIGURE *I .11 – a) Schéma de la circulation agéostrophique formée en réponse au renforcement d'un gradient horizontal de densité. La figure représente la section verticale de densité à travers un front de sous-mésoéchelle. Les lignes noires correspondent aux isopycnes et les flèches rouges à la circulation agéostrophique. Le milieu plus léger est à droite (bleu foncé) et celui plus dense est à gauche (bleu clair). La figure b) illustre schématiquement les vitesses verticales qui se développent en réponse à l'élpongation d'un filament chaud (bleu foncé) par un champ de déformation horizontale (flèches bleues) (d'après Klein et Lapeyre 2009).*

Toutefois, bien que la théorie des mécanismes physiques liés à ces processus soit de mieux en mieux comprise, leur observation reste délicate. Le problème est que les échelles spatiales mises en jeu sont très petites. Ceci peut se comprendre avec des arguments de dynamique et d'analyse spectrale. Les vitesses verticales peuvent en effet être estimées avec l'équation Omega (Hoskins et al. 1978). Une version simplifiée de cette équation (cf par exemple Legal et al. 2007) indique que, dans les couches supérieures océaniques, ces vitesses verticales sont proportionnelles au laplacien du champ horizontal de densité (la dérivée seconde horizontale de la densité). Or on sait que le spectre de densité près de la surface a une pente en $k^-2$, avec k le nombre d'onde. Ce qui signifie que le spectre du laplacien de densité a une pente en $k^2$. En d'autres termes, les échelles les plus énergétiques du champ de laplacien de la densité (et donc de la vitesse verticale) sont les échelles les plus petites. Ces arguments mettent en lumière le fait que les vitesses verticales sont principalement capturées par les structures de sous-mésoéchelles. Ils indiquent également l'importance d'avoir accès au champ de densité à très haute résolution spatiale pour l'estimation de ces vitesses.

La méthode SQG, pour Surface Quasi-Geostrophic (Blumen 1978, Held et al. 1995) s'est montrée particulièrement adaptée, dans ces cas, pour reconstruire la dynamique 3-D des tourbillons mésoéchelles et des filaments submésoéchelle (Lapeyre et Klein 2006a, Cha-

pitre IV ). Elle permet, en accord avec l'équation Oméga (Hoskins et al. 1978), d'estimer à chaque profondeur le champ de vitesse vertical à partir du champ de densité en surface à haute résolution. Pour cela, la méthode SQG utilise notamment la corrélation forte entre le champ de densité en surface à haute résolution et le champ de densité en profondeur. Ceci permet, à partir du champ de densité en surface à haute résolution et d'une climatologie de la stratification intérieure de reconstruire le champ de densité 3D en profondeur (cf Chapitre IV pour plus de détails). Les arguments de dynamique quasi-géostrophique (géostrophie, vent thermique et équation Omega) permettent alors de diagnostiquer la dynamique 3D (vitesses verticales comprises) à partir du champ de densité 3D. La qualité des reconstructions de dynamique 3-D par la méthode SQG est donc très dépendante de la qualité, et notamment de la résolution spatiale, du champ de densité en surface utilisée. C'est pour cette raison que la méthode SQG a, pour le moment, été utilisée essentiellement avec des sorties de modèle haute résolution plutôt qu'avec des observations satellites.

## 3.3 Impact de la dynamique sous-mésoéchelle sur les prédateurs supérieurs

Les études de dynamique océanique indiquent clairement que les courants horizontaux les plus énergétiques sont essentiellement associés aux tourbillons mésoéchelles (cf revue de Klein et Lapeyre 2009). Cela explique la bonne correspondance entre les trajectoires des éléphants de mer et les exposants de Lyapounov issus des données altimétriques, qui elles ne capturent que la dynamique mésoéchelles (Cotté et al. 2015, d'Ovidio et al. 2013). Par contre, comme indiqué précédemment, les vitesses verticales sont essentiellement associées aux structures de sous-mésoéchelle (donc de bien plus petite échelle que les tourbillons mésoéchelles).

Ces structures sous-mésoéchelles, de part leur dynamique verticale intense, jouent donc un rôle majeur dans la stimulation de la production primaire. En effet, l'un des principaux facteurs limitant le développement du phytoplancton dans le domaine pélagique est la faible concentration en nutriments des couches de surface. Les eaux plus profondes bénéficient de plus fortes concentrations mais les conditions lumineuses n'y sont pas favorables pour les organismes photosynthétiques. En injectant, depuis la subsurface vers les eaux de surface, des eaux riches en nutriments, les structures sous-mésoéchelles permettant localement au phytoplancton de se développer (Lévy et al. 2001). De tels apports

de nutriment impactent par cascade trophique toute la structure et le fonctionnement des écosystèmes depuis la base (Perruche et al. 2011, Lévy et al. 2014) jusqu'au sommet (De Monte et al. 2012, Tew-Kai et al. 2009). On peut donc supposer que les éléphants de mer rencontrent plus de proie au niveau des structures sous-mésoéchelles. C'est cette hypothèse que ce travail se propose de confirmer.

# 4 Problématiques

Dans cette thèse nous nous sommes attachés à répondre à la question suivante : Comment les fronts sous-mésoéchelles influencent le comportement alimentaire des femelles éléphant de mer ? Pour cela, mon travail s'est divisé en trois parties qui constituent les trois chapitres de ce manuscrit.

La première étape, pour répondre à notre problématique, a été d'identifier les structures frontales à sous-mésoéchelles le long des trajectoires des femelles SES. Pour se faire nous avons utilisé l'incroyable jeu de donnée in situ fournit par les capteurs déployés sur ces animaux. Ces données ont déjà été utilisées pour décrire l'océan austral en terme de fronts grande échelle, de taux de formation de glace de mer et de circulation. Cependant, les échelles ciblées par ces étude sont bien supérieures à celles qui nous intéresse ici (Roquet et al. 2009, Charrassin et al. 2008). Actuellement la température et la luminosité sont mesurées toutes les secondes tout au long de la trajectoire des femelles SES. En combinant le comportement de plongée à très haute fréquence de ces animaux avec la haute fréquence de mesure des capteurs on obtient un échantillonneur haute résolution inédit et idéal pour l'étude des fronts sous-mésoéchelles de l'océan.

Dans un deuxième temps, le comportement alimentaire des femelles SES au sein des fronts sous-mésoéchelles a été étudié. Ce comportement est de mieux en mieux compris et quantifié. En effet, depuis trois ans, un nouveau capteur permet de mesurer les événements de tentative de capture de proie de ces animaux : les accéléromètres 3-D. Ce capteur enregistre à très haute fréquence les mouvements de tête de ces animaux. En cherchant les événements d'accélération intense simultanées dans les 3 axes de l'accéléromètre on peut identifier des moments de tentative de capture de proie (Gallon et al. 2013, Guinet et al. 2014). Des validations en bassin de cette méthode ont déja été réalisées sur d'autres

espèces de pinnipèdes (Viviant et al. 2010). Cette mesure a permis ici de quantifier très précisément (à l'échelle de la plongée) l'activité d'alimentation de ce prédateur supérieur à proximité et à l'écart des fronts sous-mésoéchelles.

Enfin, toujours en utilisant ce jeu de donnée in situ à très haute résolution, nous nous sommes intéressés à calibrer et valider la méthode SQG dans notre zone d'étude. C'est à notre connaissance, la première fois que cette méthode est validée avec des données in situ de cette résolution. Le but à long terme de cette validation étant de reconstruire la dynamique frontale, et plus précisément les vitesses verticales, à sous-mésoéchelle à proximité des trajectoires des femelles éléphants de mer.

# Chapitre II

# Matériel et Méthodes

## Liste des abréviations

- TDR : Time Depth Recorder
- CTD : Conductivity Temperature Depth
- SST : Sea Surface Temperature : Température de surface de l'eau
- PCA : Prey Catch Attempt : événement de tentative de capture de proie

## Introduction

L'originalité de cette étude est de combiner deux types de données (Figure II .1) : Biologging et télédétection pour étudier le comportement alimentaire des femelles éléphant de mer. Le premier type est formé par les données in-situ acquises grâces à des balises mesurant température, profondeur conductivité et accélérométrie, déployées sur les éléphants de mer à partir de l'archipel des Kerguelen. Le second type, regroupe les observations de la surface de l'océan obtenues par satellite. Les méthodes, développées pendant ce travail de thèse et utilisées pour extraire des variables caractéristiques de l'environnement physique et du comportement de l'animal, sont présentées ci-dessous. La première partie concerne les données issues des balises déployées sur les éléphants de mer et la deuxième celles issues de la télédétection.

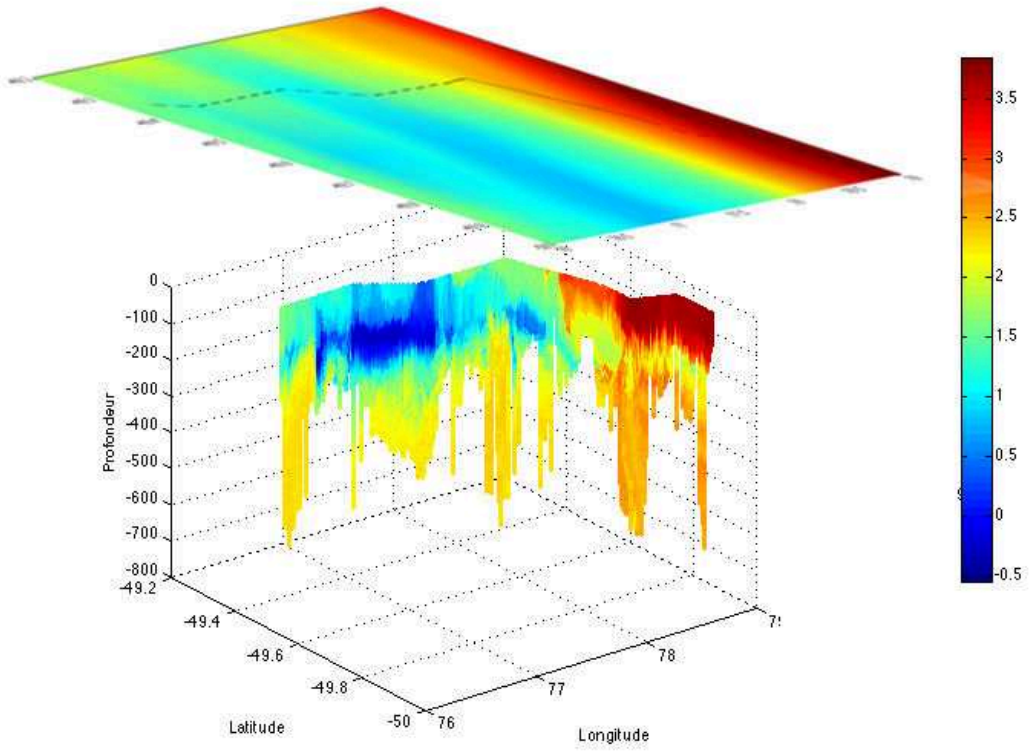


FIGURE *II .1 – Exemple de vue 3-D de l'environnement physique observé le long des trajectoires des femelles éléphants de mer obtenu à partir de la combinaison des deux types de données : la télédétection (en haut) et le biologging (en bas). La figure représente les variations de température en surface (en haut, satellite) et en profondeur (en bas, TDR) le long de la trajectoire d'une femelle éléphant de mer pendant trois jours.*

Les caractéristiques techniques de ces deux types de données sont synthétisées dans les tableaux II .1 et II .2 ci dessous et seront détaillées dans les parties suivantes. Le tableau II .3 synthétise les caractéristiques des différents jeux de données in situ utilisés dans ce travail, avec les capteurs déployés, leur date de déploiement, et le nombre de femelles éléphant de mer équipées.

*Tableau II .1 – Synthèse des caractéristiques des données de type Biologging utilisées dans cette étude et issues des capteurs (TDR et CTD) déployés sur les femelles éléphants de mer.*

| Capteur (Fournisseur) | Paramètre | Précision | Limites de mesure | Fréquence d'échantillonnage |
|---|---|---|---|---|
| TDR (Wildlife Computers) | Température | 0.1 ˚C | -40 ˚C, +60 ˚C | 1s |
| | Pression | 1% | 0, 1500m | |
| | Lumière | | $10^{-11}$, $10^{-1}$ W.cm$^{-2}$ | |
| CTD (Sea Mammals Research Unit) | Température | 0.005 ˚C | -5 ˚C, +35 ˚C | 2-3 profiles par jour |
| | Salinité | 0.01mS.cm$^{-1}$ | 0, 80mS.cm$^{-1}$ | |
| | Concentration en Chlorophylle a | 0.1$\mu$ g.L$^{-1}$ | 0, 5 $\mu$ g.L$^{-1}$ | |

*Tableau II .2 – Tableau de synthèse des caractéristiques des données de type télédétection utilisées dans cette étude et issues de capteurs altimétriques et micro-ondes*

| Mission spatiale / Fournisseur | Paramètre | Précision | Résolution Horizontale | Fréquence d'échantillonnage |
|---|---|---|---|---|
| Windsat | Température de la surface de la mer | 0.15 ˚C | 1/4 ˚ (25km) | Journalière |
| Aviso | Hauteur de la mer | <3cm | 1/3 ˚ (35km) | Hebdomadaire |

*Tableau II .3 – Tableau de synthèse des caractéristiques des individus utilisés pour les différentes études de ce travail*

| Etude | Capteurs utilisés | Période | Nombre d'individu |
|---|---|---|---|
| Article PLos One | TDR + CTDfluo | 2009 - 2010 | 4 |
| Relation T - $\rho$ | CTD | 2006 - 2011 | 30 |
| Article PNAS | TDR + accéléromètres | 2011 - 2013 | 16 |
| Reconstructions SQG | TDR + CTD + accéléromètres | 2012 - 2013 | 4 |

# 1 Description du jeu de données issu des capteurs déployés sur les éléphants de mer

## 1.1 Mesures physiques in situ : l'éléphant de mer, un super échantillonneur

### 1.1 a ) La pose des balises sur les femelles éléphants de mer

Depuis une vingtaine d'années, de nombreux prédateurs supérieurs (mammifères, reptiles, requins, oiseaux, ...) ont été équipés d'enregistreurs électroniques. Cette technique est appelée Bio-Logging (Bio = espèce animale, Logging = logger = enregistreur). La miniaturisation de plus en plus poussée des capteurs a permis « d'embarquer » des appareils de plus en plus performants, notamment en termes de fréquence et de précision de mesure. Le déploiement de ces capteurs est illustré en figure II .2.
La pose de balise sur les éléphants de mer est principalement réalisée au niveau de la pointe Morne, à l'extrême Est de l'île principale des Kerguelen. Les femelles équipées sont choisies de façon aléatoire au sein de la colonie. Une fois sélectionné au sein de la colonie, l'individu est plongé dans le noir, via une capuche opaque (figure II .2.A). De cette façon il est immobilisé et se calme. Il est ensuite anesthésié en utilisant une combinaison 1:1 de Tilétamine et Zolazépam (0.8ml/100kg) par voie intraveineuse (figure II .2.B). Lorsque le sédatif a fait effet la capuche est retirée. L'animal est pesé, mesuré et les différents prélèvements (sang, ongle, vibrisses) sont réalisés (figure II .2.C). Enfin les équipements sont déployés (figure II .2.D). Les balises utilisées ici ont été fixées sur la tête de l'animal par une résine epoxy à prise rapide (Araldite AW2101).
Ces déploiements sont réalisés pendant les périodes à terre de ces animaux, c'est-à-dire deux fois par an, pendant les périodes de Mue (Janvier-Février) et de reproduction (Septembre-Octobre). Seules les données provenant des périodes post-reproduction (Octobre-Janvier) sont utilisées dans cette étude. En effet les accéléromètres (détaillés ci-dessous), ne peuvent être pour l'instant déployés que sur de courtes périodes (3 - 4mois) au vu de leur consommation d'énergie. Ces manipulations sont réalisées en accord avec le comité d'éthique de l'Institut Polaire Français (IPEV) et lorsque la balise n'est pas récupérée, au retour de l'animal à terre, elle tombe naturellement pendant la mue suivante. Les termes "balises", "capteurs" et "enregistreurs" sont ici employés sans distinction pour parler des appareils électroniques déployés sur les femelles éléphants de mer.

FIGURE *II .2 – Photographies illustrant la méthode de capture, d'anesthésie et de pose de balise sur une femelle éléphant de mer sur l'île de Kerguelen.*

### 1.1 b ) Les caractéristiques techniques du capteur TDR

Le capteur Time Depth Recorder (TDR) (Wildlife Computers, Washington USA), figure II .3, déployé depuis de nombreuses années permet de mesurer à très haute fréquence (0.5-1Hz, toutes les 1 à 2s) la lumière ($10^{-11}$ à $10^{-1}$W.cm$^{-2}$), la température (entre -40 ° C et +60 ° C, résolution 0.05 ° C, et précision 0.1 ° C) et la pression (0-1500m, précision ± 1%). Les mesures de lumière sont log-transformées à bord de la balise afin de réduire le nombre de décimales des valeurs et ainsi optimiser l'espace mémoire occupé. La relation utilisée pour cette transformation est la suivante : I = 250 + 20*Log$_{10}$(i) et inversement i = $10^{(I-250)/20}$ (avec I = lumière en valeur du capteur et i lumière en W.cm$^{-}$2).

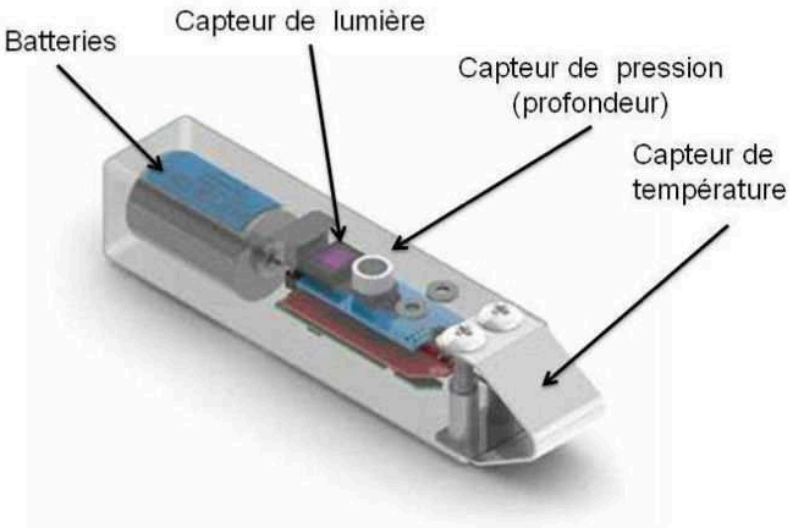


FIGURE *II .3 – Schéma d'un capteur TDR permettant l'acquisition à très haute fréquence de la profondeur de l'animal ainsi que de la température et de la luminosité du milieu environnant.*

L'ensemble de ces mesures, fournies à haute fréquence par le TDR, représente une quantité de données très conséquente qui ne peut être transmise via satellite et qui devra être extraite une fois la balise récupérée lorsque l'animal rentre à terre.

Le capteur TDR est couplé à un appareil de positionnement de type GPS. Celui-ci permet, avec une très grande précision (inférieure à 50m), d'une part de localiser l'animal, lorsqu'il est en surface, pendant ces périodes en mer et d'autre part de retrouver l'animal lorsqu'il rentre à terre afin de récupérer l'appareillage déployé et les données mesurées.

### 1.1 c ) Un échantillonneur à très haute fréquence : comportement de plongée des femelles éléphant de mer.

Les mesures de pression par le capteur TDR ont permis de montrer que lors de leurs périodes de recherche alimentaire en mer, les femelles éléphants de mer plongent continuellement à des profondeurs moyennes de l'ordre de 500m de jour et 200m de nuit et effectuant en moyenne 60 plongées par jour. Ce comportement de plongée est illustré sur la figure II .4 représentant l'évolution de la profondeur de plongée d'une femelle éléphant de mer pendant 3 jours.

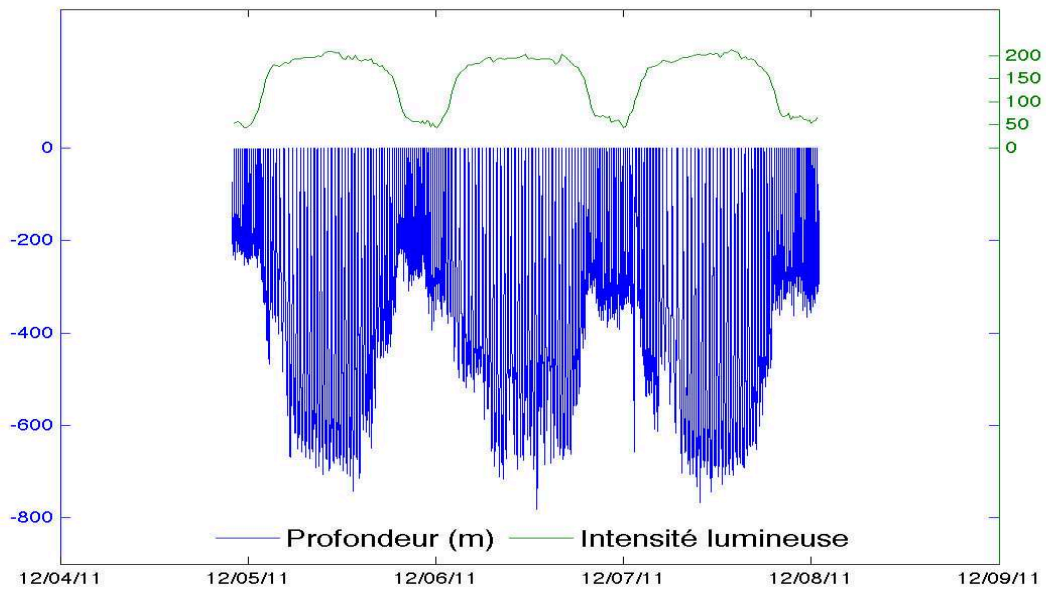


FIGURE *II .4 – Evolution de la profondeur (en bleue) d'une femelle éléphant de mer pendant trois jours. La mesure de la luminosité en surface pendant ces trois jours est aussi représentée (en vert). Pendant les périodes de jour, ou la luminosité est maximale, la profondeur moyenne atteinte par l'animal est supérieure à 600m. Cette profondeur diminue considérablement la nuit (200-300m), ou la luminosité en surface est minimale.*

Une analyse à plus fine échelle des plongées montre qu'elles peuvent être décomposées en quatre phases (figure II .5). Les caractéristiques de chaque phase, définie à partir de la profondeur de l'animal, sont décrites ci-dessous (Dragon et al 2012 MEPS) :

- La phase de surface comporte les moments où la profondeur de l'animal est inférieure à 15m.
- La phase de descente commence dès que l'animal atteint une profondeur supérieure à 15m et se termine dès que sa vitesse verticale, calculée via le capteur de pression du TDR, tombe en dessous de 0.5m.s$^{-1}$. La vitesse verticale de l'animal utilisée ici est précédemment filtrée en utilisant une moyenne glissante de taille 5s.
- La phase de remontée commence dès que la vitesse verticale de l'animal dépasse les 0.5m.s$^{-1}$ et se termine dès qu'il atteint une profondeur inférieure à 15m.
- La phase de fond est la phase de la plongée comprise entre la fin de la phase de descente et le début de la phase de remontée.

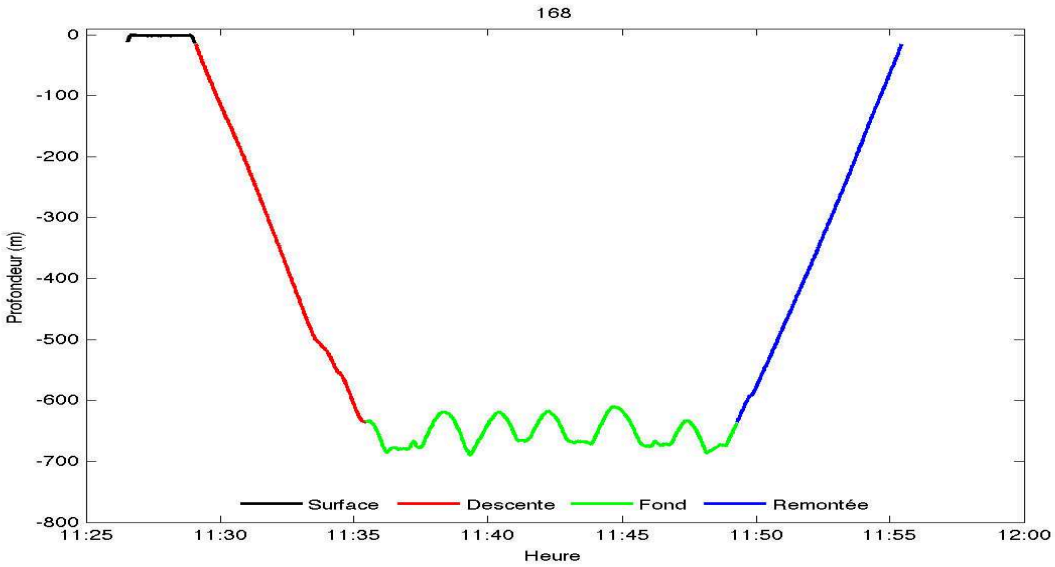


FIGURE *II .5 – Evolution de la profondeur d'une femelle éléphant de mer pendant une plongée de jour (N ° 168). Les différentes phases de la plongée sont identifiées via le code couleur suivant : la surface (en noire) la descente (en rouge), la phase de fond (en vert) et la phase de remontée (en bleue).*

### 1.1 d ) Jeu de données Haute Fréquence

#### i Distance inter-plongée

On peut, grâce aux localisations fournies par le GPS couplé au TDR, mesurer la distance parcourue entre chaque plongée et ainsi estimer la distance horizontale parcourue depuis le départ de l'animal de Kerguelen. Cette distance ne prend pas en compte les mouvements de l'animal lorsque celui-ci est en plongée. Les estimations de distances, en fonction des coordonnées GPS, sont réalisées via la fonction Matlab geodist (`http://mooring.ucsd.edu/`). Deux sections, l'une de température et l'autre de lumière, mesurées par le capteur TDR sont présentées en figure II .6). Ces distances permettent d'accéder à une quantification des longueurs le long de la trajectoire. Il s'agit du seul index dont nous disposons pour d'une part, estimer la taille des structures physiques observées, et d'autre part pour estimer les gradients 1-D de température de surface et d'atténuation le long des trajectoires des femelles éléphant de mer. Ce deuxième point sera détaillé après définition de la température de surface et de l'atténuation de la lumière.

La distribution des valeurs de distance entre deux plongées consécutives est présentée en figure II .7. La moyenne de ces valeurs est très légèrement inférieure à 1km (868.82m). Cette valeur est une quantification de la résolution horizontale du jeu de donnée in situ utilisé dans cette étude.

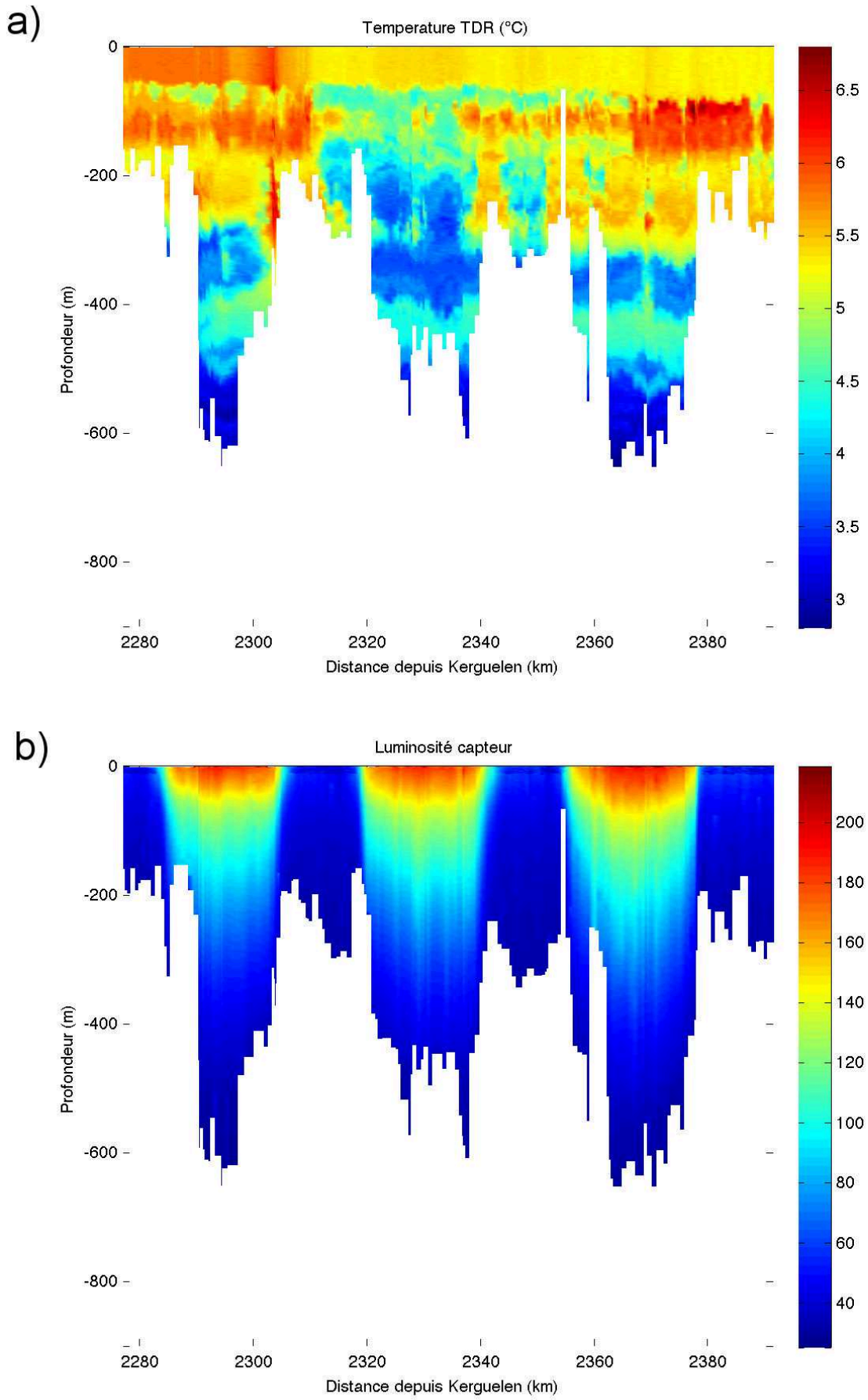


FIGURE *II .6 – Evolution de la température a et de la luminosité b mesurées pendant 3 jours par le capteur TDR toutes les secondes.*

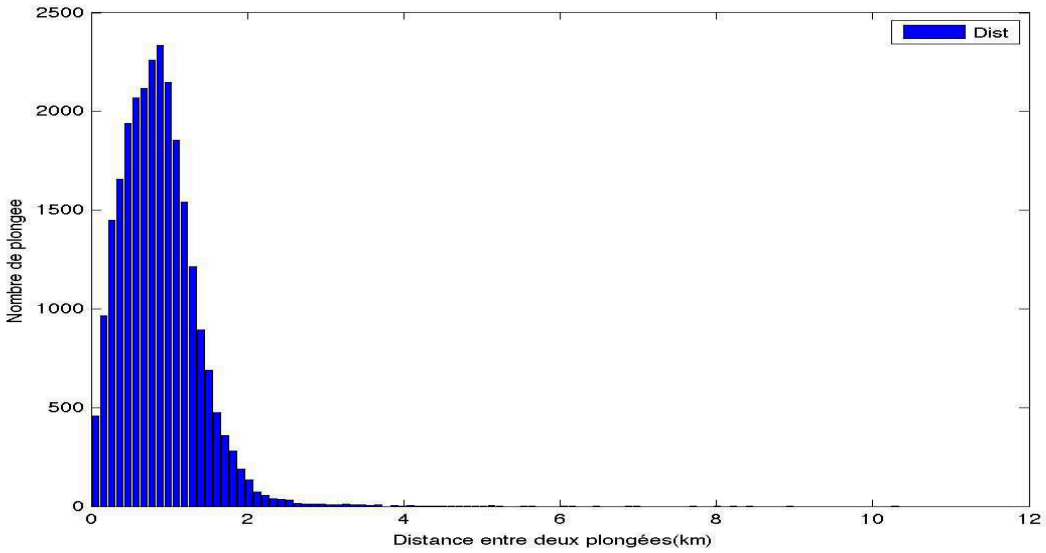


FIGURE *II .7 – Distribution des estimations de distance entre deux plongées consécutives.*

### ii La température de surface de l'eau

Les observations in-situ de température de surface de l'eau (SST, Sea Surface Temperature) ont été obtenues en moyennant pour chaque plongée les enregistrements de température (TDR) de la phase de surface (profondeur $< 15$m). La durée de ces phases de surface étant relativement courte, moins de 3minutes en moyenne, on considère ici que la distance parcourue par l'animal pendant ce laps de temps n'est pas significative.

### iii L'atténuation de la lumière dans la colonne d'eau

Concernant le calcul de l'atténuation de la lumière dans la colonne d'eau, seule la phase de remontée a été utilisée. En effet, celle-ci présente peu d'étapes, c'est-à-dire de moments où l'animal oscille sur la verticale, ce qui permet d'obtenir des observations de lumière quasi-continues en fonction de la profondeur dans la colonne d'eau. Ces oscillations sont beaucoup moins présentes pendant les phases de remontée car l'animal cherche uniquement à rejoindre la surface pour respirer. A l'inverse lors de la descente, on peut observer très fréquemment des « étapes » dues au fait que l'animal cherche à s'alimenter. L'atténuation de la lumière est définie ici, pour chaque plongée, par le rapport ci-dessous :

$$k = \frac{I_{150}}{I_{surf}}$$

Avec :

- $k$ : Le pourcentage d'atténuation de la lumière pour la plongée, mesuré dans les 150 derniers mètres avant la surface. La limite des 150m a été choisie pour représenter

une profondeur moyenne de couche euphotique.

- $I_{150}$ : La mesure de lumière a 150m observée pendant la phase de remontée de la plongée.
- $I_{surf}$ : L'intensité lumineuse en surface. Cette valeur est égale à la moyenne des mesures de lumière de la phase de surface suivant la phase de remontée de la plongée.

Ce rapport k ne peut cependant être calculé que pendant les périodes de jour. En effet, la nuit l'intensité lumineuse n'est pas suffisante par rapport aux limites de détection de l'appareil pour estimer ce ratio. De même, pendant les périodes d'aube et de crépuscule, l'écartement du soleil par rapport à l'horizon (angle soleil horizon $< 6^{\circ}$, Guinet et al 2014) est trop faible et fausse la mesure de l'atténuation de la lumière.
L'atténuation de la lumière pendant les périodes de jour a déjà été identifiée d'une part comme indice de la concentration en chlorophylle a dans les couches de surface et d'autre part comme paramètre clé dans l'explication des variations de profondeur de plongée des femelles éléphants de mer (Jaud et al 2012, Annexe, Partie 4)). Dans cette précédente étude, les données issues de capteurs TDR et CTD déployés sur quatre femelles éléphants de mer ont été utilisées (Tableau II .3).
Le coefficient d'atténuation de la lumière a été estimé via les mesures de lumière pour chacune des phases de remontée des plongées des femelles équipées. Le quantile 0.75 des distributions de ces valeurs a été extrait par plongée car il permettait de reproduire au mieux la décroissance exponentielle de l'intensité lumineuse dans la colonne d'eau. Ce quantile des coefficients d'atténuation de la lumière a montré une corrélation significative ($r^2 = 0.41$) avec la valeur cumulée de concentration en chlorophylle a sur la verticale. Ce résultat suggère qu'une utilisation de l'atténuation de la lumière comme proxy à fine échelle de la concentration en phytoplancton est possible ici. Ceci est particulièrement intéressant car la mesure de concentration en chlorophylle a via la fluorescence n'est faite que sur un à deux profiles par jour alors que la mesure de l'atténuation de la lumière est faire pour chacune des plongées de l'animal, soit une soixantaine de fois par jour. Cette différence de résolution temporelle peut permettre de passer d'observations à mésoéchelles ($\sim$ 50-100km) à des observations à sous-mésoéchelle ($\sim$ 10km).
De plus, la mesure de la lumière à 150m, résultant des variations de lumière en surface (nuages, hauteur du soleil) et en profondeur (concentration en particules phytoplanctoniques), a montrée une très bonne corrélation ($r^2 = 0.67$) avec la profondeur de plongée

des femelles éléphant de mer. Ceci illustre le fort impact des conditions lumineuses sur le comportement de ces animaux. Les méthodes et les résultats de cette étude sont décrits plus en détail en annexe de ce chapitre (Partie 4).

#### iv Le calcul des gradients 1-D en surface le long de la trajectoire

En utilisant les mesures in situ de SST et d'atténuation ainsi que les mesures de distances entre chaque plongée le long des trajectoires des femelles éléphant de mer on peut estimer un gradient 1-D de ces variables. Ce gradient permet de quantifier la variation des paramètres physiques le long de la trajectoire de l'animal. Son fonctionnement est ici décrit pour la SST mais a aussi été réalisé pour k :

$$\nabla SST(i) = \frac{SST_{i+1} - SST_{i-1}}{d_{i+1} + d_{i-1}}$$

Avec :

- $\nabla SST(i)$ Le gradient de SST à la plongée i.
- $SST_i$ : La valeur de SST à la plongée i.
- $d_{i+1}$ : La distance entre la plongée $i$ et la plongée suivante $(i+1)$.

Un seuil a ensuite été fixé afin d'identifier les principales zones de fort gradient le long des trajectoires des femelles éléphants de mer. Classiquement ce type de seuils peut être estimé à partir de l'écart-type de la distribution des valeurs étudiées. Le seuil retenu ici équivaut à deux fois l'écart-types des valeurs de gradients (de SST et de k). Ainsi toutes les plongées présentant un gradient, de SST et/ou d'atténuation de la lumière, supérieur à deux écart-type sont considérées comme ayant un gradient significatif. Des tests de sensibilité vis à vis du choix de ce seuil ont été réalisés et seront présentés en chapitre 2. De plus, on ne s'intéresse ici qu'à la valeur absolue des gradients car aucune différence significative de résultat n'a pu être mise en évidence entre gradients positifs et négatifs. Cependant, il est important de préciser que cette mesure de gradient ne permet pas d'identifier tous les fronts rencontrés par l'animal le long de sa trajectoire. En particulier les fronts dont la direction est proche de celle de l'animal ne présentent pas de fort gradient 1-D et ne seront donc pas identifiable par cette méthode.

Afin de palier à l'absence de mesures de salinité par TDR un autre capteur est déployé en parallèle (CTD). Ces mesures permettent d'accéder, à plus basse fréquence, à la densité

variable importante dans la dynamique des couches de surface.

### 1.1 e ) La mesure physique à moyenne fréquence

#### i Les capteurs CTD et fluorimètre

Le capteur CTD (Sea Mammals reasearch Unit, St Andrews, Scotland) permet la mesure, pendant la remontée de l'animal vers la surface, de la température (-5 à +35 $^\circ$C $\pm$ 0.005 $^\circ$C, tps de réponse : 0.7s), la salinité (0 à 80mS.cm$^{-1}$$\pm$ 0.01mS.cm$^{-1}$) et la pression (0 à 2000dbar $\pm$ 1dbar). La quantité d'énergie nécessaire à la mesure de la salinité étant importante, ces mesures ne sont effectuées que sur deux à trois profils par jour. Ces données sont d'une part résumées en 10 à 25 points par profile (selon la programmation du capteur) et transmises au SMRU via une connexion satellite et d'autre part enregistrées dans la balise en version complète (une mesure par seconde). De cette façon les données CTD peuvent être récupérées en temps quasi-réel de façon à être intégrées dans les bases de données mondiales (MEOP, Coriolis, ...). En cas de récupération de la balise, les profils haute résolution (HR) sont récupérés et viennent remplacer ceux transmis via satellite. Les données CTD utilisées dans cette étude sont les données HR.
A partir des mesures de température et de salinité, la densité peut être calculée (figure II .8) afin de fournir d'une part une information sur la stratification de la colonne d'eau le long des trajectoires des femelles éléphant de mer et d'autre part une relation statistique entre température et densité dans la zone d'étude.

Un fluorimètre est aussi souvent couplé aux balises CTD, de façon à mesurer simultanément à la température et la salinité, la concentration en chlorophylle a (0 à 5$\mu$g.L$^{-1}$, $\pm$0.1 $\mu$g.L$^{-1}$) via la fluorescence. Cette mesure est utilisée pour estimer à moyenne échelle la concentration en phytoplancton dans la colonne d'eau pendant les 180 derniers mètres des phases de remontée de l'animal.

L'inconvénient de ces données est la fréquence d'échantillonnage. En effet, sachant que seuls 2 à 3 profiles sont mesurés par jour et que les femelles éléphants de mer parcourent 60 à 100km par jour, ce capteur ne permet l'acquisition que d'un profil tous les 30-50km.

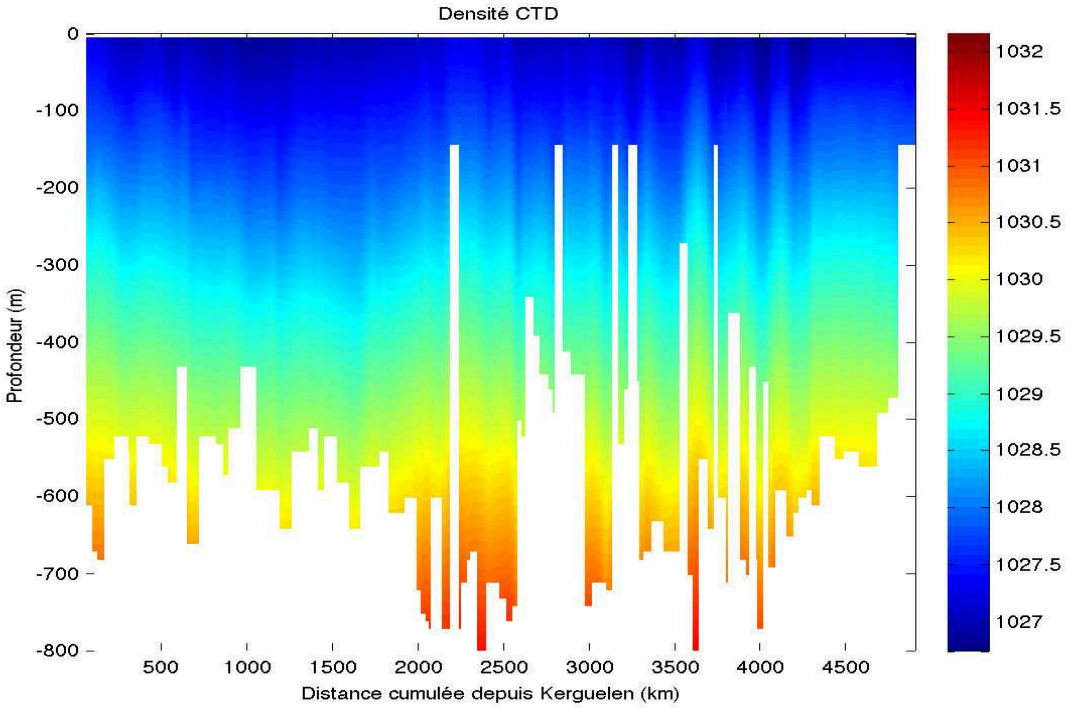


FIGURE *II .8 – Section verticale de la densité mesurée par un capteur CTD déployé sur une femelle éléphant de mer.*

### ii Etude de la relation entre température et densité dans la zone polaire frontale

L'étude de la relation entre température et salinité à été réalisée sur 30 individus femelles équipés entre 2006 et 2011 (Tableau II .3). Ces 30 femelles ont été sélectionnées dans la base de donnée car d'une part elles étaient équipées d'un CTD et d'autre part car elles se sont rendues dans la zone d'intérêt de cette étude (zone inter-frontale comprise entre le front sub-antarctique et le front polaire). A partir des mesures de température et de salinité, la densité a été calculée sur toutes les plongées et extraite en surface. Ces valeurs ont été ensuite comparées aux valeurs de température en surface mesurées par le CTD. La relation obtenue entre ces deux paramètres, est présentée en figure II .9 à partir de 55991 mesures et montre une forte relation linéaire décroissante entre les deux variables ($r^2$ = -0.86). Cette relation permet, dans cette zone, d'utiliser la mesure de la température de surface comme proxy de la densité en surface.

Une telle relation entre température et salinité n'est pas observée en profondeur. Il semble que la salinité joue un rôle plus important dans l'organisation des masses d'eau en profondeur qu'en surface.

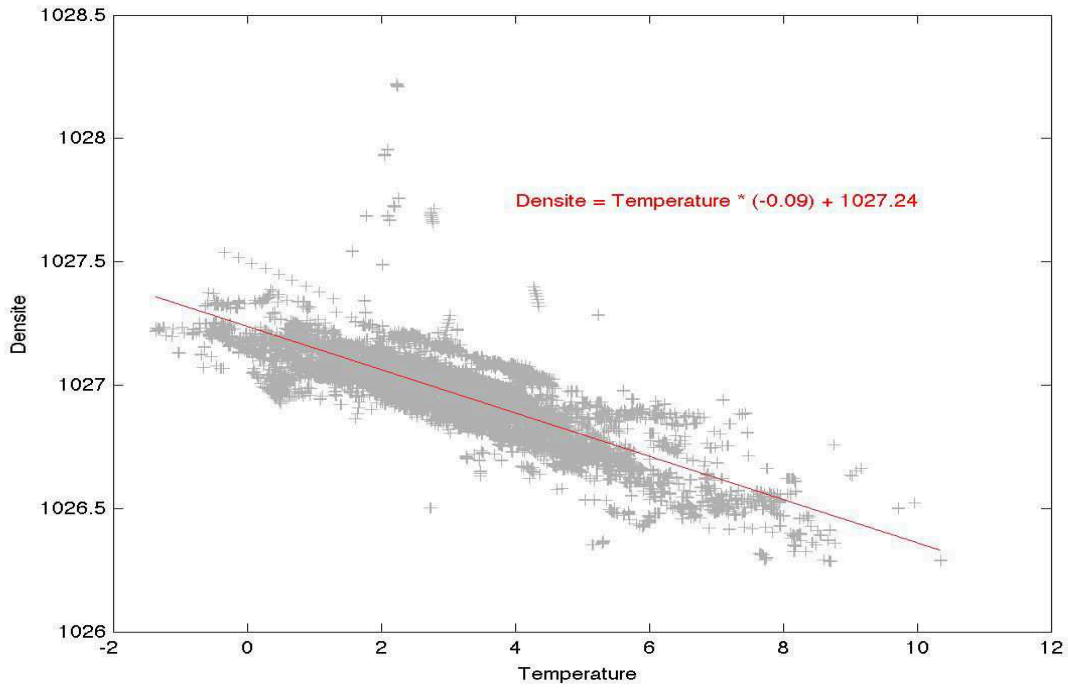


FIGURE *II .9 – Relation entre température et densité mesurées en surface par le capteur CTD le long de 30 trajectoires de femelles éléphant de mer entre 2006 et 2011 en zone polaire frontale (Tableau II .3).*

## 1.2 Etude du comportement alimentaire des éléphants de mer

L'étude du comportement alimentaire des espèces animales est un sujet clé en écologie depuis de nombreuses années. Cependant dans le cas des espèces marines, il est rarement aisé d'observer ce comportement directement. C'est pour cette raison que plusieurs méthodes basées sur la trajectoire des individus, observable via GPS, ont vu le jour. Ces techniques (Area Restricted Search, First Passage Time, . . . ) ont permis d'identifier des zones de recherche alimentaire intensives (Dragon et al ...). Plus récemment un nouveau type de capteur a permis d'affiner considérablement notre vision du comportement alimentaire de plusieurs prédateurs supérieurs. Les mesures, via un accéléromètre, des mouvements de tête de l'animal peuvent en effet renseigner sur les événements de tentatives de capture de proie. C'est ce nouveau type de donnée qui a été utilisé dans cette étude. L'acquisition et le traitement de ces données sont présentés dans les paragraphes suivants.

### 1.2 a ) Mesure du comportement alimentaire par accélérométrie

L'accéléromètre enregistre à très haute fréquence (16Hz) et sur trois axes (tangage, roulis, lacets) les mouvements de tête de l'animal et permet d'identifier des événements

d'accélération particulièrement intenses simultanément dans les 3 axes. On définit les événements correspondant à des mouvements de rotation de la tête, simultanément à une extension du cou, comme des moments où l'animal tente de capturer une proie (PCA, Prey Catch Attempt). Des vérifications visuelles ont déjà été réalisées en captivité sur d'autres espèces comme l'otarie de Steller. Il est toute fois impossible de discerner parmi ces événements de tentative de capture de proie ceux qui sont fructueux de ceux qui sont infructueux. L'hypothèse faite ici est que la proportion d'événements infructueux par rapport aux événements fructueux reste constante le long de chaque trajectoire des femelles éléphants de mer.
De plus comme le montre la figure II .10, ce capteur a permis de confirmer que les événements de tentative de capture de proie sont localisés essentiellement en phase de fond (Guinet et al. 2014).
Le traitement des données brutes d'accélérométrie nécessaire à l'identification des événements de tentative de capture de proie est réalisé par Baptiste Picard du Centre d'étude Biologique de Chizé.

Une fois ces événements dénombrés par plongée on a pu, dans cette étude, estimer deux indices de comportement alimentaire distincts :

- Le nombre de tentatives de capture de proie : Nombre total de tentatives de capture de proie par plongée.
- La profondeur moyenne des tentatives de capture de proie par plongée : grâce au capteur TDR couplé à l'accéléromètre on peut estimer la profondeur de chaque événement de tentative de capture de proie. On peut ensuite les moyenner par plongée, et ainsi estimer une profondeur moyenne des proies rencontrées par les femelles éléphants de mer pendant chaque plongée.

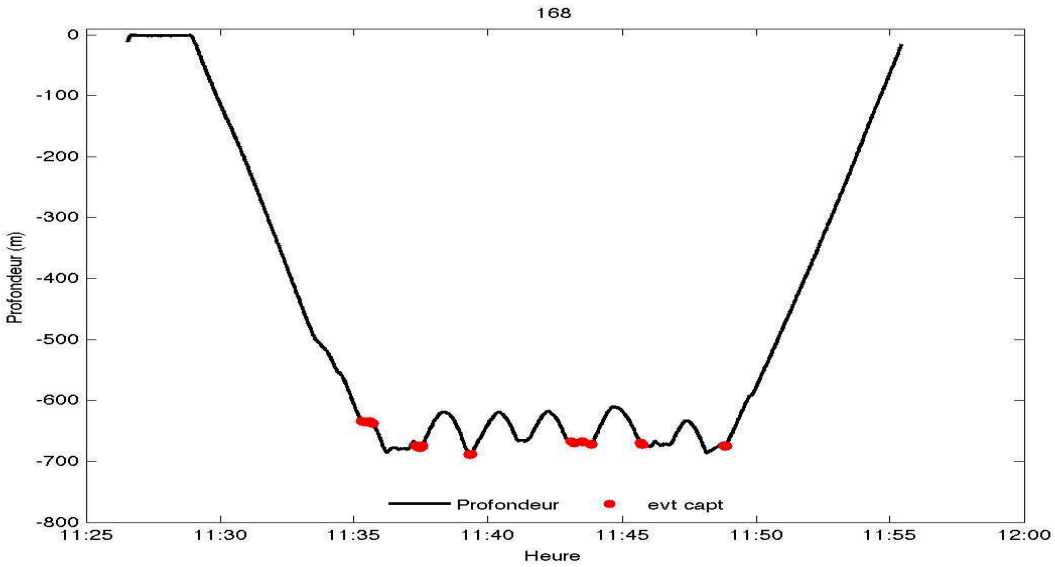


FIGURE *II .10 – Evolution de la profondeur (trait noir) de plongée d'une femelle éléphant pendant une plongée de jour. La position des événements de tentative de capture détectés pendant cette plongée est indiquée par les ronds rouges.*

Un exemple est illustré en figure II .10. On peut y dénombrer 58 événements de tentative de capture répartis en 6 patchs. La profondeur moyenne des événements de capture de cette plongée est de -663.27m.

### 1.2 b ) Cycle moyen journalier de comportement et anomalies

Il est déjà connu que le comportement de plongée des femelles éléphant de mer diffère entre le jour et la nuit (Guinet et al. 2014). Ce cycle journalier de comportement a été estimé pour les deux indices définis précédemment, à partir de douze individus. Le but est ici d'identifier les variations de comportement dues aux variations de luminosité liée à l'heure du jour, le long des trajectoires des femelles étudiées afin dans un deuxième temps de s'en affranchir.

Le comportement moyen journalier est illustré en figure II .11 présentant l'évolution moyenne des deux indices comportementaux en fonction de l'heure du jour. La différence par rapport au midi solaire a été choisie ici, comme abscisse, pour s'affranchir des variations d'heure du jour liées aux différences longitudinales de position des femelles.

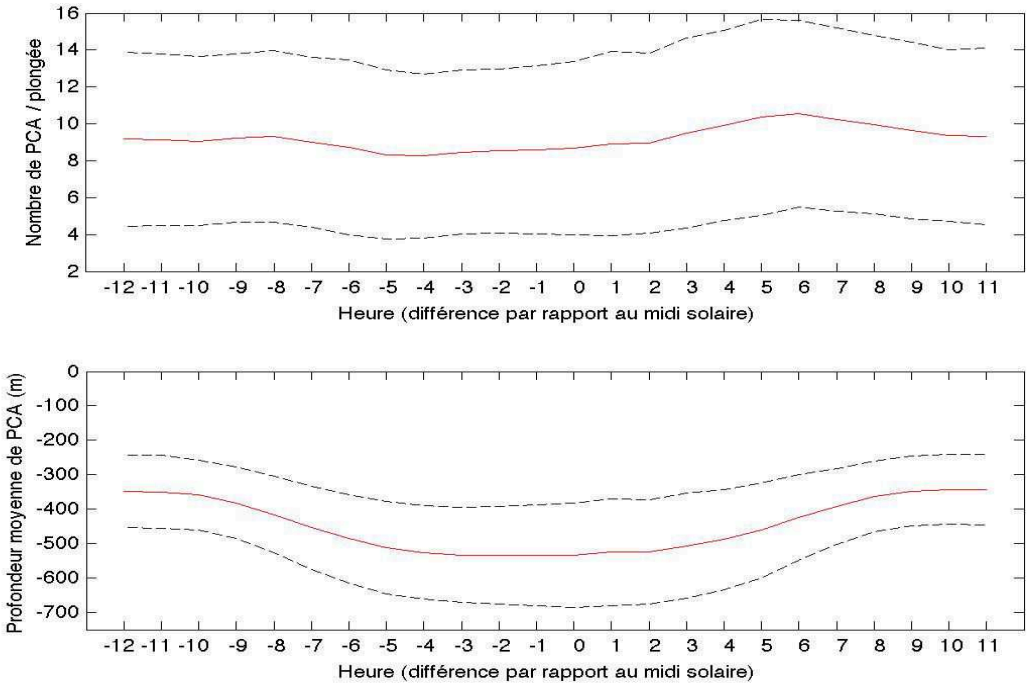


FIGURE *II .11 – Comportement alimentaire moyen horaire, nombre de tentatives de capture et profondeur de capture, estimés, par plongée, à partir des données enregistrées sur 12 individus en zone inter-frontale à l'Est de Kerguelen (le trait plein rouge illustre la moyenne et les pointillés, la moyenne plus et moins un écart-type).*

Le jour (-6h à 3h) est la période pendant laquelle les éléphants de mer femelles tentent de capturer le moins de proies (< 9 PCA/plongée) et à grande profondeur (-500m). De nuit (entre -12h et -9 et entre 8h et 11h), le nombre de captures par plongée augmente (> 9 PCA/plongée) et leur profondeur diminue (-300m). Les périodes de lever (-8h) et de coucher de soleil (+6h) sont les périodes où le nombre de tentatives de capture de proies est maximum (entre 10 et 12 PCA/plongée) et les profondeurs intermédiaires.

Ce cycle moyen journalier de comportement a ensuite été retiré des deux variables de comportement alimentaire pour obtenir une anomalie de comportement. La méthodologie, utilisée pour estimer cette anomalie est ici présentée pour le nombre de captures.
Pour chaque plongée ($i$) on définit l'anomalie ($\tau'$) comme l'écart à ce cycle journalier à l'heure ($h$) de la plongée :

$$\tau'(i,h) = \tau(\text{i,h}) - \bar{\tau}(h)$$

Avec :

– $\tau'(i,h)$ : Anomalie du taux de capture pour la plongée i à l'heure h.

– $\tau(i,h)$ : Nombre de captures brut mesuré à partir de l'accéléromètre à la plongée i.

– $\bar{\tau}(h)$: Nombre de captures moyen du cycle journalier attendu pour l'heure h de la plongée i.

Dans un deuxième temps, afin de filtrer les variations très haute fréquence des variables comportementales, à l'échelle de la plongée, des variables comportementales, une moyenne glissante a été appliquée. La taille de cette fenêtre a été définie à 5 plongées (environ 5km) de façon à ne retenir que les changements de comportement "durables" dans le temps.

#### 1.2 c ) Identification des événements de comportement extrême

Une fois l'anomalie de comportement alimentaire estimée, une méthode de seuil similaire à celle utilisée pour les gradients physiques, a été utilisée afin d'identifier les anomalies de comportement d'alimentation significatives par rapport au cycle moyen journalier. Le seuil utilisé ici est à nouveau de deux écart-types du signal total pour les anomalies de nombre et de profondeur de tentatives de capture par plongée.

### 1.3 Conclusion

L'enregistrement en continu des paramètres océanographiques couplés au comportement spécifique de plongée des femelles éléphant de mer font de ces mammifères marins des supers échantillonneurs océanographiques à très haute résolution. En effet, les données in situ récoltées le long des trajectoires ont une résolution de l'ordre du kilomètre sur l'horizontale et du mètre sur la verticale jusqu'à des profondeurs de plusieurs centaines de mètres, et ce sur des milliers de kilomètres. Ces mesures restent cependant le long des trajectoires des femelles éléphant de mer et ne peuvent être extrapolées aux environs.

## 2 Mesures physiques depuis l'espace : la SST vue par Windsat

Afin de compléter la vision 2-D verticale de la zone polaire frontale fournie par les observations in situ issues des balises déployées sur les éléphants de mer, les données sa-

tellitaires ont aussi été utilisées dans cette étude. Ces données fournissent une vision 2-D horizontale à moyenne échelle de la zone. La température de surface de l'eau a été choisie ici comme variable d'intérêt car d'une part elle permet une inter-comparaison entre les observations de biologging issues des éléphants de mer et celles issues de la télédétection et d'autre part elle permet d'identifier les structures dynamiques (tourbillons, etc ) rencontrées dans la zone d'intérêt.

Il existe actuellement plusieurs types de mesure de la température de surface de l'eau (Sea Surface Temperature, SST) par satellite. La plus couramment utilisée est la mesure par radiomètre à micro-onde de type Windsat ou AMSR-E. Ces mesures ont l'avantage de ne pas être impactées par la couverture nuageuse. Un autre type de mesure est aujourd'hui fréquemment mis à contribution pour l'étude de structures fine échelles, il s'agit des mesures par radiomètre imageur de type MODIS (Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer). Ce deuxième type de données est toutefois particulièrement sensible à la couverture nuageuse quasi-omniprésente dans notre zone d'intérêt. C'est pour ces raisons que seules les mesures issues d'un radiomètre à micro-onde ont été utilisées dans cette étude.

## 2.1 Caractéristiques des données fournies par Windsat

Le radiomètre à micro-onde le plus fréquemment utilisé pour étudier la SST est AMSR-E. Les données fournies par ce capteur, déployé sur le satellite Aqua de la Nasa (lancé en 2002), ont déjà été utilisées dans une large gamme d'études tant terrestres (Shi et al. 2008, Njoku et Chan 2006) que marines (de Souza et al. 2006, Isoguchi et Kawamura 2006, Meier et Dai 2006).

Les données fournies par ce capteur ne sont cependant plus acquises / transmises depuis octobre 2011. Un capteur similaire (radiomètre à micro-onde), déployé sur le satellite Windsat à partir de février 2003 est toutefois toujours opérationnel. Il permet, comme AMSR-E, l'acquisition de la SST de façon journalière au 1/4 de degré (résolution effective 39 X 71 km). Les produits utilisés ici (http://www.remss.com/missions/windsat) sont des composites obtenus par moyenne sur 3 jours de mesures disponibles.

Les données de biologging utilisées dans cette étude, concernent la période 2009-2013, c'est pourquoi nous n'avons utilisé que les données Windsat dans cette étude. La version de ces données utilisée dans ces analyses est v7.0.1, c'est-à-dire traité en Août 2013.

## 2.2 Validation des observations satellites par comparaison avec les mesures in situ éléphant de mer

Afin d'utiliser conjointement les différentes sources de données dans les analyses de cette étude un test préliminaire a été réalisé. La température de surface a été extraite des observations Windsat le long des trajectoires de douze femelles éléphants de mer. Ces SST ont ensuite été comparées aux mesures in-situ issues du TDR. Un exemple de comparaison est présenté en figure II .12 pour la trajectoire d'un individu. On observe clairement la cohérence des deux types de données et leur différence de résolution. En effet les variations à moyennes échelles de la température le long de la trajectoire sont en phase. La corrélation moyenne entre ces deux sources de SST est de 0.94 en considérant les douze trajectoires.

La figure II .13 confirme la cohérence de ces deux sources de données. On peut en effet observer sur ce graphique une distribution linéaire des observations (n= 24 112) très proche de la droite Y = X (concordance parfaite entre observation in situ et satellite). Ce résultat est confirmé par le coefficient directeur de la droite de régression linaire estimé entre les observations in situ et les observations satellite très proche de 1 (0.90).

Toutefois la différence de résolution (1km pour les données issues des éléphants de mer et 50km pour celles issues de Windsat), induit une forte sous-estimation de l'amplitude des gradients fine échelle de SST vus par Windsat. En effet le gradient moyen mesuré par les données in-situ (TDR) est de 6.6 $^{\circ}$C pour 100km alors qu'il n'est que de 1.2 $^{\circ}$C pour 100km (5.7 fois moins) à partir des données issues de Windsat.
Afin d'améliorer l'amplitude des gradients produits par windsat, une méthode d'advection lagrangienne a été utilisée. Le fonctionnement de cette méthode est décrit dans le paragraphe suivant.

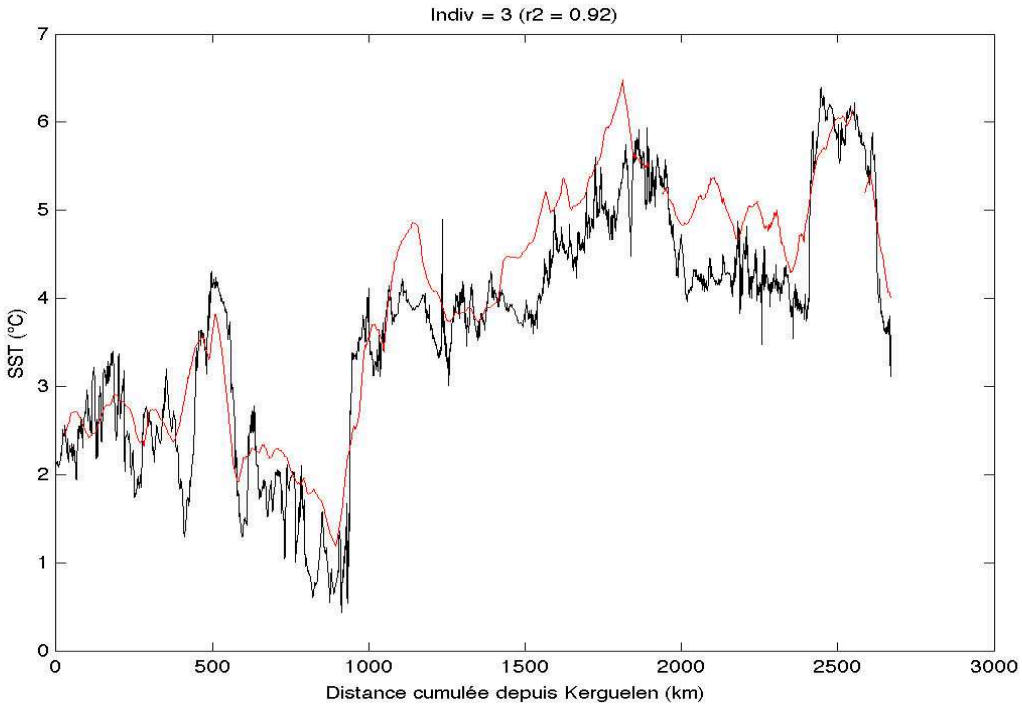


FIGURE *II .12 – Evolution de la température de surface mesurée in situ par le TDR (en noire) et via satellite (en rouge) le long de la trajectoire d'une femelle éléphant de mer.*

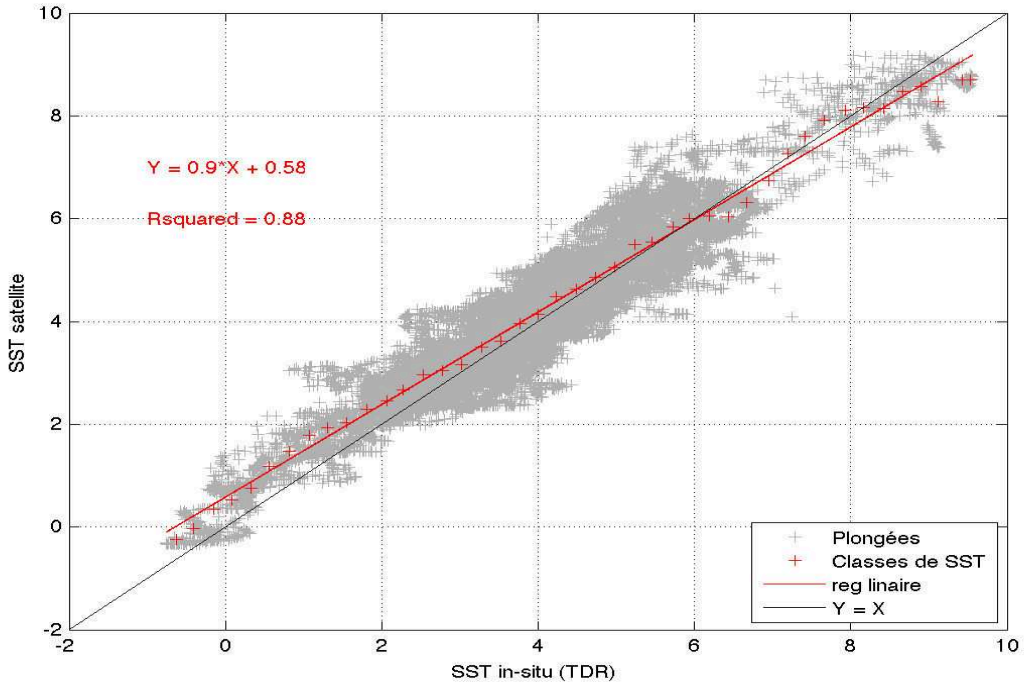


FIGURE *II .13 – Scatterplot présentant la cohérence des observations de SST satellite par rapport aux observations in situ mesurées grâce aux éléphants de mer. Chaque observation conjointe de SST est représenté par une croix grise. Des classes de SST ont été estimées et représentées par des croix rouges. Une régression linéaire a ensuite été réalisée à partir des classes de SST, elle est représentée par la ligne rouge. Pour comparaison avec cette droite, la droite $y = x$ a aussi été tracée (en noir).*

## 2.3 Amélioration des gradients de SST mesurés par satellite grâce à une méthode d'advection lagragienne.

La méthode d'advection largrangienne utilisée ici consiste à faire dériver artificiellement des particules en utilisant les courants géostrophiques de surface mesurés par altimétrie. L'idée est ici d'utiliser la température de surface de l'eau en tant que traceur passif transporté par ces particules. Deux types de données sont nécessaires pour utiliser cette méthode : des données de SST à moyenne échelle et des données de vitesse de courant. Les données de SST utilisées ici sont les données Windsat décrites précédemment. Les données de vitesse géostrophiques de courants sont issues de l'altimétrie, produites par Ssalto/Duacs et distribuées par AVISO avec le soutient du CNES. Les données utilisées proviennent de l'assemblage d'observations provenant de différents altimètres radar disponibles aux dates d'intérêt (jusqu'à quatre satellites en services simultanément : Envisat, Jason1, HY-2A et Jason2). Ces données sont disponibles de façon globale, hebdomadaire et au 1/3 de degré. Elles résolvent le champ tourbillonnaire à mésoéchelle (> 100km) (Le Traon et Morrow 2001) et leur évolution par advection lagrangienne peut fournir des informations à sous-mésoéchelle (<100km).
La méthode d'advection utilisée dans cette étude est similaire à celle décrite et utilisée par G. et al. 2014. Elle a cependant été utilisée à rebours dans le temps. Elle fonctionne en plusieurs étapes illustrées sur la figure II .14 :

- Un grand nombre de particules (tous les 0.04 ° ) est déployé sur une grille régulière.
- Ces particules sont advectées à rebours dans le temps pendant cinq jours en utilisant les vitesses géostrophiques issues d'AVISO interpolées toutes les trois heures.
- Le champ de SST observé via Windsat 5 jours avant la date d'intérêt est interpolé sur le champ de particule advecté.
- En utilisant l'hypothèse de conservation de la SST le long d'une trajectoire lagrangienne on obtient un champ de SST fine échelle sur une grille régulière pour la date d'intérêt.

Une fois reconstruits à fine échelle ces champs de SST ont été comparés aux mesures in situ de SST issues du TDR. La SST a été extraite des reconstructions lagrangiennes le long des 12 trajectoires puis comparée aux observations in situ issues du TDR. Le coefficient directeur de la droite de régression entre mesures in-situ (TDR) et mesures reconstruites

par advection est du même ordre que celui obtenu entre les mesures Windsat et le TDR : il reste donc très proche de 1 (0.90) et son $r^2$ reste très significatif (0.81). Ceci montre que la bonne relation de phase entre les observations satellites Windsat et les observations in situ est conservée après advection. De plus, le gradient de SST moyen reconstruit grâce aux advections est de 1.8 °C/100km contre 1.2 °C/100km initialement via Windsat. Il reste cependant sous-estimé par rapport à celui mesuré en utilisant les données issues du capteur TDR (6.6 °C/100km).

Ce résultat est illustré sur la figure II .15. Elle montre un zoom de l'évolution de la SST mesurée le long d'une trajectoire à la fois par le TDR (noir), le TDR filtré (noir pointillé) le long de la trajectoire par fenêtre glissante (de taille : 40km), Windsat (rouge) et les reconstructions lagrangienne (bleu). Le TDR a été filtré de façon à diminuer la différence de résolution entre les mesures de biologging et celles de télédetection. On peut remarquer l'augmentation de la pente de la SST, entre les courbes rouges (Windsat initial), bleues (Windsat advecté) et noire pointillée (TDR filtré), entre les kilomètres 770 et 810 ainsi qu'entre 920 et 950km. On observe donc bien un rapprochement des mesures de SST issues de Windsat vers celles issues du TDR par la méthode d'advection. Malgré tout, la résolution obtenue par méthode d'advection reste bien inférieure à celle des mesures via TDR.

Les reconstructions lagrangiennes de SST ne sont cependant pas anecdotiques puisqu'elles sont cohérentes avec les données in situ au niveau de la moyenne échelle. De plus, elles sont aussi cohérentes avec d'autres reconstructions lagrangiennes couramment utilisées dans l'étude de l'impact de la dynamique sur la biologie : Les Finite Size Lyapunov Exponent (FSLE, Aurell et al. 1997, Koh et Legras 2002 et d'Ovidio et al. 2004). Les FLSE, Finite Size Lyapunov Exponent, expriment la durée nécessaire à deux particules initialement proches pour se séparer d'une distance donnée. Cette mesure est réalisée à partir d'advections de particules lagrangiennes par les champs altimétriques décrits précédemment. De fortes valeurs de FSLE permettent d'identifier des régions où les processus d'étirements (stretching) sont particulièrement intenses.

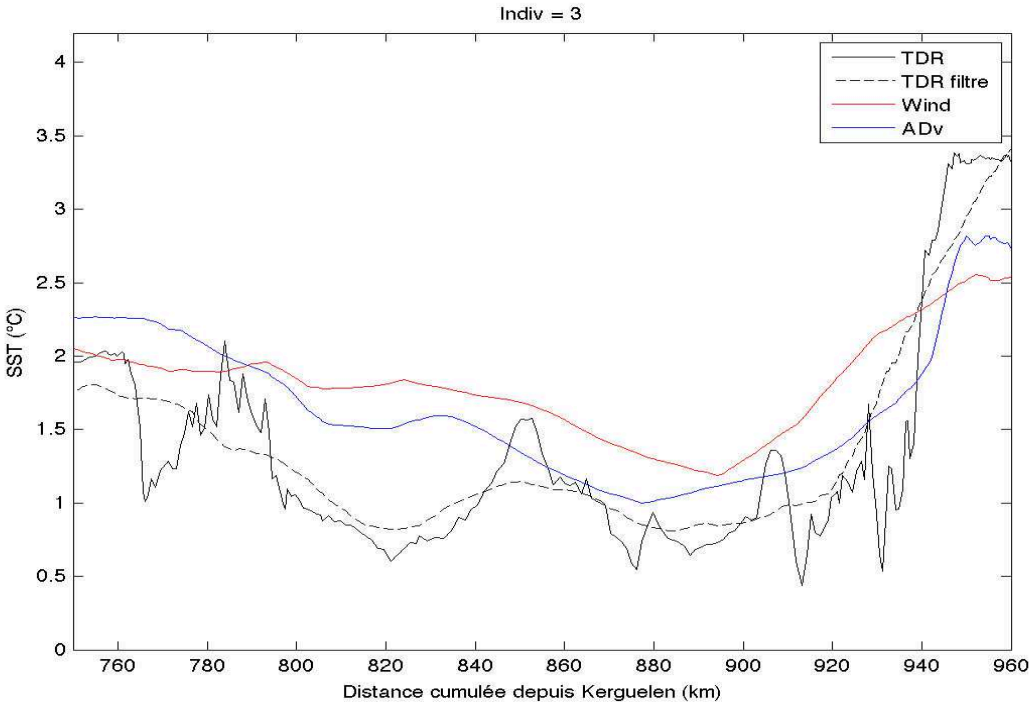


FIGURE *II .15 – Evolution de la température mesurée par TDR (courbe noire), TDR filtré (noir pointillé) le long de la trajectoire par fenêtre glissante (40km), Windsat (en rouge) et Windsat advecté (en bleue) le long d'une portion de trajectoire de femelle éléphant de mer.*

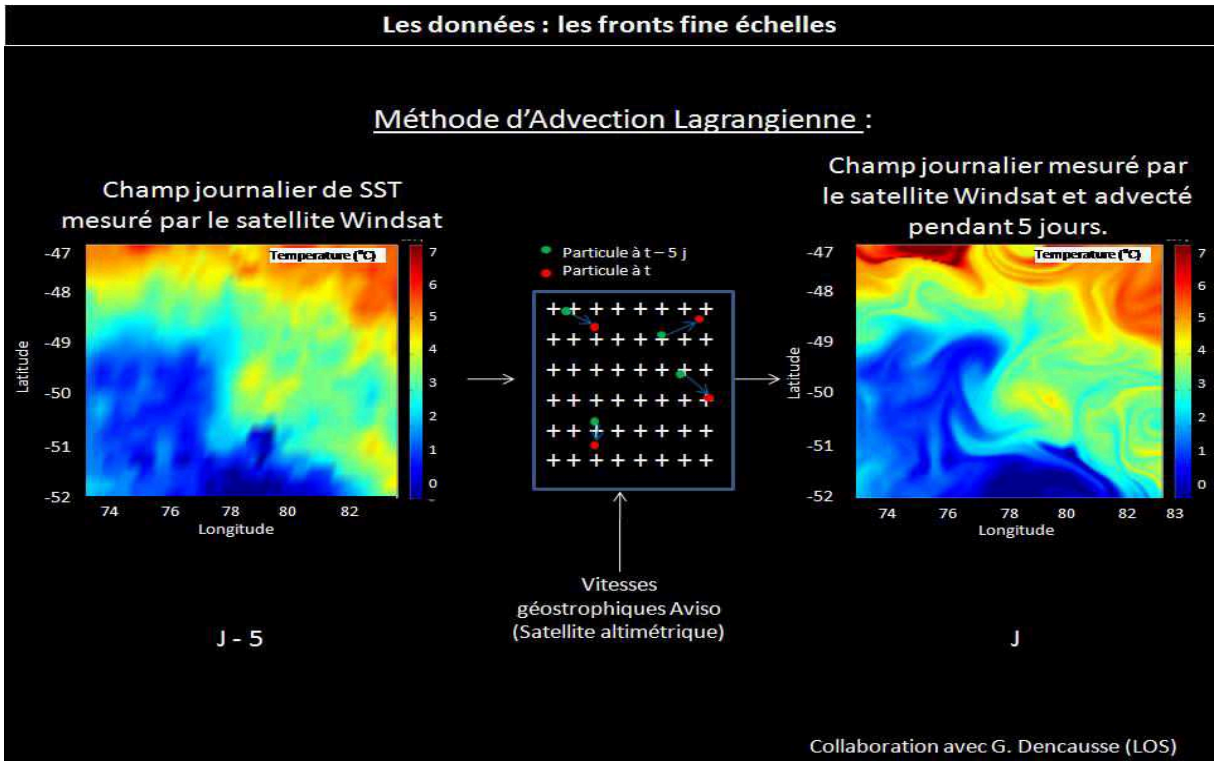


FIGURE *II .14 – Schéma de description de la méthode d'advection utilisé. Le champ de SST initial mesuré par Windsat 5 jours avant la date d'intérêt (J-5) est advecté grâce aux vitesses géostrophiques Aviso pendant 5 jours pour obtenir un champ de SST reconstruit à fine échelle à la date d'intérêt (J).*

La comparaison entre les gradients 2-D de SST issus des reconstructions lagrangiennes et les champs de FSLE a montré de fortes similarités. Ces ressemblances ont confirmées le choix d'utiliser les reconstructions de SST par méthode lagrangienne comme source d'information complémentaire sur l'environnement 2-D des femelles éléphants de mer. Un exemple de comparaison est illustré en figure II .16, avec en haut le champs de gradients de SST issus des reconstructions lagrangiennes, au milieu les principales structures convergentes identifiées par les FSLE (FSLE>0.1 $j^{-1}$) et en bas la superposition des deux.

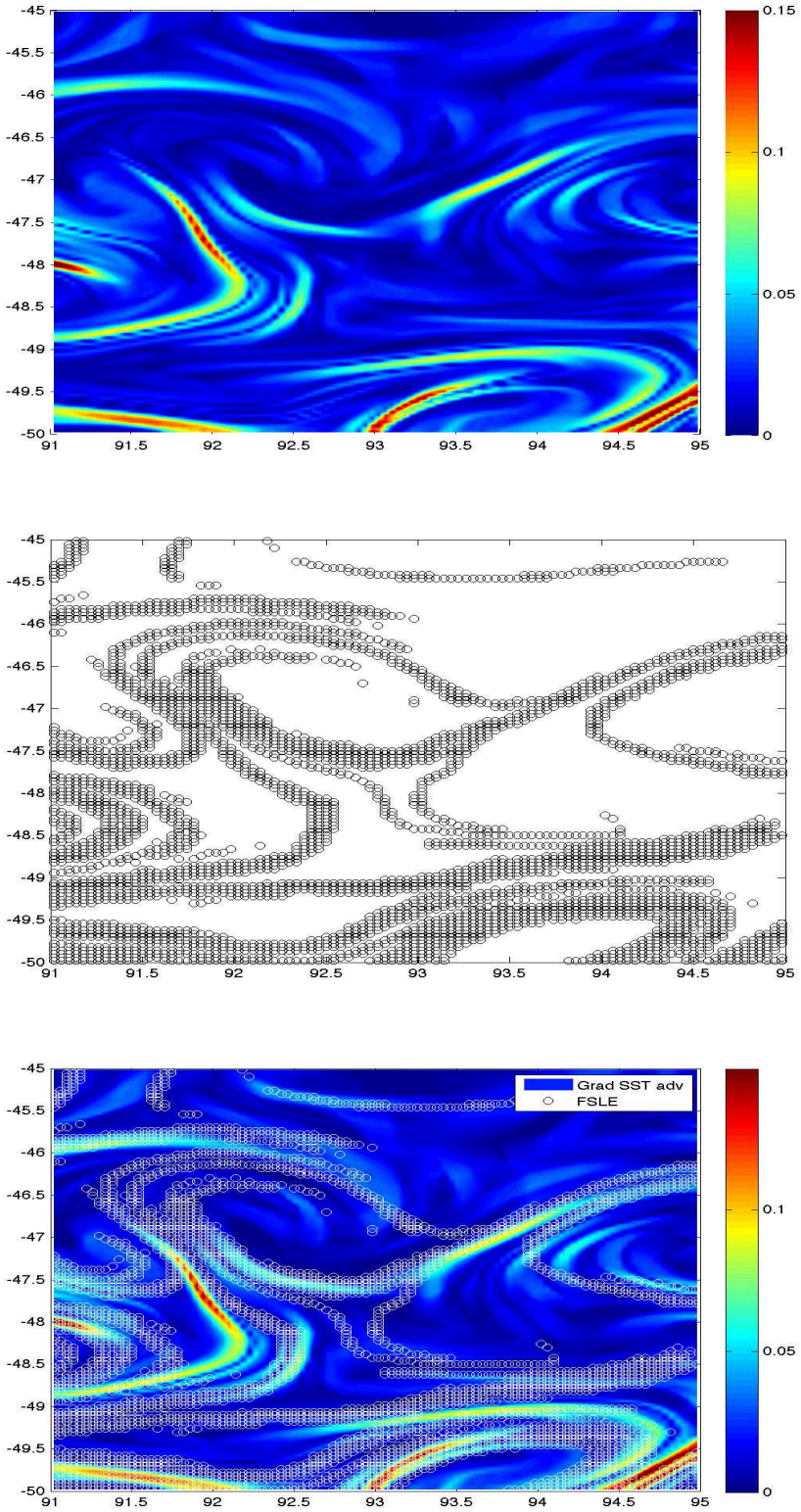


FIGURE *II .16 – Comparaison des champs de gradients de SST reconstruits par méthode lagrangienne et de FSLE (Finite Size Lyapunov Exponent). La figure du haut représente un champ de gradients de SST reconstruit pour le 2011-11-02, au milieu le champ de FSLE correspondant et en bas la superposition des deux avec le champ de gradient de SST en couleurs et le champ de FSLE en contour blanc.*

# 3 Conclusion

Deux jeux de données complémentaires sont utilisés dans ce travail de thèse afin d'étudier le plus précisément possible à la fois le comportement alimentaire des femelles éléphant de mer et leur environnement physique proche. Des capteurs ont été déployés directement sur les femelles éléphants de mer et permettent d'obtenir des observations in situ à très fine échelle. Ainsi, pour chaque plongée, nous avons défini deux indices de comportement : le nombre et la profondeur de tentatives de capture de proie effectués par la femelle éléphant de mer équipée. En complément de ces indices de comportement, la mesure de la température en surface permet, via le calcul du gradient, d'identifier des structures frontales le long de la trajectoire. La comparaison de ces deux informations à très fine échelle le long de la trajectoire fait l'objet d'un article présenté en chapitre III . D'autre part, des mesures satellites de température de surface de l'eau ont aussi été utilisées dans ce travail : pour replacer les femelles éléphant de mer dans un contexte plus grande échelle et pour reconstruire leur environnement en sub-surface. Ces reconstructions sont discutées dans ce document et font l'objet du chapitre IV .

# 4 Article annexe du Matériel et Méthodes

T. Jaud, A.-C. Dragon, J. Vacquie-Garcia, et C. Guinet (2012). Relationship between Chlorophyll a Concentration, Light Attenuation and Diving Depth of the Southern Elephant Seal Mirounga leonina. PLoS ONE, 7 (10): e47444.

OPEN ACCESS Freely available online

PLOS | ONE

# Relationship between Chlorophyll a Concentration, Light Attenuation and Diving Depth of the Southern Elephant Seal *Mirounga leonina*

**Thomas Jaud*, Anne-Cécile Dragon, Jade Vacquie Garcia, Christophe Guinet**

Marine Predator Department, Centre Biologique de Chizé, Villiers en Bois, France

## Abstract

Recently, a number of Antarctic marine environmental studies have used oceanographic parameters collected from instrumented top predators for ecological and physical information. Phytoplankton concentration is generally quantified through active measurement of chlorophyll fluorescence. In this study, light absorption coefficient ($K_{0.75}$) was used as an indicator of phytoplankton concentration. This measurement, easy to obtain and requiring low electric power, allows for assessing of the fine scale horizontal structuring of phytoplankton. As part of this study, Southern elephant seals (SES) were simultaneously equipped with a fluorometer and a light logger. Along the SES tracks, variations in $K_{0.75}$ were strongly correlated with chlorophyll, a concentration measured by the fluorometer within the euphotic layer. With regards to SES foraging behaviour, bottom depth of the seal's dive was highly dependent on light intensity at 150 m, indicating that the vertical distribution of SES's prey such as myctophids is tightly related to light level. Therefore, change in phytoplankton concentration may not only have a direct effect on SES's prey abundance but may also determine their vertical accessibility with likely consequences on SES foraging efficiency.

**Citation:** Jaud T, Dragon A-C, Garcia JV, Guinet C (2012) Relationship between Chlorophyll a Concentration, Light Attenuation and Diving Depth of the Southern Elephant Seal *Mirounga leonina*. PLoS ONE 7(10): e47444. doi:10.1371/journal.pone.0047444

**Editor:** Andreas Fahlman, Texas A&M University-Corpus Christi, United States of America

**Received** November 14, 2011; **Accepted** September 17, 2012; **Published** October 17, 2012

**Copyright:** © 2012 Jaud et al. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

**Funding:** Funding came from the Centre National d'Etudes Spatiale, the Total Foundation and the Agence Nationale de la Recherche though the Program ANR-VMC- IPSOS SEAL. The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

**Competing Interests:** The authors have declared that no competing interests exist.

* E-mail: jaud.thomas@gmail.com

## Introduction

Within the context of a rapidly changing climate, it is essential to understand how both environment and species will respond to such changes over time. In marine ecosystems, such investigations are challenging due to their high spatio-temporal dynamics and the fact that these changes occur in three dimensions. As a result, collection of data is necessary throughout the water column, and requires adapted and often costly observation methods (cruise, Argo float, drifter, gliders…). This is particularly true for the Southern Ocean (SO) due to its remoteness and harsh weather conditions.

New technologies such as ARGO floats have considerably increased the amount of data available [1,2]. However, in the Southern Ocean, these floats are advected eastward by the strong Antarctic Circumpolar Current and the presence of sea-ice prevents homogeneous sampling [3]. Satellite coverage provides surface observations of a broad range ofoceanographic parameters. However, the collection of remotely-sensed sea surface temperature (SST) and surface chlorophyll a (chl-a)concentration are often limited within the SO due to extensive cloud cover. Therefore, data on SST or surface chl-a needs to be merged over several days or weeks to provide a synoptic view of conditions. This loss of temporal resolution induces a concomitant loss in the spatial resolution of the oceanographic features structuring the SO.

Over the last two decades, several studies have quantified the foraging distributions of top marine predators using Satellite Data Relayed Loggers (SRDLs) [4]. Tagged animals have included sharks [5,6], sea birds [7] and marine mammals [8–10]. Increasingly, certain top predator species have become major sources of oceanographic data [2,11–13]. The SEAOS (Southern Elephant Seals as Oceanographic Sampler) and MEOP (Marine Mammal Explorer of the Ocean from Pole to Pole) [14] programs implemented a new generation of oceanographic SRDLs developed by the Sea Mammal Research Unit (SMRU) in collaboration with several research institutions. These are probably the best examples of how marine predators can complement observation systems, with southern elephant seals (SES) currently providing 98% of the temperature and salinity profiles available within the Antarctic pack ice zone.

Due to their at-sea ecology, SES are ideal platforms to collect oceanographic data during their extensive foraging migrations [15]. While at sea they spend about 90% of their time under water,dive deep (up to 2000 m) and continuously perform an average of 60 dives per day, with an inter dive surface interval of approximately 3 minutes [2,16]. Sexual and ontogenetic differences have been observed in foraging strategies [17–19]. Sub-adult and adult males forage close to the continental slope (Kerguelen or Antarctic) unlike females who favour oceanic domains [20] such as the polar frontal zone, the Antarctic divergence and the marginal ice zone. Recent isotopic studies have suggested that the female SES's diet is dominated by lantern fish (i.e. myctophids, [21]).

However, irrespective of these differences, environmental conditions such as temperature [8,22], sea ice [20], front position [23], water colour [24,25]and bathymetry have been found to correlate with the diving behaviour of SES.

In order to assess the environmental variable chlorophyll a concentration, fluorometers were recently addedby our research team to the temperature and conductivity sensors on board SMRU's SRDLs. These CTD-Fluo SRDLs have been deployed on SES since late 2007 and work has been conducted as part of the program "**I**nvestigation of the vulnerability of the biological **P**roductivity of the **S**outhern **O**cean **S**ubsystems to climate change: the **S**outhern **E**lephant seal **A**ssessment from mid to high **L**atitudes" (IPSOS-SEAL). There were three objectives to this project; first to sample fluorescence profiles with Kerguelen's SES; then assess seasonal and inter-annual changes in primary production of the main oceanographic domains; and finally to study foraging habitats used by Kerguelen's SES - namely the Kerguelen-Heard plateau, the Antarctic shelf, the Polar frontal zone and the marginal Ice zone [19]. However, due to power supply limitations and reduced Argos bandwidth, only 1 to 3 CTD Fluorescence profiles can be transmitted daily. Furthermore, each profile has to be summarized to the 18 most relevant points to reduce the amount of data before transmission [26]. To overcome these limitations and obtain as high as possible temporal resolution data sets, pressure, temperature and light loggers (MK9 Wildlife computer) were added to the CTD-Fluo SRDLs. This allowed for the continuous recording of these parameters throughout the entire foraging trip of the SES. In a previous study, Teo et al [27] used high temporal resolution light measurements collected by Pacific bluefin Tuna (*Thunnus orientalis*) that had been equipped with light sensors to reconstruct chl-a vertical distribution.

Light is a critical factor controlling the vertical distribution of many marine organisms, ranging from zooplankton [28] to fish [29] and marine mammals [30], which have been shown to distribute themselves according to precise light isolines. Myctophids exhibit nycthemeral migrations [31], coming closer to the surface at night and remaining at greater depths during the day. At the same time, SES exhibit strong variations in dive depth between day and night.

Within the euphotic layer, light is known to be attenuated in relation to the concentration of inorganic and organic particles suspended within the water column. In pelagic waters, phytoplankton constitute the main source of particles in suspension within the euphotic layer and have been shown to be the main cause of light attenuation [32]. In a previous study, Dragon et al. [25] showed that the diving depth of SES was reduced in areas of high surface chl-a concentration, as assessed byocean colour satellites. This result was interpreted as a behavioural response of SES to the shallower distribution of their main myctophid prey species due to a greater attenuation of light under high phytoplankton concentrations.

According to these previous findings, and thanks to the development of a new generation of CTD-Fluo SRDLs, this study had two main objectives. First, using concomitant measurements of light and fluorescence, we wanted to determine whether light attenuation within the euphotic layer of the pelagic SO was directly related to phytoplankton concentration, assessed independently by the *in situ* fluorescence profiles. The second objective of this work was to assess if the diving depth of elephant seals was directly related to light level within the euphotic layers during daylight hours. Our hypothesis here was that SES were diving to shallower depths when light attenuation (i.e. phytoplankton concentration) was greater.

## Materials and Methods

### 1 Deployment

In October 2009, four post-breeding female SES weighing on average 275.4±19.7 kg for a mean length of 2.3±0.1 m were anesthetised with an intravenous injection of tiletamine and zolazepam 1:1. Each female was equipped with a CTD-Fluo SRDL (Sea Mammal Research Unit, St Andrews University, Scotland) (SMRU) combined with an MK9 (Wildlife Computer, USA) time depth recorder (TDR) glued on the back of the CTD-Fluo SRDL. The package was then glued to the fur of the SES's head using a two component industrial epoxy (Araldite AW 2101). The CTD-Fluo SRDL included a Keller type pressure sensor (series PA7 0 to 2000 dbar ±1 dbar), a fast response Platinum Resistance Thermometer (PRT) (−5°C to 35°C ±0.005°C, 0.7 seconds response time), an induction conductivity sensor developed by Valport (UK, range: 0 to 80 mS cm−1, accuracy: better than 0.02 mS cm−1), and a Cyclops 7 fluorometer from Turner Design with a dynamical range set between 0 to 5 µg of chla (chl-a.$L^{-1}$) [14]. The MK9 TDR loggers were set to sample depth (0 to 1500±1 meter), water temperature (−40°C to +60°C ±0.1°C) and light ($5.10^{-2}$ W.$cm^{-2}$ to $5\times10^{-12}$ W.$cm^{-2}$ in blue Wavelength) every two seconds. Light values are converted onboard via a log treatment (Fig. 1) to compress the light measurements to a 3 digit value.

### 2 Fluorescence Data Pre-treatment

Before deployment on SES, each CTD-Fluo SRDL was calibrated at sea during the BOUSSOLE campaign (D. Antoine, Laboratoire Océanographique de Villefranche sur Mer) by comparison with *in situ* measurement from Niskin bottles. A coefficient was calculated for each tag to convert the fluorescence values to an actual chl-a concentration.

When CTD-Fluo SRDLs were deployed on SES, chl-a concentration was assessed continuously at a two second sampling rate during the last 180 m of the ascent phase of the dive, while temperature and conductivity were sampled throughout the diving range. 180 m was selected as the threshold because it encompasses the euphotic layer, which is generally close to 150 m. The mean chl-a concentration was calculated for 10 meter bins, and these values were transmitted via Argos. Temperature and salinity were treated similarly for the first 180 m, plus six measurements were made at depths exceeding 180 to ensure that the best reconstruction of the high resolution temperature and salinity profile to also be transmitted (see [26] for details).

Daylight fluorescence profiles are known to be affected by quenching (i.e. photo-inhibition due to an excess of light) resulting in an artificial deep maximum chl-a concentration. In well mixed waters representing about 84% of all available profiles, the quenching effect was corrected according to the method proposed by ([33]). Daylight profiles obtained in well stratified water (less than 20%) were excluded from the analyses as quenching could not be corrected accurately under these conditions [33]).

Finally for each profile we calculated the summed chl-a value (in µg.$L^{-1}$.) by adding up the 18 chl-a concentration values measured for the corresponding profile.

### 3 Attenuation Coefficient Calculation

The absolute light values are highly influenced by meteorological conditions such as cloud cover or sun incidence angle. As the chl-a concentration was assessed during the ascent phase of the dive, the light attenuation was also calculated during the end of the ascending phase of the dive. Therefore, mean surface light (**IR (0)**) was measured for each dive when the seal was near the surface

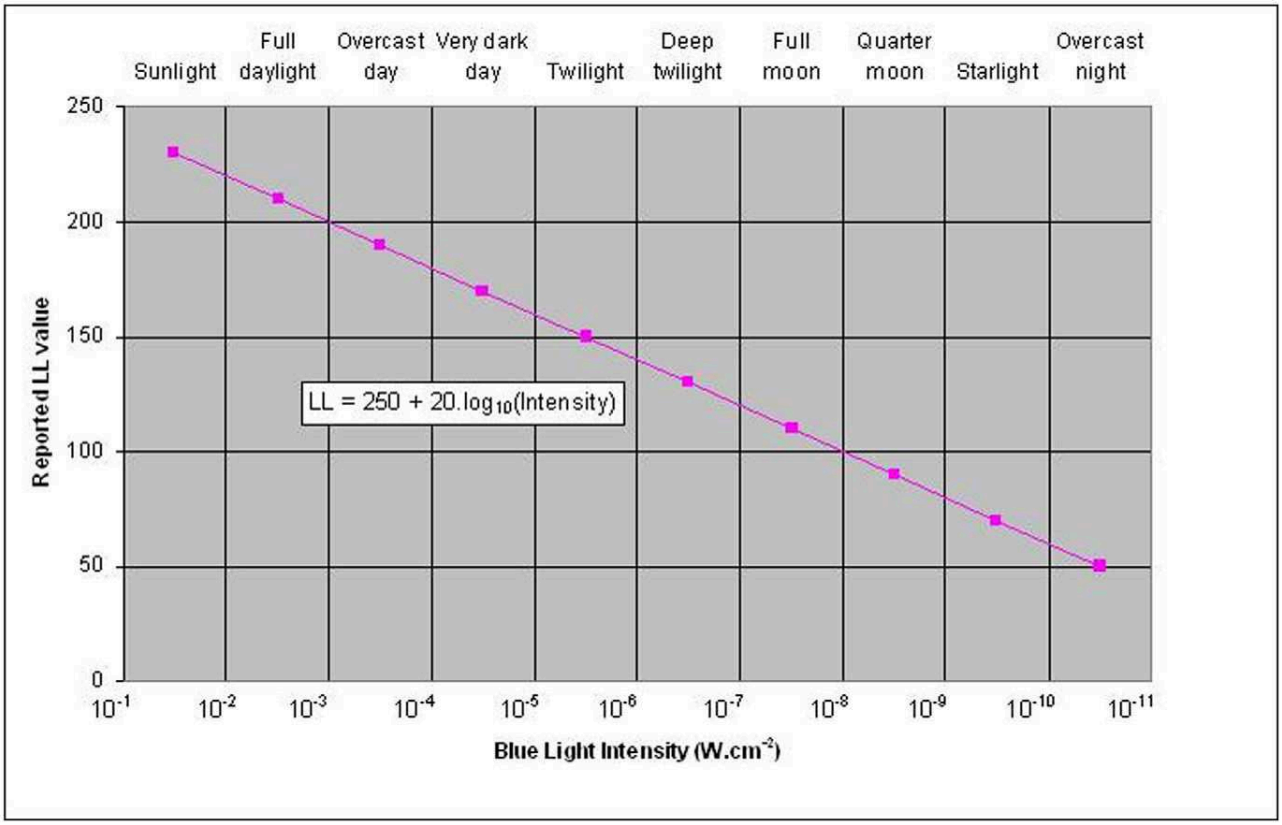


**Figure 1. Logarithmic conversion of the Blue light intensity measured by the mk9 logger (Wildlife Computers, Scotland) to Reported LL values.** Both axes are divided in different class of light intensity representing different sun conditions.
doi:10.1371/journal.pone.0047444.g001

(at depths ranging between 0 to 10 m) during the inter-dive surface interval following the end of the dive. Taking the light reading just below the surface reduces the effect of sun incidence angle in light penetration within the water column.

The relative light values (I(z)) were calculated as.

$$I(z) = \frac{IR(z)}{IR(0)} \quad (1)$$

The Beer Lambert law describes the light attenuation in liquid layers and is used for oceanic water masses [34]. The difference between several wavelengths (λ) was not studied here. The attenuation coefficients (k) were calculated accordingly for the end of each ascent phase of a dive during daylight hours with light intensity (L) and depth (z) according to:

$$L(z,\lambda) = L(0,\lambda) \times \exp(-k \times z) \quad (2)$$

The quartiles 0, 0.5, 0.75 and 1 of k distributionsweretested to reconstruct the light profiles, using **eq. 2**, and each reconstruction was compared to the actual measurement. The r-squared value between the two distributions and the normalized residuals were calculated and presented in *Table 1*. The quartile 0.75 ($\mathbf{K_{0.75}}$) provided the best result and was therefore chosen to characterise light attenuation for a dive. Night data was filtered out according to the time and location of the seal using the "sunrise" and "sunset" function of the R package "maptools".

## 4 Light at 150 m (IR150)

The depth at 150 m is often used as the mean depth of euphotic zone and light level at this threshold was also extracted from the dataset. The light at 150 m was used here as indicator of the light intensity available just under the euphotic (phytoplankton) layer. This value integrates all the factors affecting light attenuation such as the organic and inorganic particle concentration within the euphotic layer, as well as cloud cover and sun angle. This value

**Table 1.** Column 1 list the quantile of k0.75 tested to reconstruct light profile, column 2 and 3 the correlation coefficient and residuals proportions of the difference between light intensity observed and calculated, outside the confidence intervals 95%.

| Quantile of k | $r^2$ | Proportion of values outside the confidence interval |
|---|---|---|
| 0 | 0.83 | 4.6 |
| 0.5 | 0.93 | 4.7 |
| 0.75 | 0.94 | 4.7 |
| 1 | 0.90 | 4.8 |

doi:10.1371/journal.pone.0047444.t001

can easily be extracted from the dataset and marine organisms are likely to react directly to the actual light level rather than to light attenuation in the water column.

### 5 SES'sDiving Bottom Depth (DBD)

The animal vertical movement allows us to measure the depth at which the SES are suspected to forage. The DBD corresponds to the mean depth where the animal is at the deepest phase of the dive (more than 80% of the maximum depth of this dive).

### 6 Data Selection

In order to limit the influence of non-phytoplanktonic particles on light attenuation, turbid continental shelf waters were excluded from the analysis. Only light and fluorescence profiles obtained off the Kerguelen and Crozet shelves (i.e. for isobaths greater than 1000 m) were included in the analyses.

Fluorescence profiles collected during daylight hours were matched with the corresponding ascending light profile according to the time reference.

### 7 Statistical Analysis

The software R [35]with the package "lmer" was used to fit a linear mixed-effects model in the formulation described in Laird and Ware (1982, [36]) but allowing for nested random effects.The individual's identification number [6]was coded as a random effect to account for the spatial and individual dependence structure between observations. Dates (in days) were also coded as a random effect to account for any seasonal effect on primary production. A range of variables were tested as fixed effect to explain variation in light attenuation and light level at 150 m, and they are described below:

- The bathymetry (**bathy**) is known to be linked to terrestrial particle concentration in ocean water and, thereby, to turbidity.
- The surface light level (**$IR_0$**) directly influences light level in deeper water.
- The temperature measured at 200 m is used as an indicator of the animal position relative to the position of the polar front [15].
- The number of temperature inversions, or water masses temperature heterogeneity (**WMTH**), is used as indicator of external water mass incursion and the proximity of a frontal zone [37]. Here an inversion is detected when the difference in temperature between two successive measurements reverses sign.
- The mixed-layer depth (**MLD**) is one of the main factors affecting the vertical distribution of phytoplankton [38,39].
- Summed Chl-a and DBD were tested against all variables listed above, adding up to **$K_{0.75}$** and **IR150, respectively**.

$$\text{Response variable} \approx bathy + IR0 + WMTH + MLD + random(ID + Date)$$

Model selection was performed in three steps. The first was to build a model including all fixed effects available, and then a step-wise procedure was implemented to select the most significant variables. Finally, the best model was selected as the model which had the lowest Bayesian Information Criterion (BIC). The decay of light in the water is described by an exponential law linking the light intensity, the depth and the attenuation coefficient [40]. This coefficient depends on water's inherent optical properties such as the chl-a concentration. A logarithmic relationship between the light attenuation coefficient and the chl-a concentration was implemented in the model. The normality of the residuals was checked graphically and the fitted values of the model were plotted against the observations.

The following hypotheses were tested:

- Summed chl-a values are positively correlated to light attenuation coefficient.
- Diving depths of the SES are positively correlated to light intensity at 150 m and light absorption coefficient.

## Results

The four female SES foraged within the polar frontal zone delineated by the subantarctic and the Southern Antarctic Circumpolar Current fronts. Each CTD-Fluo SRDL provided a daily average of 2.1±0.8 chl-a profiles. Temperature and salinity data were corrected according to the procedure proposed by Roquet et al. ([26])and are stored at the French National Museum of Natural History and in the CORIOLIS data centre (IFREMER-Brest).

The four elephant seals performed a total of 21270 dives between the 19th October 2009 and the 1st January 2010 with a mean duration of 18.9±4.9 minutes. The deepest dive reached 1327 m and the longest one lasted 62 minutes. A total of 429 chl-a profiles were transmitted and the trajectories of each seal are shown in Figure 2. After removing the profiles collected over the shelf and during the night, a total of 9742 light and 181 chl-a profiles were available for the analyses. The inboard logarithm transformation of the light values forced us to use an exponential transformation on $K_{0.75}$ values to obtain the real light attenuation coefficient. After correction the mean $K_{0.75}$ value for all seals was $0.0317 \pm 0.017\ m^{-1}$.

The correlation between $K_{0.75}$ and the date was tested and found to be significant ($r^2 = 0.88$, $n = 8312$, p-value $<0.001$), confirming the usefulness of a mixed effect model approach.

### 1 Relationship between Summed chl-a Concentration and Light Attenuation Coefficient

The model with light attenuation as the only fixed effect was retained after a BIC model selection procedure. As expected, log transformed "summed chl-a concentration" was positively related (estimated coefficient $= 14.67 \pm 1.73$, p-value $<0.001$) to the light absorption coefficient. The normality of residuals was graphically assessed. The model showed a positive correlation ($r^2 = 0.41$) with observed values (Fig. 3).

### 2 Relationship between Diving Depth and Summed chl-a Concentration

After running the BIC selection procedure, DBD was found to be positively related to temperature at 200 m and surface light intensity, but negatively related to summed chl-a concentration (see *Table 2* and Fig. 4).

During daylight hours only, the DBD was found to be strongly and positively related to the light intensity at 150 m (Fig. 5). Furthermore, DBD was also positively related to temperature at 200 m and the water column temperature heterogeneity (see *Table 3*). Temperature heterogeneity and light intensity at 150 m

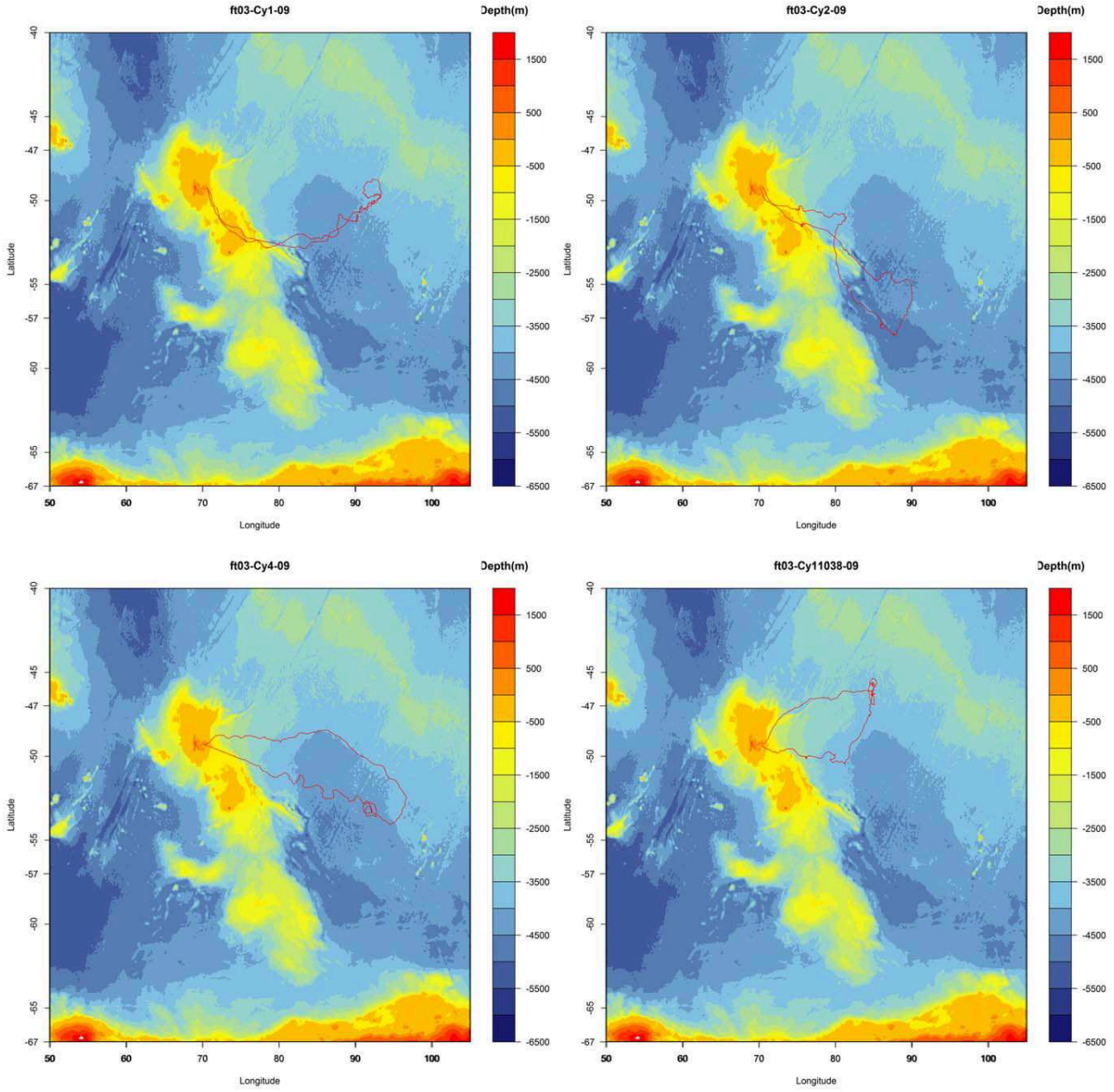


**Figure 2. Trajectory of the four seals tagged in October 2009. ft03-Cy1-09, ft03-Cy2-09, ft03-Cy4-09, ft03-Cy5-09.**
doi:10.1371/journal.pone.0047444.g002

were also retained for night periods (see *Table 4*). At night, the bathymetry was retained as a fixed effect in the final model.

## Discussion

### 1 Oceanography

Predicted values of chl-a concentration estimated from $K_{0.75}$ attenuation coefficient were strongly correlated with the observed values, supporting our initial hypothesis that light attenuation provides a good proxy of *in situ* phytoplankton concentration. However, a large percentage (72%) of the total variance of chl-a concentration remains unexplained indicating that factors other than phytoplankton concentration alone are playing an active role. Particles in suspension in the water column (other than phytoplankton) can also contribute to light attenuation, e.g. inorganic particles like CDOM and also zooplankton. Furthermore, fluorescence in itself is only a proxy of phytoplankton concentration and fluorescence response is known to vary with phytoplankton species and physiological state [33]. In addition, phytoplankton species differ to a large extent in their size and shape. Therefore, for a given chl-a concentration estimated from the fluorometer, we can expect a variation in the light attenuation factor according to phytoplankton species. A comparison with data of high resolution measurements of ocean colour from PHYSAT, which distinguishes the dominant phytoplankton groups within a given area [41], could be used in the future to evaluate the effect of

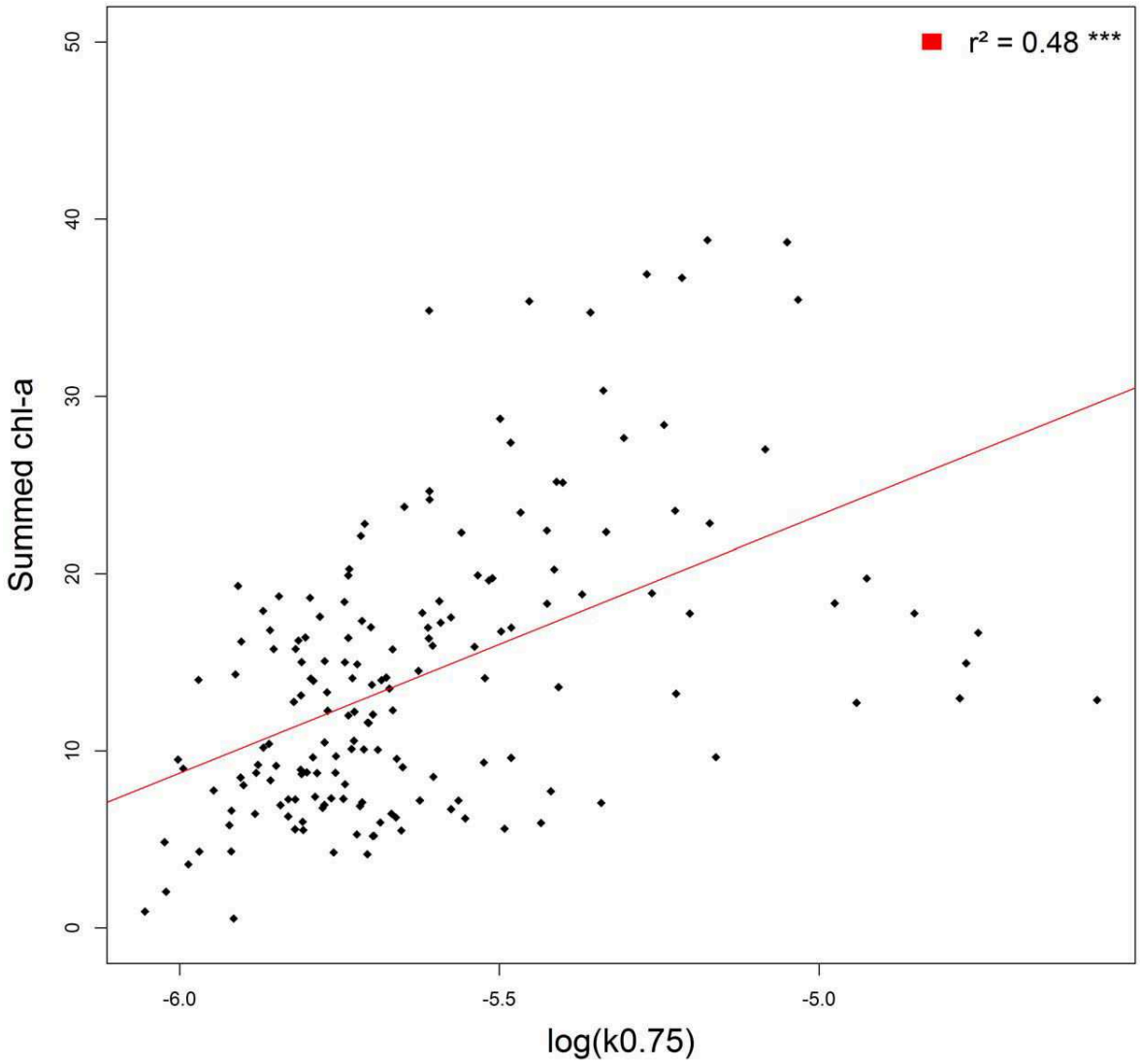


**Figure 3. Relationship between the light attenuation coefficient and chlorophyll a concentration.** Observations (black) are stack to linear regression line (red). The regression coefficient ($r^2$) between the regression line and the observation is noted on the top right corner of the figure.
doi:10.1371/journal.pone.0047444.g003

phytoplankton species on light attenuation. However, as coastal areas were excluded from our study, we believe that turbidity had a limited effect on the light attenuation coefficients we calculated.

Despite the fact that light attenuation only provides an imperfect proxy of phytoplankton concentration, such measurements are likely to improve our understanding of the horizontal phytoplankton structuring at the sub-mesoscale. Until now, only mesoscale features could be investigated using fluorescence. Indeed, up to 40 attenuation coefficients can be calculated daily along the track of a SES during summer daylight hours at Kerguelen latitude's, and up to 60 for one day (24 daylighthours) when SES are foraging in high Antarctic waters during summer. Furthermore, in comparison to fluorescence measurements, light requires very small amount of electrical power to be measured and therefore can be collected over extended periods of time.

The mean $K_{0.75}$ obtained in this study corresponds to a value characteristic of oligotrophic waters. This is in agreement with the literature suggesting that the SO is relatively biologically poor [42], and that overall productivity has to be related to extensive area rather than productivity per unit of surface. Seals were at sea during the austral spring and early summer and, therefore, encompass the bloom and maximum phytoplankton concentration period occurring over December [43]. The seasonal increase of phytoplankton concentration is supported by the positive relationship identified between $K_{0.75}$ and time.

Phytoplankton concentration estimated from fluorescence or $K_{0.75}$ was found to decrease with increasing temperature at 200 m as well as with the number of temperature inversions within the water column. This finding is consistent with the fact that higher phytoplankton concentrations are generally found in association with cyclonic eddies exhibiting colder cores than surrounding waters [44]. These colder cyclonic eddies have a southward origin and the upwelling generated within these mesoscale features injects nutrient rich water into the euphotic layer, stimulating primary production. Lower phytoplankton concentrations were found in locations characterized by vertical temperature heterogeneity. Such vertical heterogeneity, if coinciding with vertical density heterogeneity, could be indicative of the intensity of

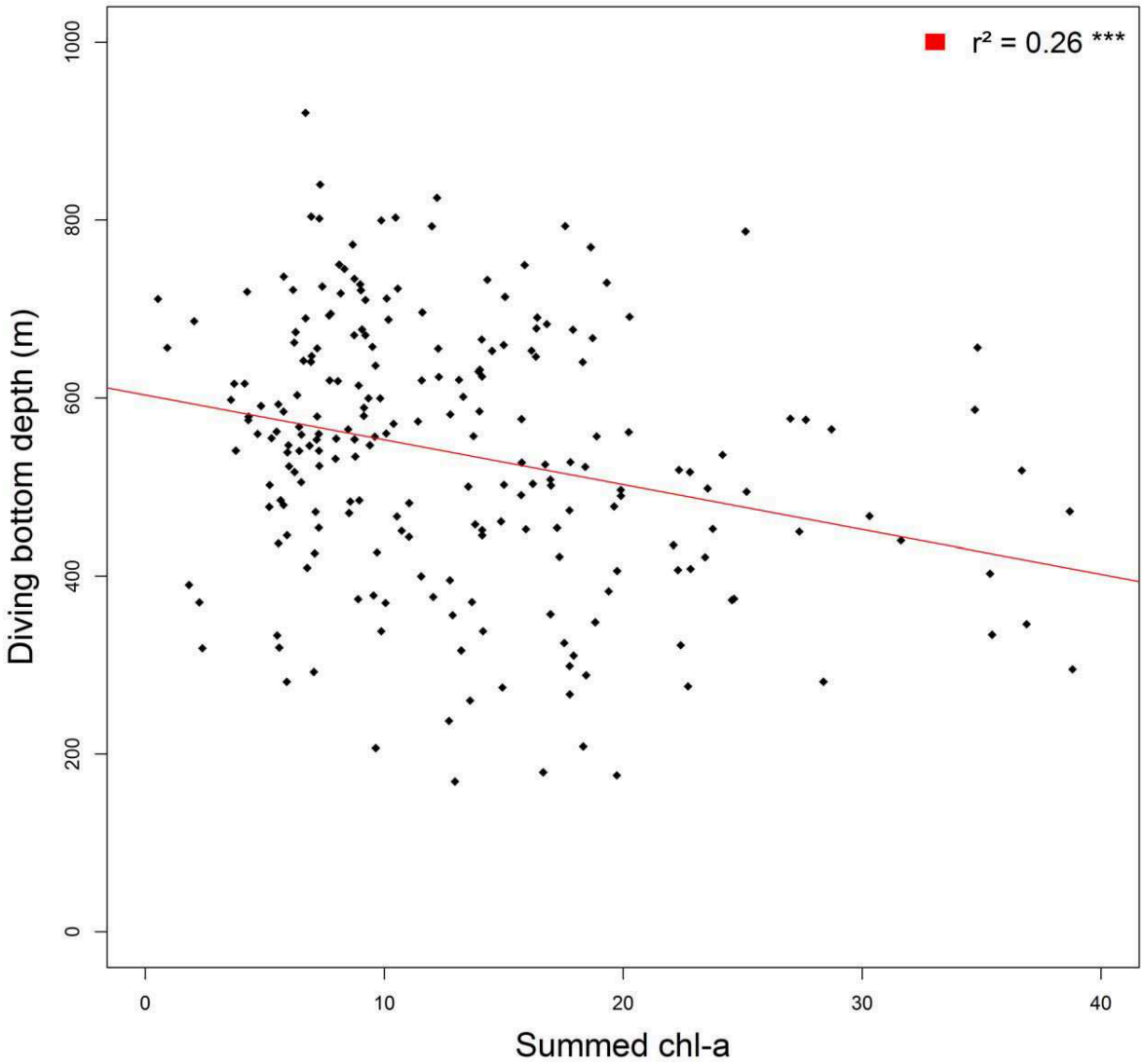


**Figure 4. Relationship between summed chlorophyll a concentration and the mean depth of the bottom dive of elephant seals.** Observations (black) are stack to linear regression line (red). The regression coefficient ($r^2$) between the regression line and the observation is noted on the top right corner of the figure.
doi:10.1371/journal.pone.0047444.g004

shearing processes and vertical mixing. At high intensities these two mechanisms are known to locally limit the primary productivity due to the lack of water column stability and a deeper mixed layer depth, diluting phytoplankton concentration and causing deep mixing of the biomass [45]. In the present work, the reconstruction of chl-a profiles from light measurements [27] was not performed as this was not the main objective of this study. However, this will be investigated in future work and the accuracy of such reconstructions will be assessed by concomitant chl-a profiling provided by the fluorometer.

**Table 2.** Parameters estimation for the second model (DBD ~ summed chl-a concentration + $IR_0$+ temp200) with standard error and p-values.

| | Estimated coefficient | Standard error | p-value |
|---|---|---|---|
| Summed chl-a concentration | − 5.88 | 1.33 | <0.001 |
| Surface light ($IR_0$) | 2.25 | 1.12 | 0.02 |
| Temperature at 200 m | 11.01 | 6.1 | 0.03 |

(DBD: Diving Bottom Depth.).
doi:10.1371/journal.pone.0047444.t002

## 2 Ecology

Many studies have been able to relate oceanographic conditions to the prey availability and to predators [8,10,15,17,19,22,23,46].However, to our knowledge, this is the first study showing that light level within the water column is a critical determinant of diving depth of SES. During daylight hours nearly sixty percent of the variance in daylight DBD of SES could be explained by the light level at 150 m. Previous studies have shown that moonlight affects the diving depth of Galapagos fur seals, with these mammals diving deeper during full moon nights

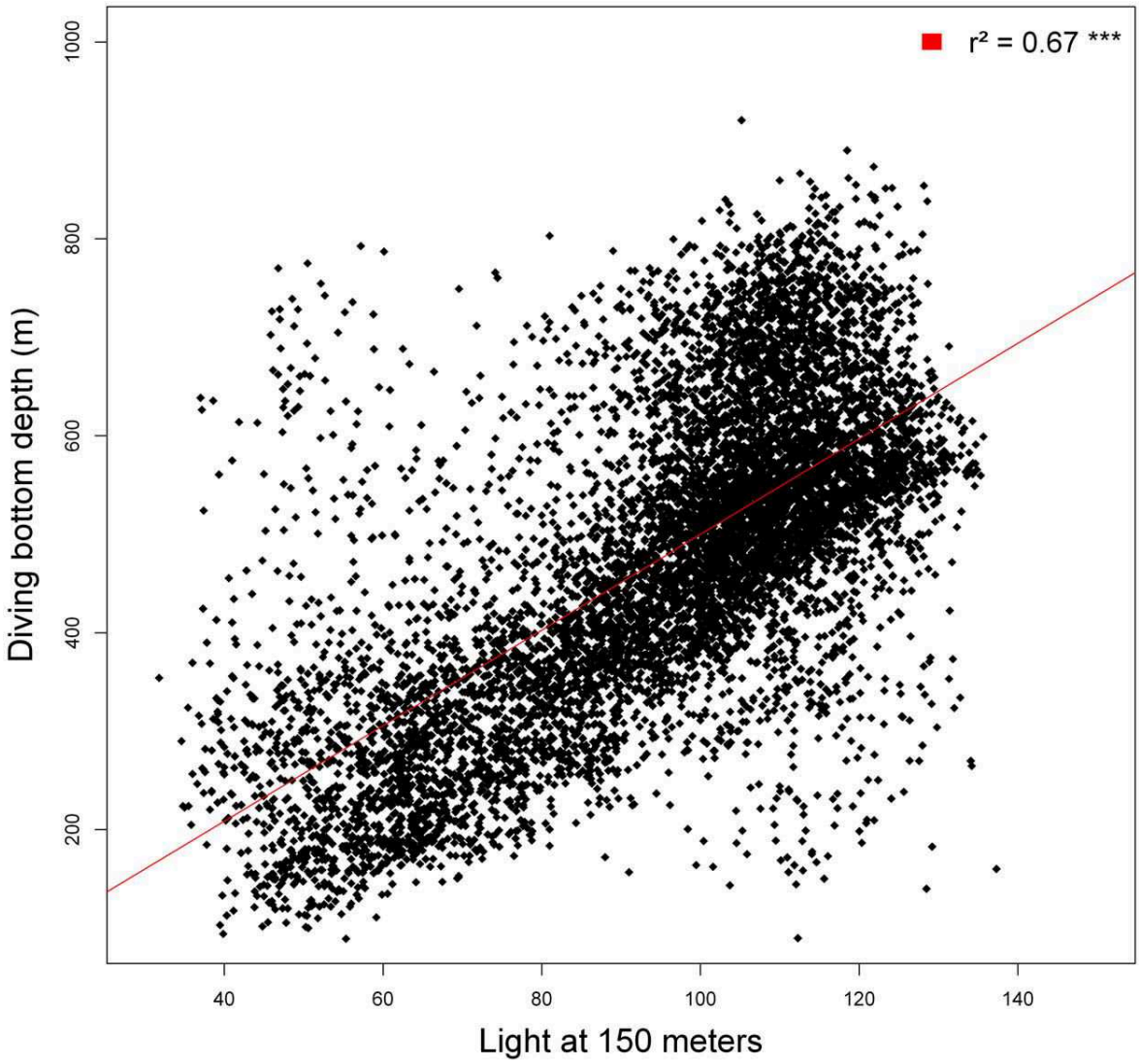


**Figure 5. Relationship between the light intensity at 150 m and the mean bottom depth of elephants seals dive.** Observations (black) are stack to linear regression line (red). The regression coefficient ($r^2$) between the regression line and the observation is noted on the top right corner of the figure.
doi:10.1371/journal.pone.0047444.g005

compared to moonless nights [30]. Several studies have shown that light level precisely controls the vertical distribution of many species of crustaceans as well as myctophid fish.

By day and by night, water surface light level is likely to be related to abiotic factors such as cloud cover. During daylight hours, sun angle also plays a significant role. However, phytoplankton concentration is the critical factor controlling light

**Table 3.** Parameters estimation for the second model for days (DBD ~ WMTH + temp200+ Light150) with standard error and p-values.

| | Estimated coefficient | Standard error | p-value |
|---|---|---|---|
| Water Masses Temperature Heterogeneity (WMTH) | 4.31 | 0.18 | <0.001 |
| Temperature at 200 m | 17.11 | 0.86 | <0.001 |
| Light at 150 m | 4.33 | 0.07 | <0.001 |

(DBD: Diving Bottom Depth.).
doi:10.1371/journal.pone.0047444.t003

**Table 4.** Parameters estimation for the second model for nights (DBD ~ WMTH + Bathymetry + Light at 150 m) with standard error and p-values.

| | Estimated coefficient | Standard error | p-value |
|---|---|---|---|
| Water Masses Temperature Heterogeneity (WMTH) | 6.32 | 1.67 | <0.001 |
| Bathymetry | 0.08 | 0.02 | <0.001 |
| Light at 150 m | 3.45 | 0.48 | <0.001 |

(DBD: Diving Bottom Depth.).
doi:10.1371/journal.pone.0047444.t004

attenuation and, therefore, light levels below the euphotic layer. Our finding is consistent with the result obtained by Dragon et al. [25]showing that diving depths of SES were negatively related to remotely sensed surface chl-a concentration. This result was interpreted as a possible effect of reduced light within the water column, allowing prey to be closer to the water surface and therefore more accessible to the diving seals. Our results confirm this interpretation, and show that this phenomenon is not limited to daylight hours. Myctophids, a major component of the female elephant seal's diet, are known to perform diurnal vertical migrations in response to surface light conditions [31]. The extent to which light affected the depth distributions of SES prey species was unexpected. Indeed, when light penetrated to as deep as 150 m – presumably representative of bright, sunny conditions and clear water – SES reached depths exceeding 700 m.

Interestingly, during daylight hours, at the bottom phase of the seal dive, a particular light intensity was measured, slightly above the detection level of the TDR light sensor ($42.1 \pm 13.7$ which corresponds to less than $10^{-10}$ W.cm$^{-2}$). This light level could be indicative of the light optimum of their prey species, such as myctophids.

While light is a dominating factor, for a given light level, SES were found to dive deeper in locations where water was warmer and the vertical water temperature heterogeneity was greater. This suggests that other factors contribute to controlling the vertical distribution of SES prey. The positive effect of bathymetry on the DBD at night remains unclear to us, and this result will need to be confirmed by further investigations.

The relationship between temperature and diving depth has been emphasized by previous studies [22,25]. Our work reveals that the effect of these factors is particularly strong at night, but that light is the key factor during daylight hours. These results are consistent with previous studies showing that vertical distribution of myctophidsis highly related to temperature [31,47,48]. However the role of light in controlling the vertical distribution of prey species is defined by a combination of light and temperature. Other parameters, such as dissolved oxygen, known to control the vertical distribution of a broad range of marine organisms,arelikely to be contributing factors. It is less clear to us how vertical temperature heterogeneity may act, but this could be indicative of areas of lower prey abundance, with elephant seals performing more exploratory dives. These dives are known to be deeper under such conditions [49].

Within the polar frontal zone, chl-a concentration was found to vary by factor of two between years of high primary production and years of low primary production [41]. Primary production is likely to impact upon the richness of secondary production and, therefore, prey abundance for secondary and apex predators. Furthermore, during years of low phytoplankton concentration, light attenuation is likely to be lower and SES may therefore have to dive deeper and expend more energy to access prey. By extension, a decrease in phytoplankton concentration may not only impact SES through prey availability, but also through vertical accessibility. These factors would result in increasing foraging costs and a decrease in foraging and demographic performances. This effect should be taken into account when investigating the possible ecological consequences on deep diving predators in relation to climate change.

## Acknowledgments

This study has been approved by the animal ethics committee of the French polar Institute (IPEV). Our research program on elephant seals was evaluated and approved by this committee, which allowed us to capture and anesthetise the animals for this work.

The author thanks scientist and field workers who helped deploy and recover sensors on Kerguelen Island. This study was conducted as part of the IPEV programme N°109 (Resp. Henri Weimerskirch) and the authors are grateful to the French polar institute the Institute Paul Emile Victor (IPEV) for the logistical support.

The authors are also very grateful to Michele Thums and Lauren Biermann who contributed to the significant improvement of the English of this paper.

## Author Contributions

Conceived and designed the experiments: TJ ACD JVC CG. Performed the experiments: TJ ACD JVC CG. Analyzed the data: TJ ACD JVC CG. Contributed reagents/materials/analysis tools: TJ ACD JVC CG. Wrote the paper: TJ ACD JVC CG.

## References

1. Gould WJ, Turton J (2006) Argo–sounding the oceans. Weather 61: 17–21.
2. Roquet F, Park YH, Guinet C, Bailleul F, Charrassin JB (2009) Observations of the Fawn Trough Current over the Kerguelen Plateau from instrumented elephant seals. Journal of Marine Systems 78: 377–393.
3. Klatt O, Boebel O, Fahrbach E (2007) A profiling float's sense of ice. Journal of Atmospheric and Oceanic Technology 24: 1301–1308.
4. Block BA, Costa DP, Boehlert GW, Kochevar RE (2002) Revealing pelagic habitat use: the tagging of Pacific pelagics program. Oceanologica Acta 25: 255–266.
5. Eckert SA, Stewart BS (2001) Telemetry and satellite tracking of whale sharks, Rhincodon typus, in the Sea of Cortez, Mexico, and the north Pacific Ocean. Environmental Biology of Fishes 60: 299–308.
6. Sims DW, Southall EJ, Richardson AJ, Reid PC, Metcalfe JD (2003) Seasonal movements and behaviour of basking sharks from archival tagging: no evidence of winter hibernation. Marine Ecology Progress Series 248: 187–196.
7. Weimerskirch H, Catard A, Prince PA, Cherel Y, Croxall JP (1999) Foraging white-chinned petrels Procellaria aequinoctialis at risk: from the tropics to Antarctica. Biological Conservation 87: 273–275.
8. Boyd I, Arnbom T (1991) Diving behaviour in relation to water temperature in the southern elephant seal: foraging implications. Polar Biology 11: 259–266.
9. McConnell B, Chambers C, Fedak M (1992) Foraging ecology of southern elephant seals in relation to the bathymetry and productivity of the Southern Ocean. Antarctic Science 4: 393–393.

10. Croxall J, Everson I, Kooyman G, Ricketts C, Davis R (1985) Fur seal diving behaviour in relation to vertical distribution of krill. The Journal of Animal Ecology: 1–8.
11. Boehlert GW, Costa DP, Crocker DE, Green P, O Brien T, et al. (2001) Autonomous pinniped environmental samplers: using instrumented animals as oceanographic data collectors. Journal of Atmospheric and Oceanic Technology 18: 1882–1893.
12. Hooker SK, Boyd IL (2003) Salinity sensors on seals: use of marine predators to carry CTD data loggers. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers 50: 927–939.
13. Lydersen C, Anders Nøst O, Kovacs KM, Fedak MA (2004) Temperature data from Norwegian and Russian waters of the northern Barents Sea collected by free-living ringed seals. Journal of Marine Systems 46: 99–108.
14. Boehme L, Lovell P, Biuw M, Roquet F, Nicholson J, et al. (2009) Technical Note: Animal-borne CTD-Satellite Relay Data Loggers for real-time oceanographic data collection. Ocean Science.
15. Biuw M, Boehme L, Guinet C, Hindell M, Costa D, et al. (2007) Variations in behavior and condition of a Southern Ocean top predator in relation to in situ oceanographic conditions. Proceedings of the National Academy of Sciences 104: 13705.
16. Charrassin JB, Hindell M, Rintoul S, Roquet F, Sokolov S, et al. (2008) Southern Ocean frontal structure and sea-ice formation rates revealed by elephant seals. Proceedings of the National Academy of Sciences 105: 11634.
17. McConnell B, Fedak M (1996) Movements of southern elephant seals. Canadian Journal of Zoology 74: 1485–1496.
18. Lewis R, O'Connell TC, Lewis M, Campagna C, Hoelzel AR (2006) Sex-specific foraging strategies and resource partitioning in the southern elephant seal (Mirounga leonina). Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 273: 2901–2907.
19. Bailleul F, Cotté C, Guinet C (2010) Mesoscale eddies as foraging area of a deep-diving predator, the southern elephant seal. Marine Ecology-Progress Series 408: 251–264.
20. Bailleul F, Charrassin JB, Ezraty R, Girard-Ardhuin F, McMahon CR, et al. (2007) Southern elephant seals from Kerguelen Islands confronted by Antarctic Sea ice. Changes in movements and in diving behaviour. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography 54: 343–355.
21. Cherel Y, Ducatez S, Fontaine C, Richard P, Guinet C (2008) Stable isotopes reveal the trophic position and mesopelagic fish diet of female southern elephant seals breeding on the Kerguelen Islands. Marine Ecology Progress Series 370: 239–247.
22. Bailleul F, Charrassin JB, Monestiez P, Roquet F, Biuw M, et al. (2007) Successful foraging zones of southern elephant seals from the Kerguelen Islands in relation to oceanographic conditions. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 362: 2169–2181.
23. Field I, Hindell M, Slip D, Michael K (2001) Foraging strategies of southern elephant seals (Mirounga leonina) in relation to frontal zones and water masses. Antarctic Science 13: 371–379.
24. Bradshaw CJA, Higgins J, Michael KJ, Wotherspoon SJ, Hindell MA (2004) At-sea distribution of female southern elephant seals relative to variation in ocean surface properties. ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil 61: 1014–1027.
25. Dragon AC, Monestiez P, Bar-Hen A, Guinet C (2010) Linking foraging behaviour to physical oceanographic structures: Southern elephant seals and mesoscale eddies east of Kerguelen Islands. Progress in Oceanography 87: 61–71.
26. Roquet F, Charrassin JB, Marchand S, Boehme L, Fedak M, et al. (2011) Delayed-mode calibration of hydrographic data obtained from animal-borne satellite-relay data loggers. Journal of Atmospheric and Oceanic Technology.
27. Teo SLH, Kudela RM, Rais A, Perle C, Costa DP, et al. (2009) Estimating chlorophyll profiles from electronic tags deployed on pelagic animals. Aquatic Biology 5: 195–207.
28. Liu SH, Sun S, Han BP (2003) Diel vertical migration of zooplankton following optimal food intake under predation. Journal of plankton research 25: 1069–1077.
29. Batty R, Blaxter J, Richard J (1990) Light intensity and the feeding behaviour of herring, Clupea harengus. Marine Biology 107: 383–388.
30. Horning M, Trillmich F (1999) Lunar cycles in diel prey migrations exert a stronger effect on the diving of juveniles than adult Gal pagos fur seals. Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences 266: 1127–1132.
31. Catul V, Gauns M, Karuppasamy P (2011) A review on mesopelagic fishes belonging to family Myctophidae. Reviews in Fish Biology and Fisheries 21: 339–354.
32. Bricaud A, Morel A, Babin M, Allali K, Claustre H (1998) Variations öf light absorption by suspended particles with chlorophyll a concentration in oceanic (case 1) waters: Analysis and implications for bio-optical models. Journal of Geophysical Research 103: 31,033–031,044.
33. Xing X, Claustre H, Blain S, D'Ortenzio F, Antoine D, et al. (2011) Quenching correction for in vivo chlorophyll fluorescence measured by instrumented elephant seals in the Kerguelen region. Limnology and Oceanography methods Submitted.
34. Gordon HR (1989) Can the Lambert-Beer law be applied to the diffuse attenuation coefficient of ocean water? Limnology and Oceanography: 1389–1409.
35. Team RDC (2009) R: A language and environment for statistical computing. In: Computing RFfS, editor.
36. Laird NM, Ware JH (1982) Random-effects models for longitudinal data. Biometrics: 963–974.
37. Ichiye T (1967) Occurrence of temperature inversions in the upper layer of the ocean. Pure and Applied Geophysics 67: 143–155.
38. Hense I, Bathmann UV, Timmermann R (2000) Plankton dynamics in frontal systems of the Southern Ocean. Journal of Marine Systems 27: 235–252.
39. Nelson DM, Smith Jr WO (1991) Sverdrup revisited: critical depths, maximum chlorophyll levels, and the control of Southern Ocean productivity by the irradiance-mixing regime. Limnology and Oceanography: 1650–1661.
40. Rasmus K, Granéli W, Wängberg SÅ (2004) Optical studies in the Southern Ocean. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography 51: 2583–2597.
41. Alvain S, Moulin C, Dandonneau Y, Bréon FM (2005) Remote sensing of phytoplankton groups in case 1 waters from global SeaWiFS imagery. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers 52: 1989–2004.
42. Kirk JTO (1994) Light and photosynthesis in aquatic ecosystems: Cambridge Univ Pr.
43. Dragon AC, Bar-Hen A, Monestiez P, Guinet C (2012) Horizontal and vertical movements as predictors of foraging success in a marine predator. Mar Ecol Prog Ser 447: 243–257.
44. Kahru M, Mitchell B, Gille S, Hewes C, Holm-Hansen O (2007) Eddies enhance biological production in the Weddell-Scotia Confluence of the Southern Ocean. Geophys Res Lett 34: L14603.
45. Lévy M (2008) The modulation of biological production by oceanic mesoscale turbulence. Transport and Mixing in Geophysical Flows: 219–261.
46. Campagna C, Piola AR, Rosa Marin M, Lewis M, Fernández T (2006) Southern elephant seal trajectories, fronts and eddies in the Brazil/Malvinas Confluence. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers 53: 1907–1924.
47. Hulley PA (1981) Results of the Research Cruises of FRV" Walther Herwig" to South America: LVIII. Family Myctophidae (Osteichthyes, Myctophiformes): Heenemann.
48. Loots C, Koubbi P, Duhamel G (2007) Habitat modelling of Electrona antarctica (Myctophidae, Pisces) in Kerguelen by generalized additive models and geographic information systems. Polar Biology 30: 951–959.
49. Dragon AC, Bar-Hen A, Monestiez P, Guinet C (2012) Horizontal area-restricted-search and vertical diving movements to predict foraging success in a marine predator.

# Chapitre III

# La vie des éléphant de mer femelles dans un champs de front à sous-mésoéchelle

## 1 Introduction

Aujourd'hui, l'omniprésence de tourbillons mésoéchelles dans les océans est un fait reconnu. En effet, l'utilisation des outils d'observation satellitaire et de modélisation numérique ont déjà permis de visualiser cette abondance dans tous les océans de la planète. Ces outils ont aussi permis d'une part d'observer une intensification de la formation de ces tourbillons le long des grands courants océaniques comme le Kuroshio, le Gulf Stream et l'ACC (Ducet et al. 2000) et d'autre part de visualiser le rôle important de ces structures dans le développement des écosystèmes pélagiques (synthèse par Lévy et al. 2014).

Les observations satellitaires à haute résolution et les modèles numériques ont depuis une quinzaine d'années révélé l'existence de structures à plus fine échelle (sous-mésoéchelle) résultant de la déformation des champs de surface par les tourbillons mésoéchelles. Ce type de dynamique permet, par l'intermédiaire de mouvements verticaux intenses, de stimuler localement la production primaire (Taylor et Ferrari 2011, Lévy et al. 2012, Perruche et al. 2011, Lévy et al. 2014, etc...). Les mécanismes de formation de ces mouvements verticaux seront décrits plus en détail dans le chapitre IV . Les processus, par lesquels cette dynamique impacte les producteurs primaires commencent à être bien compris mais leurs répercutions sur les niveaux trophiques supérieurs restent difficile

à observer. On peut penser, concernant ces répercutions, que par cascade trophique les prédateurs supérieurs trouvent plus de proies dans ces structures sub-mésoéchelles. Des études pionnières (De Monte et al. 2012, Tew-Kai et al. 2009), basées sur des indices de comportement et de dynamique sub-mésoéchelle, tendent à confirmer cette hypothèse. Cependant, il n'existe aujourd'hui, à notre connaissance, aucune confirmation in situ de l'influence de la dynamique sub-mésoéchelle sur le comportement des prédateurs supérieurs. Ce chapitre s'attache à répondre à cette problématique en se focalisant sur les femelles éléphants de mer du sud. Grâce à l'extraordinaire jeu de donnée in situ mesuré le long des trajectoires de ces animaux (cf Chapitre II ) on peut en effet étudier simultanément la dynamique sub-mésoéchelle et le comportement alimentaire de cette espèce.

Ce chapitre s'articule autour d'un article sur le point d'être soumis concernant le lien entre fronts de SST à sous-mésoéchelle et comportement alimentaire des éléphants de mer. La partie 2 présente la méthodologie utilisée pour définir les fronts de SST et les comportements alimentaires. La publication est présentée en partie 3. Ensuite nous présentons trois parties en complément de cette étude: une étude de sensibilité des résultats de l'article (Partie 4), une illustration de la diversité des fronts rencontrés (Partie 5), et enfin une étude incluant non seulement les fronts de SST mais aussi les fronts d'atténuation de la lumière (Partie 6).

# 2 Méthodes

Afin d'identifier les fronts fine échelle, zone de rupture de l'environnement, traversés par les femelles éléphants de mer, une méthode basée sur des seuils a été utilisée ici. On a appliqué cette méthode sur les observations de SST le long de la trajectoire des SES issues de 12 individus équipés à la fois de capteur TDR, accéléromètres et GPS (cf Chapitre II ). La méthode de seuil utilisé dans ce chapitre est détaillée dans les paragraphes ci dessous. La valeur absolue du gradient 1-D de SST le long de la trajectoire des SES a été estimée le long de la totalité des trajectoires. La moyenne ($\mu$) et l'écart-type ($\sigma$), de la série obtenue en mettant les données des 12 individus bout à bout, ont ensuite été calculés. Les valeurs aberrantes ($<0.19\%$) par rapport aux autres, détectées via le test de Chauvenet, ont ensuite été retirées de l'analyse. Ces mesures résultent essentiellement des erreurs de mesure de position du GPS.

Puis un seuil correspondant à $\mu + 2^*\sigma$ a permis d'identifier les valeurs de gradient les plus extrêmes, c'est à dire supérieures au seuil, qui définissent ce que nous appelons dans la suite "front de SST". Un exemple est donné en figure III .1, avec les fronts de SST identifiés par des croix rouges sur le signal de SST (haut) et de ∇SST (bas). Le seuil calculé pour le gradient de SST est de 0.19 ° C/km. Le pourcentage de plongées présentant une valeur de ∇SST supérieure à ce seuil est de 5.75%.

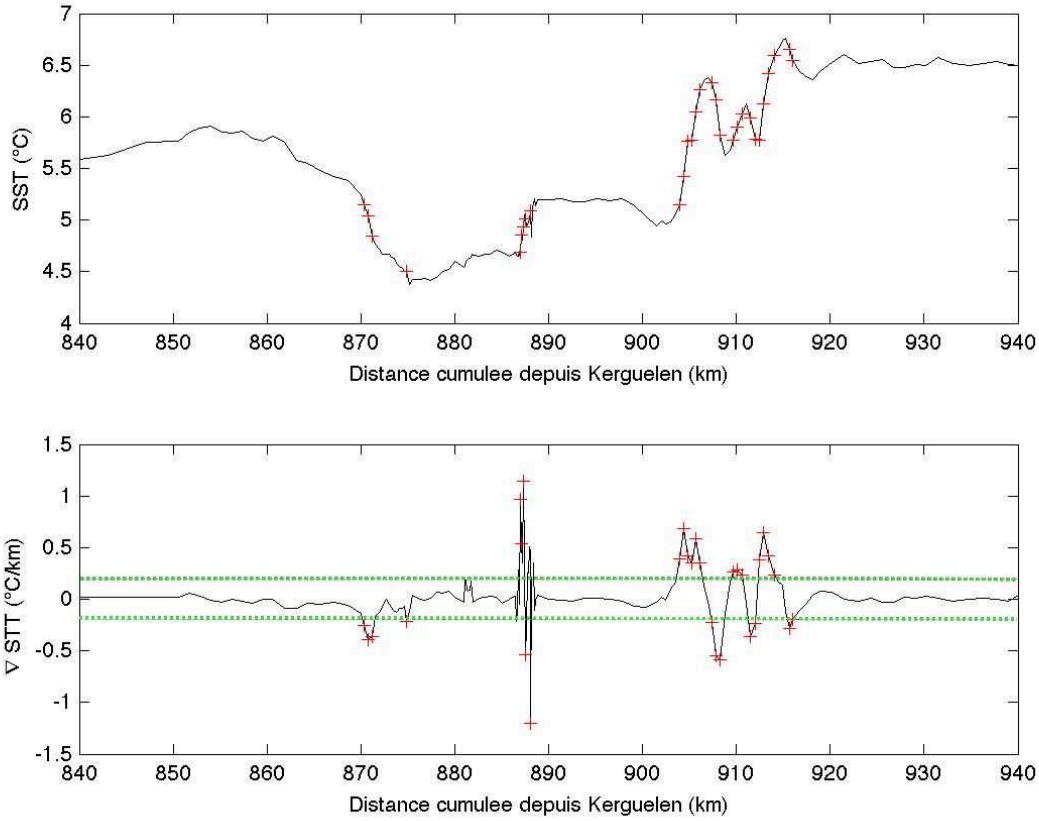


FIGURE *III .1 – Evolution le long d'une portion de trajectoire de la SST (en haut) et du gradient de SST (en bas). Les croix rouges indiquent les événements de fort gradient identifiés par le seuil (0.19 ° C/km) (ligne verte).*

Cette méthode à permis de définir des zones de front le long des trajectoires. Les plongées ont été regroupées en deux types de zone :

- **Zone de Front de SST** : l'ensemble des plongées à moins de 5km (le long de la trajectoire) de part et d'autre d'un front de SST detecté.
- **Zone de Non Front** : les plongées restantes situées au delà de 5km de tout front de SST détecté.

L'ensemble des deux types de zone regroupe 100% des plongées et aucune plongée ne peut appartenir à deux type de zone différents.

Le choix des valeurs des deux critères utilisés pour définir les zones de front (le seuil de $\nabla$SST et l'extension de la zone de front ($\pm$5km)) repose sur la nature physique de ces fronts et est motivé en détail dans l'article de la partie 3, ainsi que sur des tests de sensibilité présentés en partie 4 de ce chapitre.

Dans un deuxième temps on s'est intéressé au comportement alimentaire des femelles SES. Celui-ci a été défini à partir des deux indices décrit en Chapitre II : le nombre et la profondeur moyenne de tentative de capture (PCA). Plus spécifiquement, c'est leurs anomalies journalières qui ont été utilisées ici.
Les anomalies de nombre et de profondeur de PCA ont alors été extraites, pour les 12 individus, pour chacun des deux types de zone. De la même manière que pour le gradient 1-D de SST, on s'est intéressé aux événements significatifs de comportement en appliquant à nouveau la méthode des seuils. Deux autres seuils ont donc été définis et correspondent à 1*$\sigma$ des signaux totaux de nombre et de profondeur de PCA. Leur valeurs sont respectivement 4.77 PCA/plongée et 125.27m pour le nombre et la profondeur de PCA. Le choix de 1*$\sigma$ comme valeur de seuil sera lui aussi détaillé en partie 4 de ce chapitre.

L'analyse statistique présentée dans l'article suivant s'est focalisée sur les comparaisons du comportement alimentaire entre ces deux types de zones. Elle s'est basée sur les pourcentages de plongées à anomalie de comportement supérieure à ce seuil et sur les valeurs d'anomalie cumulée de comportement dans chaque zone.

# 3 Article : "The life of female Elephant Seals in a field of submesoscale front regions"

# The life of female Elephant Seals in a field of submesoscale front regions

Thomas Jaud[1], Pascal Rivière[1], Patrice Klein[2], Cédric Cotté[3], Francesco d'Ovidio[4], Christophe Guinet[5], Julien le Sommer[6], Guillaume Dencausse[2]

[1]: LEMAR - IUEM - UMR 6539

[2]: LPO - UMR 6523

[3]: Muséum National d'Histoire Naturelle

[4]: LOCEAN - UMR 7159

[5]: CEBC - UMR 7372

[6]: LEGI - UMR 5519

## 3.1 Abstract

For the first time, a combined dataset of behavioral and physical measurements at high resolution collected by the Elephant Seals in the Antarctic Circumpolar Current is used to understand their foraging ecology in a turbulent oceanic field. It highlights a significant behavioral change when these animals cross fine-scale frontal regions (such as filaments, with a 10km width, ubiquitous on satellite images), also called sub-mesoscale regions. One reason is that these sub-mesoscale regions, known to drive vertical velocities one or two order of magnitude larger than in other regions, are expected to have a significant impact on the biogeochemical system. But this impact has so far never been observed and quantified. Results of the present study emphasize the significant impact of the specific dynamics of these sub-mesoscale structures on the upper trophic levels: Elephant seals foraging efficiency is significantly optimized in sub-mesoscale regions. These results suggest that biogeochemical system and trophic interactions are significantly stimulated in these sub-mesoscale structures.

## 3.2 Introduction

Satellite altimeters as well as modeling studies have revealed that all the oceans are crowded with a large number of mesoscale eddies with 100km scales (as illustrated by the low resolution SST field on Figure III .2). The impact of this mesoscale turbulence on the primary production (see reviews of Lévy 2008 ; Klein et Lapeyre 2009) and upper trophic levels is now well recognized. This complex circulation is known to control biogeochemical fluxes as well as the distribution, abundance and composition of ecosystems from mid-trophic organisms to top predators (Strass et al. 2002, Sabarros et al. 2009, Tew-Kai et Marsac 2010, Godø et al. 2012, De Monte et al. 2012). During the last two decades, association evidences of a large range of top predators and mesoscale features accumulated through the simultaneous technological advances in telemetry and remote sensing. While the influence of the mesoscale activity on their distribution and behavior appears to be ubiquitous from tropical to polar waters, the foraging tactics of top predators driving energy transfers and trophic interactions are blurred mainly because of the lack of physical and ecological in-situ observations at meso- and finer scales.

Compared to altimetry observations, ocean color images and Sea Surface Temperature (SST) infrared images, display smaller scales such as elongated filaments (with a width less than 10km) or vortices with a 5-10 km scale. The dynamical impact of these smaller scales (also called sub-mesoscales), usually associated with density anomalies, is not captured by the existing satellite altimeters and by climate-resolving circulation models. For this reason, these sub-mesoscales density anomalies were considered until ten years ago only as a local redistribution of tracers, without a consequence on the ocean dynamics and on the physical-biological processes

More recently, a new vision of the ocean dynamics involving sub-mesoscale density anomalies has emerged in the last ten years. Modelling studies with very high resolution (km or less) have shown that these sub-mesoscales are associated with an energetic vertical velocity field which have a strong impact on the larger oceanic scales and which sustain and boost the biogeochemical system (Hakim et al. 2002; Capet et al. 2008; Klein et al. 2008; McWilliams et al. 2009; Klein et Lapeyre 2009; Sasaki et al. 2014; Gula et al. 2014; Ferrari 2011; Lévy et al. 2012; Perruche et al. 2011; Lévy et al. 2014). This vertical velocity is actually triggered by frontogenetic processes along the boundaries of these submesoscale density anomalies.

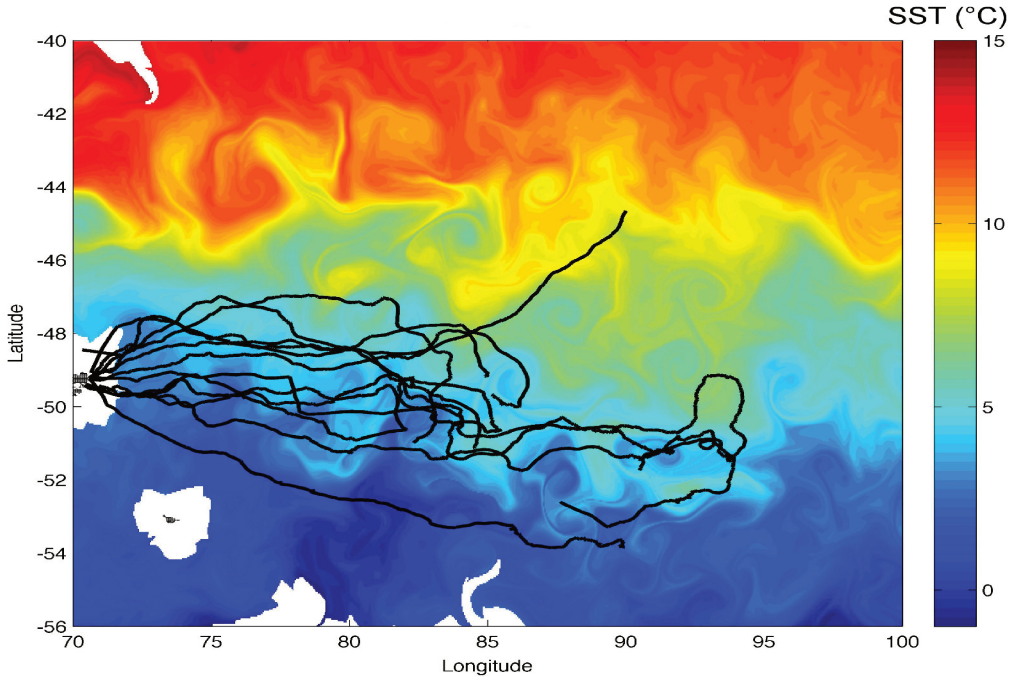


FIGURE *III .2 – Low resolution SST field from AMSR-E and AVISO (lagrangian advection) in the Antarctic Circumpolar Current. SST field is obtained from a satellite microwave radiometer whose signal is not affected by clouds but whose resolution - 1/4 ˚- is much lower than for infrared images. Trajectories (light grey) of the 12 female southern elephant seals tagged during austral spring 2011, 2012 and 2013. Surface topography (black), and major front of the (dark grey) are superimposed. All trajectories on this figure do not close to Kerguelen Island. This is because only the part of the trajectory when sensors worked is shown.*

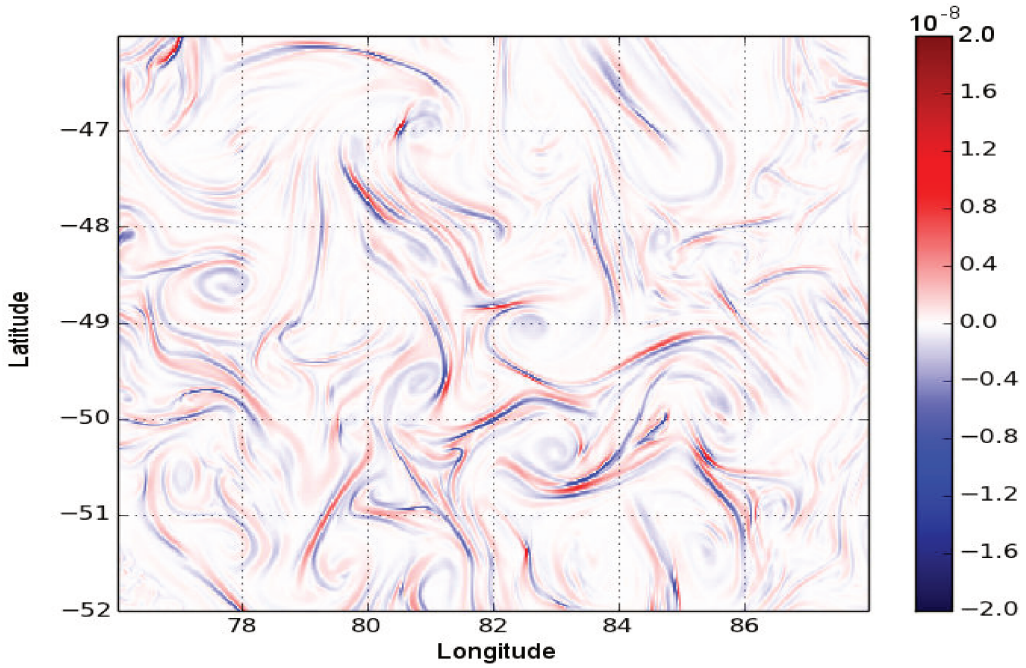


FIGURE *III .3 – Laplacian of SST from a realistic high resolution OGCM (1/36 ˚) in the ACC. Such field is known to drive the W-field in the upper oceanic layers and (because of the spectral characteristics of the surface density) is captured by the smallest scales of density.*

A property of the vertical velocity field associated to sub-mesoscales is that this field is directly related to the Laplacian of the surface density (Garrett et Loder 1981; Capet et al. 2008; Klein et Lapeyre 2009; Gula et al. 2014). Figure III .3, issued from a numerical simulation at high resolution (see supplementary materials), emphasizes the abundance of sub-mesoscales in the Antarctic circumpolar Current (ACC) involving numerous filaments and vortices, with complex patterns and scales smaller than 10 km.

Observational evidence of these sub-mesoscale impacts on primary production is however sparse because of the practical difficulties in sampling at the appropriate temporal and spatial scales the physical and biological parameters. A fortiori, the direct impact of these sub-mesoscales on the upper trophic levels is in large part not known. Although biologging programs provide now high resolution animal trajectories, the co-localization of behavior with submesoscale structures remains a fundamental challenge because of the difficulties in detecting submesoscale features at the animal's position. Cloud-piercing space-born instruments like altimetry do not resolve the submesoscale, and submesoscale-resolving ones – optical and infrared sensors - are hindered by cloud coverage. Lagrangian approaches have been proposed to paliate the resolution limitation of altimetry, by reconstructing (putative) submesoscale frontal regions of altimetry-resolved mesoscale eddies [e.g., Lyapunov exponent calculation,Tew-Kai et Marsac 2010, Cotté et al. 2011]. These works have shown a statistical or visual association of animals' position to putative submesocale features. De Monte et al. (2012) went even a step further, using altimetry-derived velocities to advect low resolution, cloud-free sea surface temperature fields to dynamically reconstruct filaments of temperature anomalies. The authors showed that statistically birds foraged more on submesoscale thermal fronts, reconstructed by these Lagrangian methods. Until now the reconstruction of submesoscale features from satellite data was the only possible choice. Nevertheless, the lack of high resolutions and ageostrophic components in the altimetric velocity field plus the exclusion of any other process except horizontal advection in the filament generation, all render the Lagrangian approach able to create filaments in a qualitative sense only and does not allow to study in detail individual behavioral switch. Therefore, the impossibility of accessing the fine scales of the ocean physics at animals' positions represent nowadays a fundamental obstacle to the study of the interaction between marine fauna and their environment. In this work we address this obstacle. Thanks to a new generation of high sampling biologgers, here we explore for the first time the possibility of directly observing submesoscale structures from in situ measurements along

animals' tracks. This is achieved by developing a specific submesoscale theoretical framework and applying it to the biologging data recorded by Kerguelen's Southern Elephant Seals.

## 3.3 Kerguelen Southern Elephant Seals (SESs)

Within the powerful and turbulent flow of the ACC, large biomass of top predators faces this dynamic environment when searching for preys. Among them, Southern elephant seals (SES) were reported to adjust their trajectories in the intense eddy field of the ACC. Their tracks cross many mesoscale eddies within the ACC as sketched by their trajectories on Figure III .2. Their co-localization with satellite data has revealed that specific coherent and cold eddies are targeted as favorable features for foraging purpose as well as transport fronts using a satellite-derived Lagrangian approach (Campagna et al. 2006, Bailleul et al. 2010b, Dragon et al. 2010, Cotté et al. 2015).

In the present study we have the unique opportunity to test the role of sub-mesoscales using for the first time the entire physical and ecological very high resolution dataset collected by 12 SES during their voyage in the ACC. The SES leave the Kerguelen Island Colony for a 2 months post breeding voyage during the southern spring and they cover a total distance of about 2000 km. These SES have been equipped with miniaturized sensors that have been shown to not perturb their behavior and survival (McMahon et al. 2008, Walker et al. 2012). The resulting dataset has revealed that SES make about 60 dives per day during their voyage. They dive down to more than 500 m for about 25 min and then come back to the surface where they stay just for a few minutes for breathing (Figure III .4), which allows to locate them by satellite through their GPS transmitter. Spacing between two dives is about 1 km. Their sensors record data at high frequency. One of these sensors measures temperature and depth. Another sensor is an accelerometer that measures acceleration at the same frequency. We use temperature data at surface to detect sub-mesoscale regions (through small-scale SST gradients). The dive depth varies depending whether preys are encountered in upper or deeper layers. As such, it can be used as a proxy of the depth where preys are abundant and available to predators. From isotopic analyses, their diet at depth mostly consists of myctophid fishes (Cherel et al. 2008). Magnitude of the acceleration is used as a proxy to detect events of Prey Catch

Attempt (or PCA). Indeed, each time SES encounters preys, it accelerates to catch them, meaning that a PCA event very probably occurs when preys are present (Viviant et al. 2010, Gallon et al. 2013). We use these two variables, the PCA number per dive and the mean depth at which PCA occur during a dive, to assess the SES foraging behavior.

The specific question addressed in this study is: are sub-mesoscale regions more favourable regions than others for SES to feed ? To answer this question, the SST time series as well as the dive depth and PCA time series have been analyzed. The dataset used concerns data collected by 12 SES females between October to December. This time period corresponds to the post-reproduction period when SES females need to regain energy by feeding in the oceanic area east of the Kerguelen plateau. The cumulated length of their trajectories is more than 20 000km representing a total of 25 378 dives. Results reveal a strong contrast in terms of PCA and diving depth between regions of sub-mesoscale fronts and other regions. In sub-mesoscale regions we have found that SES forage more intensively than in other regions and they performed shallower dives. This means that their foraging efficiency is significantly optimized in sub-mesoscales.

SES have been found to dive 60 times per day (approximately one dive every 25min). They stay a few minutes at the surface, dive down to more than 500m for 20-25mns where they attempt to catch preys, and then go back to the surface for a few minutes. This particular behavior, associated with high frequency measurements, produce a unique dataset that consists of three time series, the SST, PCA number per dive and PCA mean depth per dive time series sketched on Figure III .4. SST time series is estimated by averaging SST during each stay of the SES at the surface between two specific dives. PCA number per dive corresponds to the number of PCA events detected by the accelerometer during a dive (Figure III .4). The PCA Mean Depth per dive is estimated by averaging all the depths at which a PCA event occurs during a dive (Figure III .4). This leads to the three time series with each variable function of $i$,an index that identifies one particular dive. This index, $i$, varies from 1 to N=25 378 (the cumulated number of dives of the 12 SES). We define si the along track coordinate of dive $i$ (i.e. the distance between the location of dive i and departure) and $s_{i+1} - s_i$ is the spacing between dives i+1 and i. The histogram of $s_{i+1} - s_i$ shown on Figure S1 indicates that the spacing between two dives is about 1km that gives the dataset spatial resolution.

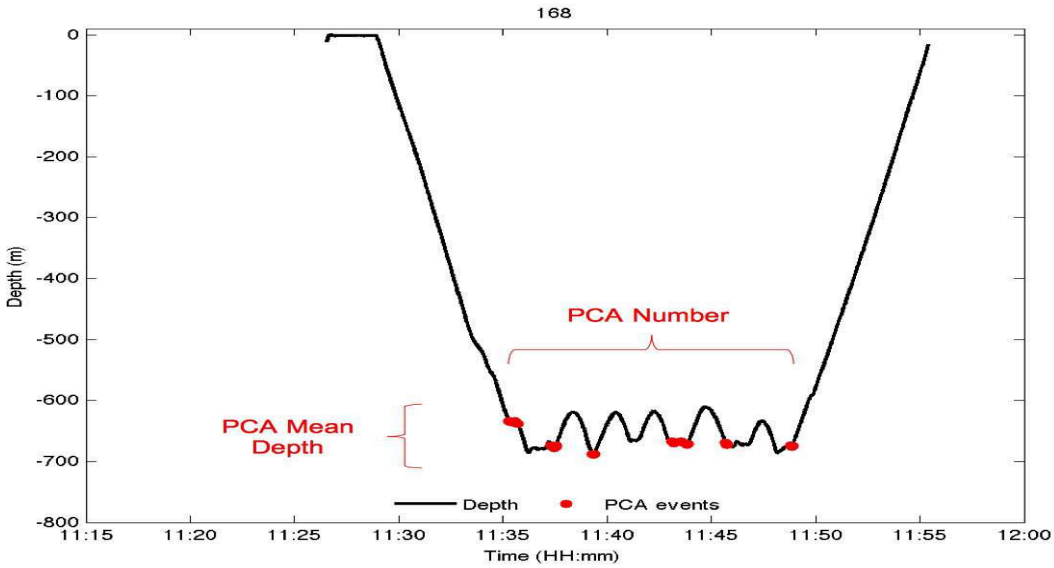


FIGURE *III .4 – Scheme of the two feeding behavior index used in this study. PCA events (red dots) are superimposed on one female southern elephant seal diving profile (black line). PCA number index is calculated as the number of PCA events on each dive. PCA mean depth is the PCA events mean depth.*

The SST time series is used to identify sub-mesoscale regions along SES trajectories. Time series of PCA Number per dive and of PCA Mean Depth per dive are used to characterize the SES foraging behavior. Analysis of these three time series is done to understand whether SES foraging behavior is changed or not when they encounter a sub-mesoscale region.

## 3.4 Identification of sub-mesoscales unsing SST dataset at high resolution from SES

In this study we characterize a sub-mesoscale region as a density anomaly structure with scale of the order of O(10 km) or less where the vertical velocity field is energetic. We checked that there is a clear linear statistical relationship between SST and surface density in this region. So sub-mesoscales are defined from only the SST measurements at very high resolution (O(1 km)) obtained from SES, which is one of the novelties of the present paper.

The rationale is the following. As mentioned before, the Laplacian of surface density (Figure III .3), is known to drive the W-field in the upper oceanic layers (Hakim et al. 2002; Legal et al. 2007; Klein et Lapeyre 2009; Ponte et Klein 2013; Gula et al. 2014). Surface density has usually a spectrum slope in $K^{-2}$ (with K the wavenumber), which

means that density Laplacian (second-order spatial derivative of density) has a spectrum slope in $K^2$, and therefore is (as the W-field) captured by the smallest density (or SST) scales. However the SES dataset has some limitations. First, the available dataset gives no indication of the SES trajectory angle with respect to a sub-mesoscale structure when they encounter one. Second, SES trajectories sometimes look like broken lines within short distances, which seems to be due to SES own behavior. In other words, SES appear in these cases to travel sinusoidally across sub-mesoscale structures. Our estimation is that this particular behavior only concerns 5% of the length of all trajectories. Because of these limitations, estimating density (or SST) Laplacian directly from SES is not possible. One alternative can be found using the spectral arguments mentioned before. Indeed density gradient spectrum has a flat slope ($K^0$), indicating that the smallest scales of density gradient are as strong as the larger ones. Since a sub-mesoscale density anomaly is bounded by small-scale density fronts and density Laplacian (or W) with large amplitude are captured by the smallest scales, we have decided to use the simplest definition for sub-mesoscale structures based on the strongest SST gradients (or SST fronts) at the smallest scales along SES trajectory. This definition is the following.

First we identify the strongest small-scale SST gradients (or fronts) as the SST variation (between two dives) larger than a given threshold (see materials and methods section). Then a sub-mesoscale region is identified as the region regrouping all dives at distance less than 5km from a strong small-scale front. This procedure (detailed in the materials and methods section) allows to sort out dives into two categories: those located in sub-mesoscale regions and those located in other regions. Using this procedure about 29% of SES dives (7393) are found to occur within sub-mesoscale regions and about 71% (17610) in other regions. We have undertaken a sensitivity analysis (detailed in the supplementary materials) of the results (1) to the choice of the threshold for strong SST fronts and to the distance (5km) from a strong SST gradient. Results detailed and discussed later are weakly sensitive to these values (see supplementary materials).

## 3.5 Characterization of the SES foraging behavior

The SES foraging behavior is examined through the analysis of the PCA number and PCA mean depth time series. First a five-dive moving window (corresponding to a dis-

tance of approximately 5km and time of 2.5hours) has been applied to filter out erratic behavior change at the dive scale. This filters out isolated dives associated with abnormal foraging behavior supposed to be non-representative of a change of behavior over structures of the order 5km. The resulting time series are assumed to be more reliable in terms of foraging behavior associated with sub-mesoscale regions.

SES foraging behavior is affected by a daily cycle. An explanation is that SES optimize their foraging activity according to the nychtemeral vertical migration of their main preys. Indeed myctophid fishes are closer to the surface and more active at night and therefore SES feed more during night since they better detect their prey and spend less energy by diving at smaller depth (Guinet et al. 2014). These daily cycles (with hourly values), for PCA Number and for PCA Mean Depth, have been estimated using all SES trajectories (see appendix 1 and Figure III .13 for details). As expected, these daily cycles exhibit higher (lower) PCA number and lower (higher) PCA depth at night (during the daylight). Mean values of these daily cycles are 9.3PCA for the PCA number per dive and 438m for the PCA mean depth per dive. These daily cycles have been filtered out in our time series. They have then been removed from PCA Number and PCA Mean Depth time series leading to the resulting time series for the PCA number anomaly and the PCA Mean Depth anomaly per dive. Thus a PCA Number anomaly for a specific dive, $i$, (which we know to occur at a given time) is equal to the difference between the PCA number per dive and the corresponding (in terms of time of the day) daily cycle value. As a result mean values of these anomalies are zero and consequently they can be positive and negative. Thus a negative value of PCA Mean Depth anomaly means that PCA are closer to the surface compared with the daily mean value.

To further identify when SES foraging behavior significantly departs from an average behavior, we have chosen thresholds for PCA Number anomaly and PCA Mean Depth anomaly. They correspond to one standard deviation of these variables (see materials and methods section for details) and are respectively equal to 4.8PCA and 125m. Thus when PCA Number anomaly is larger than 4.8PCA the foraging efficiency is considered to be significantly higher than the average behavior. On the contrary when the value is smaller than –4.8PCA, the foraging efficiency is much lower than the average behavior. These significant departures from the average behavior are called extreme foraging behaviors hereafter. We have shown that the choice of these thresholds for the detection of these

extreme foraging behaviors does not impact the main conclusions of this study (see the sensitivity results in the supplementary materials).

## 3.6 Results

### 3.6 a ) Illustration of an extreme foraging behavior event in a submesoscale region

Figures III .5 show the SST, PCA Number anomaly and PCA Mean Depth anomaly deduced from the observations of a SES along a 50 km long trajectory. This trajectory has been localized on a daily 2D SST map at low resolution (Figure III .5a) reconstructed from satellite observations (using WINDSAT SST and AVISO altimeter products) through Lagrangian advection methods. From the low-resolution 2D map (Figure 4a), the trajectory crosses a warm region, and then a cooler region. High-resolution SES observations (Figure III .5b) reveal a much more complex SST structure although large-scale patterns are close to the 2D map, which emphasizes the strong limitations of the existing satellite data.

High-resolution SES observations allow to identify a sub-mesoscale region (in red on Figure III .5b) using the method described before. Its width is about 14km. It is characterized by the presence of four small-scale fronts. Figure III .5c shows the SES foraging behavior before (after) encountering this sub-mesoscale region, the PCA number anomaly per dive is close to 2PCA (-6PCA) and the PCA Mean Depth anomaly per dive is -200m (+200m). In the cooler region after the sub-mesoscale region the negative PCANa (-6PCA/ dive) has a magnitude larger than the chosen threshold for PCANa (4.8PCA/ dive) indicating a foraging efficiency significantly low. When crossing the sub-mesoscale region, a significant discontinuity of the SES foraging behavior is observed (Figure III .5c): PCA Number anomaly per dive sharply increases whereas PCA Mean Depth anomaly per dive sharply decreases with their magnitudes significantly larger than the thresholds. PCA Number anomaly per dive increases from 0 outside the sub-mesoscale region to 11 PCA (more than twice the threshold). In terms of total PCA Number per dive this value represents an increase of almost 120% compared with the mean daily PCA Number per dive (9.3PCA). Variations of PCA Mean Depth anomaly per dive are more complex but show a minimum negative value inside the front (about -350m). These depth values represent a variation of almost 34% compared with the daily average PCA Mean Depth per dive

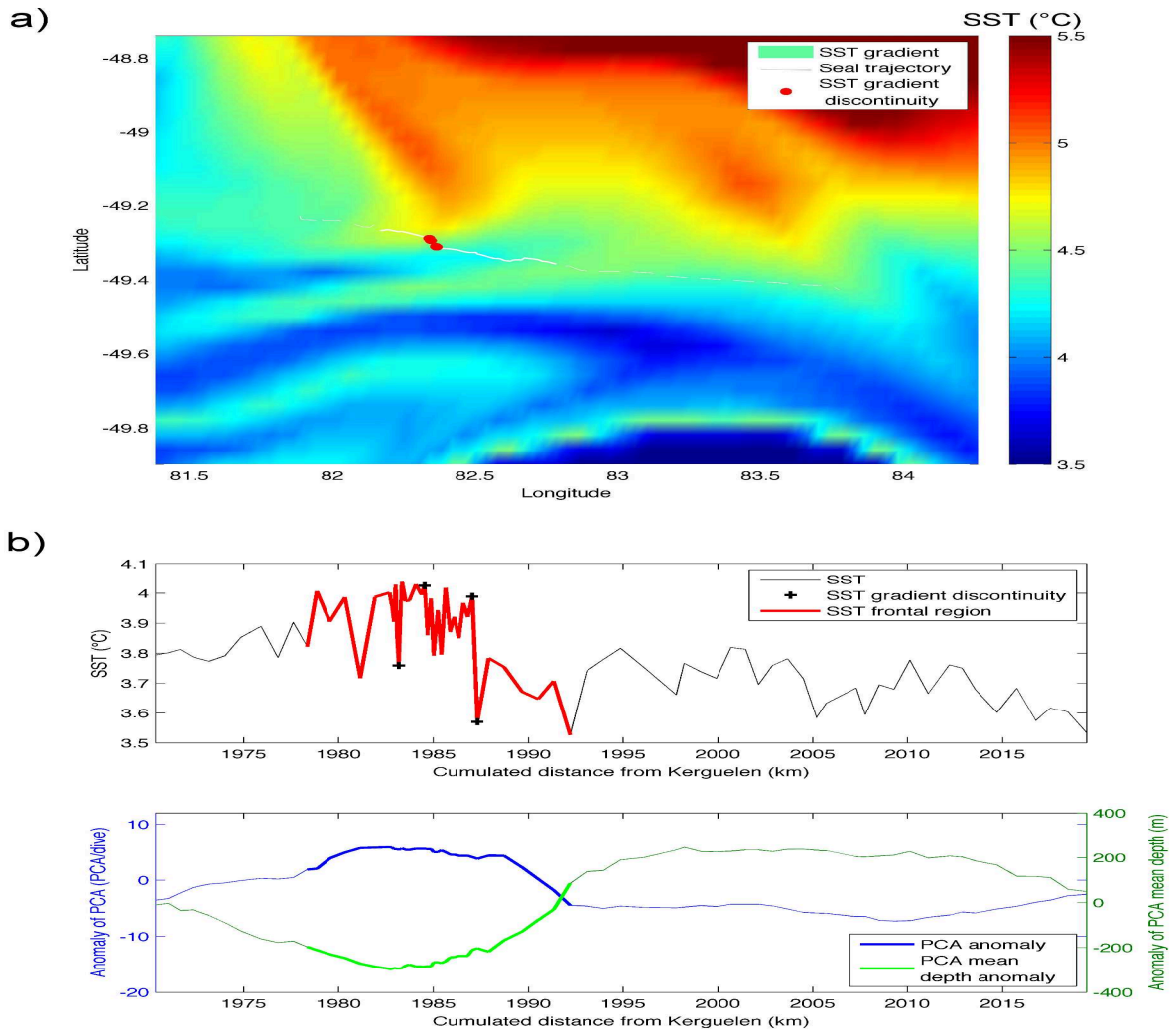


FIGURE *III .5 – Simultaneous in-situ and remotely sensed measurements along an elephant seal trajectory. The upper panel a) illustrate the 2D SST gradient measured the 14th of November 2012 using the lagrangian advection method previously describe. The red square mark out the area presented in the left lower panel. The b) panel on the left, present the 2-D SST gradient (before, similar to the a) panel, surrounding a part of a female elephant seal trajectory (white line). The thick white line is for the 14th of November and the thin ones for the 13th and 15th of November. Red dotes illustrate strong in-situ 1-D SST gradient. On the right the corresponding in-situ environmental and behavioral variables measured during the 14th of November are presented. Upper subpanel shows along trajectory evolution of the in-situ SST measured by the TDR deployed on this individual. The subpanel below illustrate along trajectory variation of the two feeding indexes (PCA number and mean depth).*

(438m) from the warm side to inside front and almost 125% from inside front to the cold side. In conclusion when crossing this submesoscale region the SES abruptly changes its foraging behavior by attempting to capture a significantly larger number of preys and much closer to the surface. This particular behavior is confirmed by the statistical analysis presented hereafter.

### 3.6 b ) Statistical analysis of along track dataset

In this section we test whether the particular situation described on Figures III .5 is representative of the SES foraging behavior from the whole foraging trips. For that purpose we have analyzed the times series of PCA Number anomaly and PCA Mean Depth anomaly in sub-mesoscale regions vs other regions.

Figures III .6a & III .6b show the PCA Number anomaly probability density functions (or the histograms). When focusing on the extreme behavior (grey and black areas on Figure III .6), we observe a clear reversed asymmetry between the two classes of regions. Within sub-mesoscale regions (Figure III .6b), positive extreme PCA Number anomalies dominate the negative ones: 22.6% of dives in these regions are associated with positive extreme PCA Number anomaly (black area) compared with only 9.7% for negative extreme anomaly (grey area). The ratio between the number of dives associated with extreme positive PCA Number anomaly and extreme negative PCA Number anomaly is 2.3. In other regions (Figure III .6a) negative extreme PCA Number anomalies dominate the positive ones: 16.6% of dives are associated with negative extreme PCA Number anomaly (black area) compared with 11.8% for positive anomaly (grey area). The ratio between the number of dives associated with extreme positive PCA Number anomalies and extreme negative PCA Number anomalies is now 0.7.
The mean value of the PCA Number anomalies in sub-mesoscale regions is slightly positive (+1.3PCA/dive). So, not surprisingly, mean value of these anomalies in other regions is slightly negative (-0.6PCA/dive) since the mean value of all PCA Number anomalies is zero. These values are however relatively small compared with the mean value of the daily cycle (9.25PCA/dive), which justifies the approach of focusing mostly on the extreme values to better understand the SES foraging behavior in a field of sub-mesoscale structures. From Figures III .6, a total of about 30% of SES dives are concerned by these

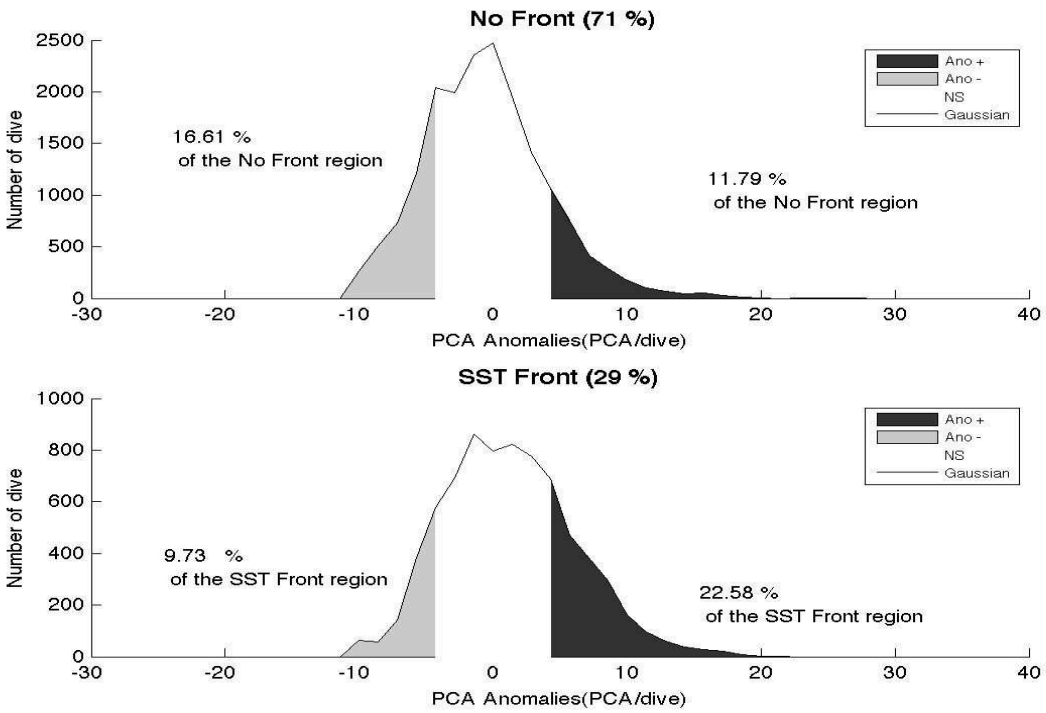


FIGURE *III .6 – Probability density function (pdf) of the PCA number anomalies for the No front (top) and SST frontal region (down). Colors distinguish significant anomalies according to their signs. White ones are between -1*σ (with σ=4.8 PCA/dive) et 1*σ. Dark gray ones are higher than 1*σ and light grey ones lower than -1*σ. Percentage wrote at the top of each pdf are percentage of dive in each zone.*

extreme (positive and negative) values. These results clearly emphasize that SES are able to discriminate sub-mesoscale regions from others in terms of foraging behavior: the proportion of dives associated with extreme positive PCA Number anomalies is almost doubled (1.9) in sub-mesoscale regions compared with other regions. On the contrary the proportion of dives associated with extreme negative PCA Number anomalies is reduced by a factor close to two (0.6) in sub-mesoscale regions compared with other regions.

Another way to highlight the preferential foraging behavior is illustrated by the curves on Figure III .7. They correspond to the integration (or the cumulative sum over all the dives) from negative to positive values of the PDFs of the PCA Number anomalies. The red and blue curves correspond to dives respectively within sub-mesoscale regions and within other regions. The black curve corresponds to all dives. For each curve, we can distinguish three parts from negative to positive values: first it decreases with a slope proportional to the negative anomaly density, then reaches a minimum corresponding to the total negative anomalies contribution (achieved for a PCA number anomaly equal to zero on the PDFs) and at last it increases with a slope proportional to positive anomaly density. Comparison

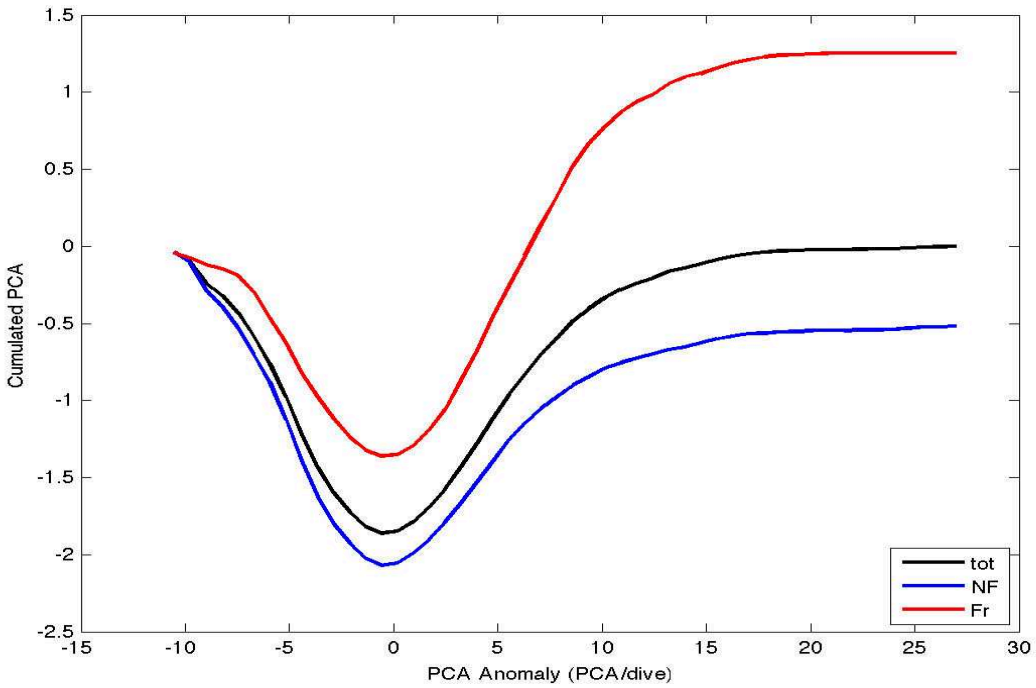


FIGURE *III .7 – Cumulated curve of PCA number anomalies for all the dives (black line), only the dive in the No front region (blue line) and the dives in the SST frontal region (red line). This curve also illustrates the integration of the pdf from the figure 4. The black line could be obtained by summing the red and blues ones respectively weighted with the dive number in each zone.*

of the three curves clearly emphasizes the preferential foraging behavior of the SES within sub-mesoscale regions.

The cumulated sum for all dives (black curve) goes from zero to zero when calculated since the mean value of all PCA Number anomalies is zero. This curve displays a decreasing phase with a maximum slope of -25% (contribution of extreme negative PCA Number anomalies) and an increasing phase with a maximum slope of 8% (contribution of extreme positive PCA Number anomalies) followed by a slow increase towards zero. On the other hand, the cumulative sum for dives within sub-mesoscale regions (red curve) shows a weaker negative slope (-16%) during the decreasing phase and a stronger positive slope (17%) during the increasing phase towards a positive value (1.3PCA/dive that corresponds to the mean value of these anomalies in sub-mesoscale regions). Inversely, the cumulative sum calculated for dives within other regions (blue line) shows a stronger negative slope (-31%) during the decreasing phase and a weaker positive slope (6%) during the increasing phase towards a negative value (-0.5PCA/dive that corresponds to the mean value in other regions). This last slope is almost three times smaller than in the sub-mesoscale regions.

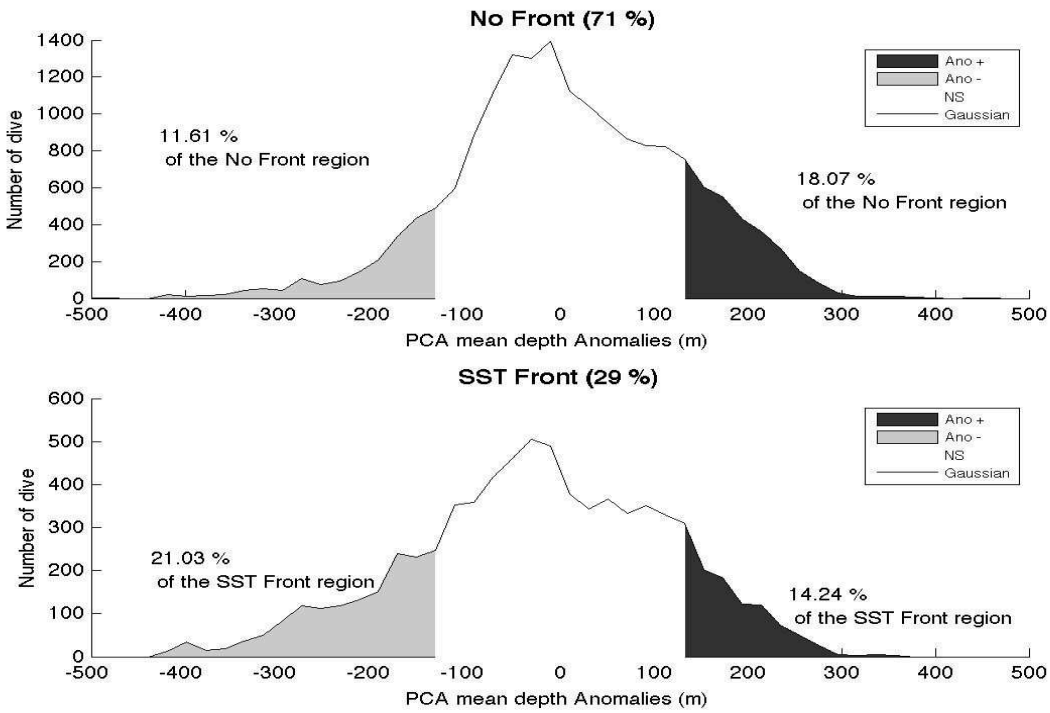


FIGURE *III .8 – Probability density function of the PCA mean depth anomalies for the No front (top) and SST frontal region (down). Colors distinguish significant anomalies according to their signs. White ones are between -1*σ (125.27m) et 1*σ. Dark gray ones are higher than 1*σ and light grey ones lower than -1*σ. Percentage wrote at the top of each pdf are percentage of dive in each zone.*

Results concerning PDFs of the PCA Mean Depth anomalies are shown on Figures III .8 and III .9. The PDF in sub-mesoscale regions and that in other regions reveal a reversed asymmetry compared with PDFs of PCA Number anomalies (Figures III .8). For dives within sub-mesoscale regions (Figure III .8b), extreme PCA Mean Depth anomalies are mostly negative. The ratio between the number of dives associated with extreme negative PCA Mean Depth anomalies and extreme positive PCA Mean Depth anomalies is 1.5. For dives within other regions (Figure III .8a) the extreme positive values dominate the extreme negative values. The ratio between the number of dives associated with extreme negative PCA Mean Depth anomalies and extreme positive PCA Mean Depth anomaly is 0.6. As for the PCA number analysis, comparison of extreme PCA Mean Depth anomalies between sub-mesoscale regions and other regions highlights the SES preference to forage at smaller depths in sub-mesoscale regions: the proportion of dives associated with extreme negative PCA Mean Depth anomalies is almost doubled (1.8) in sub-mesoscale regions compared with other regions whereas proportion of dives associated with extreme positive PCA Mean Depth anomalies is slightly reduced (0.8). Thus SES attempt to catch

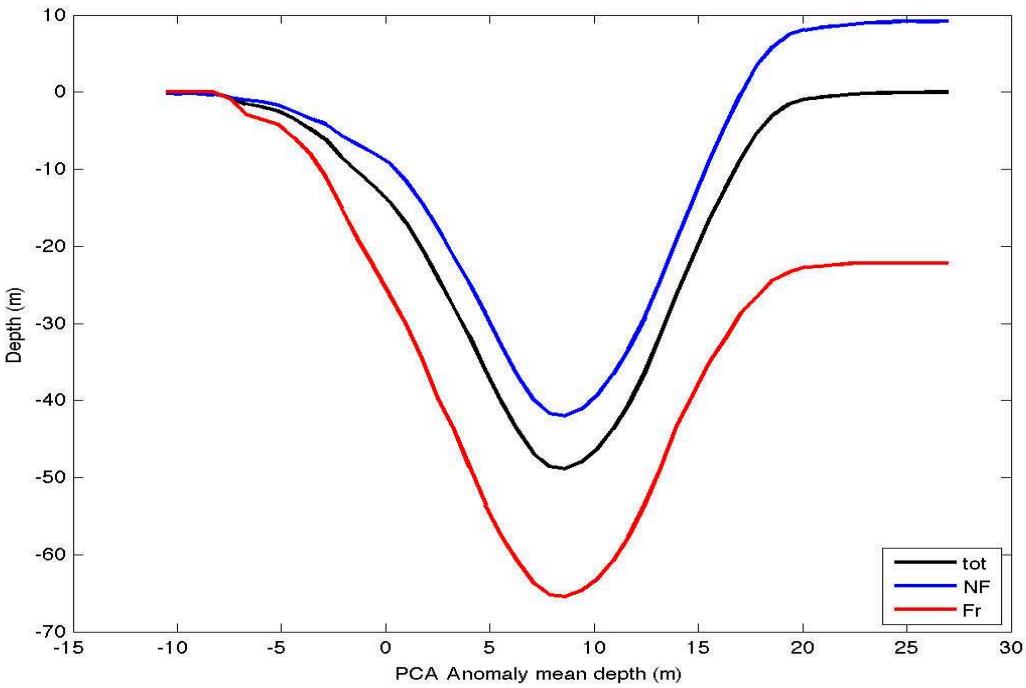


FIGURE *III .9 – Cumulated curve of PCA mean depth anomalies for all the dives (black line), only the dive in the No front region (blue line) and the dives in the SST frontal region (red line). This curve also illustrates the integration of the pdf from the figure 4.*

preys closer to the surface in sub-mesoscale regions. As for the PCA Number anomalies, mean values of the PCA Mean Depth anomalies (-22.2m and 9.2m respectively in sub-mesoscale regions and other regions) are much smaller than the mean value of the daily cycle (438m), which again points out the pertinence to focus on extreme values (values whose modulus is larger than the threshold: 125m). Integration (or cumulative sum over all the dives) from negative to positive values of the PDFs of the PCA Mean Depth anomalies within sub-mesoscale regions and within other regions is shown on figure III .9. As for the PCA Number anomalies it reveals and quantifies the preferential foraging behavior of SES within sub-mesoscale regions with a mean depth significantly smaller in these regions than outside.

In conclusion these results clearly confirm that the particular situation described on Figures III .5 is something experienced by most of the 12 SES during a large part of their post breeding voyage trip within the ACC. In sub-mesoscale regions, SES attempt to catch more preys and at smaller depths and therefore optimize their foraging efficiency.

### 3.6 c ) Relationship between PCA number and PCA mean depth anomalies in submesoscale regions and others

A more specific question is: for each dive, what is the relationship between PCA Number anomalies and PCA Mean Depth anomalies? This relationship is clear in the particular situation shown on Figures III .5 more PCAs at smaller depths for dives in the submesoscale region and less PCAs a larger depths for dives in the region just after the sub-mesoscale one. But is this relationship verified for all of the dives?

To address this question we have plotted the scatter plots of the PCA Number anomalies as a function of PCA Mean Depth anomalies for each dive within sub-mesoscale regions (Figure III .10b) and in other regions (Figure III .10 a). Each grey point on these scatter plots corresponds to the PCA Number anomaly and PCA Mean Depth anomaly observed for a specific dive. Furthermore the grey intensity of each point depends on the SES velocity between two dives (black grey (light grey) for small (large) velocity). As expected, the clouds of grey points do not exhibit a clear relationship. To better characterize this relationship, we have divided the abscissa into 200 grid intervals and averaged the grey points in each interval. This produces the red points that clearly indicate a negative slope between PCA number anomalies and PCA mean depth anomalies (-2.10$^{-2}$ for the sub-mesoscale regions and -1.4.10$^{-2}$ for others). This slope means that, for each dive, a decrease of PCA Mean Depth anomalies is statistically associated with an increase of PCA number anomalies, with this increase larger in sub-mesoscale regions. These results confirm that, at each dive, SES statistically attempt to catch preys more often and closer to the surface when they dive within a sub-mesoscale region compared with other regions. This further indicates that in terms of “gained” (for PCA Number) versus “used” (for PCA depth) energy, SES tend to optimize their energy balance in sub-mesoscale regions compared with other regions.

Another interesting information is highlighted from the analysis of the SES horizontal velocity statistics in sub-mesoscale regions and other regions. Again the SES velocity is displayed on Figures III .10a & III .10b by the intensity of grey points (quantified by the colorbar). These figures reveal first that, in all regions, at a given depth the velocity is statistically smaller when PCA number anomalies are larger.

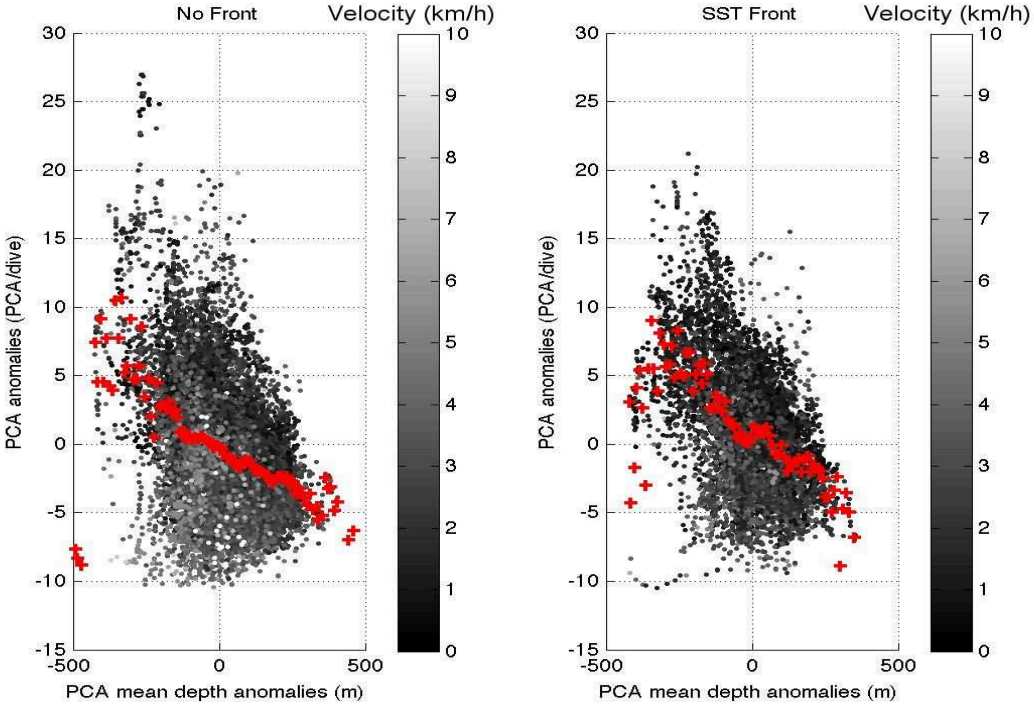


FIGURE *III .10 – Scatter plot of the PCA number anomalies as a function of the PCA mean depth anomalies for No front region (left) and SST frontal region (right). Each grey cross represents one dive and each red ones means estimated by grouping abscissa values in 50 classes. Velocity values are indicated in gray scale (km/h). Velocity is estimated by* $\sum_{h=-12}^{+11}\sum_{i=1}^{M(h)}\tau'(i|h) = \sum_{i=1}^{N}\tau'(i) = 0$ *where Ti is the time between dives i and i+1.*

## 3.7 Discussion and Conclusion

The assumption tested in this study is that oceanic sub-mesoscales (1km – 50km) are favoured locations where SES may efficiently forage. The argument supporting this assumption is that these sub-mesoscales are known to capture more than 50% of the vertical velocity field in ocean regions (Lapeyre et Klein 2006b). This means that they should significantly sustain and boost the biogeochemical system up to the highest trophic levels such as myctophid fishes (the main SES preys).

In the present study we have had the unique opportunity to test this assumption by using for the first time the entire physical and ecological very high resolution dataset collected by 12 SES during their voyage in the ACC. However, one major difficulty was to locate SES with respect to sub-mesoscale regions. SES are localized very precisely (resolution less than 1km) by satellite through their GPS transmitter. But, from until now, submesoscale structures cannot be permanently localized. Indeed the only way is to use satellite altimetrydata and these data cannot capture oceanic structures smaller than 30-50km. This has led us to develop an original method, only based on the high resolution

SST time series from SES, to detect sub-mesoscale structures. Since the SES dataset gives no indication of the SES trajectory angle with respect to sub-mesoscale structures, the method proposed relies on dynamical arguments and is based on the strongest SST gradients (or SST fronts) estimated at the smallest scales(1km) along SES trajectory. Results of our study clearly confirm a posteriori the choice of this method.

These results indicate that, when crossing sub-mesoscale regions, SES abruptly change their foraging behavior by attempting to capture a significantly larger number of preys and much closer to the surface. This also indicates that, in terms of "gained" (PCA Number) versus "used" (PCA depth) energy, SES tend to optimize their energy balance in sub-mesoscale regions compared with other regions. Thus sub-mesoscale regions appear to be favoured locations where SES efficiently forage.

Another interesting resultis that the SES horizontal velocity is statistically smaller in sub-mesoscale regions. More precisely, whereas the separation distance between two dives does not change much in sub-mesoscale regions and other regions, the dive duration issignificantly larger in sub-mesoscale regions. Is this tendency due to the own SES behavior who slow down in regions where preys are abundant or is it due to weaker horizontal motions in sub-mesoscale regions (as pointed out in dynamical studies, see Capet et al. 2008; Klein et al. 2008) ? We have presently not enough information to answer this question.

All these results clearly highlight the importance of sub-mesoscale regions for the upper trophic levels and top predators and therefore confirm the assumption that has motivated the present study. However, to further understand and decipher the SES behavior and life in a field of sub-mesoscales, we need more detailed informations on the location of the SES relatively to these sub-mesoscales and in particular on the angle between SES trajectory and sub-mesoscales. Present satellite data (in particular altimeter data) do not allow to locate these sub-mesoscales. However, the nextgeneration of wide-swath satellite altimeter (such as the one of the SWOT mission) should have a resolution ten times higher than the present altimeters and therefore should allow to locate precisely oceanic sub-mesoscales and to diagnose their dynamics.

## 3.8 Appendix 1 : Matériel and Méthods

### 3.8 a ) In-situ dataset

The dataset analyzed was collected by 12 SES females during the austral spring (Oct. to Dec.) in 2011, 2012 and 2013. SES trajectories were localized by satellite through their GPS transmitter with a spatial resolution of about 50m. The 12 trajectories are within the ACC between the Polar Front in the South and the Sub Antarctic Front in the North (Figure III .2). The cumulated length of all these trajectories represent more than 20 000km, each trajectory having a length of the order of 2000km. SES were equipped with several sensors (see details in Gallon et al. 2013 and Guinet et al. 2014). A TDR sensor (Temperature and Depth Recorder) measures temperature (with a resolution of 0.1 $^\circ$C) and depth (with a resolution of 1m) every 2seconds over the whole trajectory. An accelerometer sensor allows to counter at the same frequency the Prey Catch Attempts (PCA) events. As deep divers, SES use an economic locomotion. They supposedly decrease the energetic expenditure through avoidance of unnecessary movements that could increase the cost of swimming at depth. So an event with acceleration larger than a certain threshold is identified as a PCA event. This threshold based on standard deviation estimations to distinguish extreme events was calculated for each seal and for each axis independently (Guinet et al. 2014). Only SST, depth and PCA observations are used in this study.

### 3.8 b ) Methodologie for the identification of sub-mesoscale regions

The procedure to identify such sub-mesoscale regions is thus the following. First we have estimated the SST gradients - along all the trajectories - as the variation of SST between two dives:

$$\nabla SST(i) = \frac{SST(i+1) - SST(i-1)}{s_{i+1} - s_{i-1}}$$

with $s_{i+1} - s_i$ the spacing between dives $i+1$ and $i$. Then a small-scale SST front is detected only if the SST gradient is larger than a given threshold value $GRD_{THR}$:

$$|\nabla SST(i)| > GRD_{THR} \text{ with } GRD_{THR} = \mu + 2\sigma$$

where $|\nabla SST(i)|$ is the SST gradient modulus, and $\mu$ and $\sigma$ are the mean and standard deviation of the SST gradient modulus : $\mu = \sum_1^N \nabla SST(i)/N$ and $\sigma^2 = \sum_1^N (\nabla SST(i) - \mu)^2 / N$ with N the total number of dives. This gives a threshold value of 0.19 $^\circ$C/km along track ($\mu$ =0.06 $^\circ$C/km and $\sigma$=0.095 $^\circ$C/km (see histogram in

figure III .13). The resulting SST fronts for which the temperature difference between two dives is less than the sensor precision (0.1 °C) have been eliminated. This concerns only 5% of the total number of dives for which the spacing between two dives is less than 500m.

Then we have chosen to identify a sub-mesoscale region as the region regrouping all dives at distance less than 5 km from a detected small-scale front. This allows to sort out dives into two categories: those located in sub-mesoscale regions and those located in other regions. Using this procedure about 29% of SES dives (7393) are found to occur within sub-mesoscale regions and about 71% (17610) in other regions. We have undertaken a sensitivity study to the scale (5km) associated with our definition of sub-mesoscale regions. The main results appear to be weakly sensitive to values varying between 2km and 10km (see supplementary materials). Note that a SES may have a trajectory parallel to an elongated sub-mesoscale filament on a distance larger than 10km and consequently our procedure will miss this event. Thus we expect that more than 29% of dives are close to such a sub-mesoscale region. But we do not consider these events since we have no additional information that would lead to a better estimation.

## 3.9 Appendix 2 : Daily cycle and anomaly for PCA number and PCA mean depth

We note the PCA Number or PCA Mean Depth for the dive $i$. If the hour (solar hour) of the dive $i$ is in between h and h+1 (-12<h<11) then we define: $\tau(i) = \tau(i|h)$ If M(h) is the number of dives at a solar hour in between h and h+1 then we define the daily mean at hour h by:

$$\overline{\tau}(h) = \left( \sum_{i=1}^{M(h)} \tau(i|h) \right) / M(h)$$

Then the mean value of $\tau$ is:

$$\overline{\overline{\tau}} = \left( \sum_{i=1}^{N} \tau(i) \right) / N = \left( \sum_{h=-12}^{+11} M(h)\, \overline{\tau}(h) \right) / N$$

and the standard deviation of $\tau$ is :

$$\sigma^2 = \left( \sum_{i=1}^{N} (\tau - \overline{\overline{\tau}})^2 \right) / N$$

We can also define a hourly standard deviation by:

$$\overline{\sigma}^2(h) = \left( \sum_{i=1}^{M(h)} \left(\tau\left(i|h\right) - \overline{\tau}\left(h\right)\right)^2 \right) / M\left(h\right)$$

The daily mean cycle of PCA Number and PCA Mean Depth for the 10 female individuals are presented on figure A1 with standard deviation indicated with dashed lines. Interestingly peaks of PCA number per dive (although weak when averaged over the 12 SES) emerge during day-night transition periods indicating that some SES areparticularly successful during the twilight period. At last, it should be noted that the daily cycle, when estimated for each animal, displays a strong dispersion for the PCA number. This dispersion is not so strong for the PCA mean depth. Despite this dispersion, we have however chosen to consider the daily cycles averaged over the 12 SES [DIRE POURQUOI ?].

We then define the anomaly $\tau'$ by :

$$\tau'\left(i|h\right) = \tau\left(i|h\right) - \overline{\tau}\left(h\right)$$

Then $\tau'$ has a null mean value:

$$\sum_{h=-12}^{+11} \sum_{i=1}^{M(h)} \tau'\left(i|h\right) = 0$$

and its standard deviation is :

$$\sigma_a^2 = \sigma^2 + \overline{\overline{\tau}}^{\,2} - \left( \sum_{h=-12}^{+11} M\left(h\right) \overline{\tau}\left(h\right)^2 \right) / N$$

We note here that $\tau$' is bounded: by definition PCA numbers are always positive whereas PCA Mean Depth are always negative. Thus the anomaly is also bounded: is bounded negatively for PCA number anomaly and positively for PCA Mean Depth anomaly.

$$\sum_{h=-12}^{+11} \sum_{i=1}^{M(h)} \tau'\left(i|h\right) = 0$$

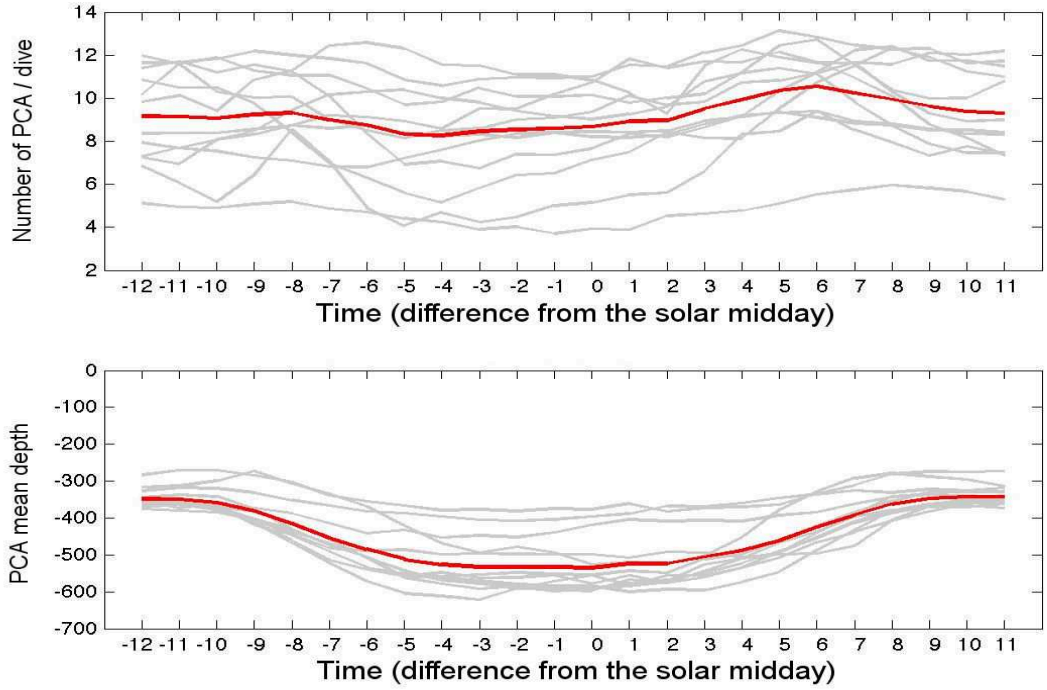


FIGURE *III .11 – Hourly average PCA number (top) and mean depth (down) estimated from the 12 individuals tagged with accelerometer from Kerguelen. Red line shows the mean and dotted lines the average plus and minus one standard deviation ($\sigma$).*

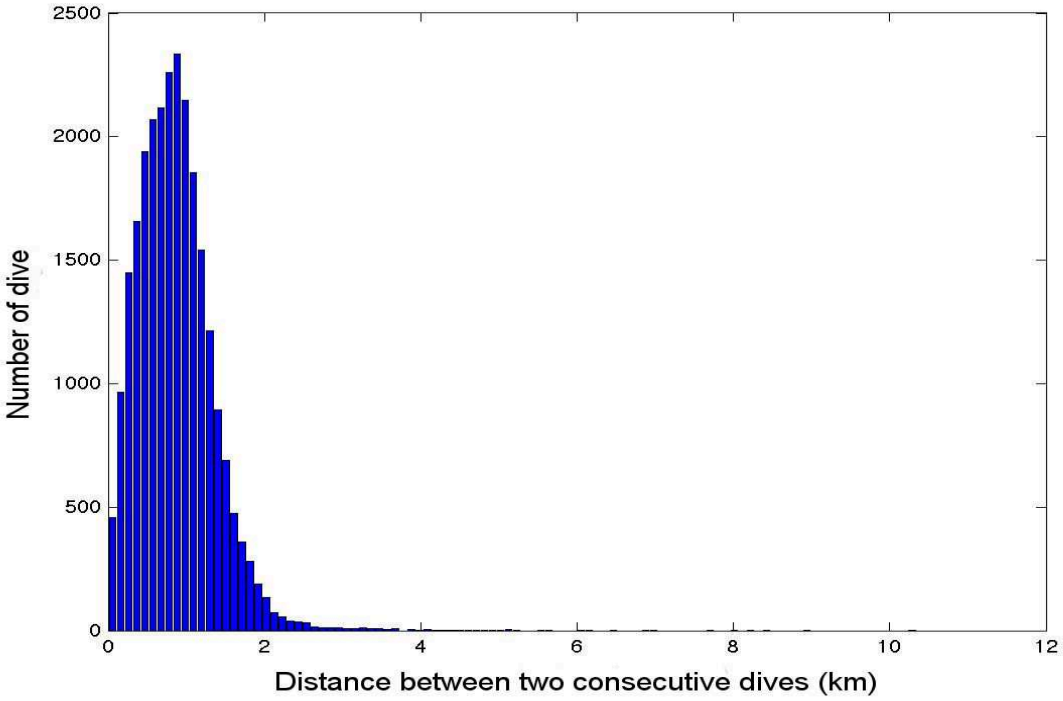


FIGURE *III .12 – Probability density function of the distance ($s_{i+1} - s_i$ between two consecutive dives over all the trajectories.*

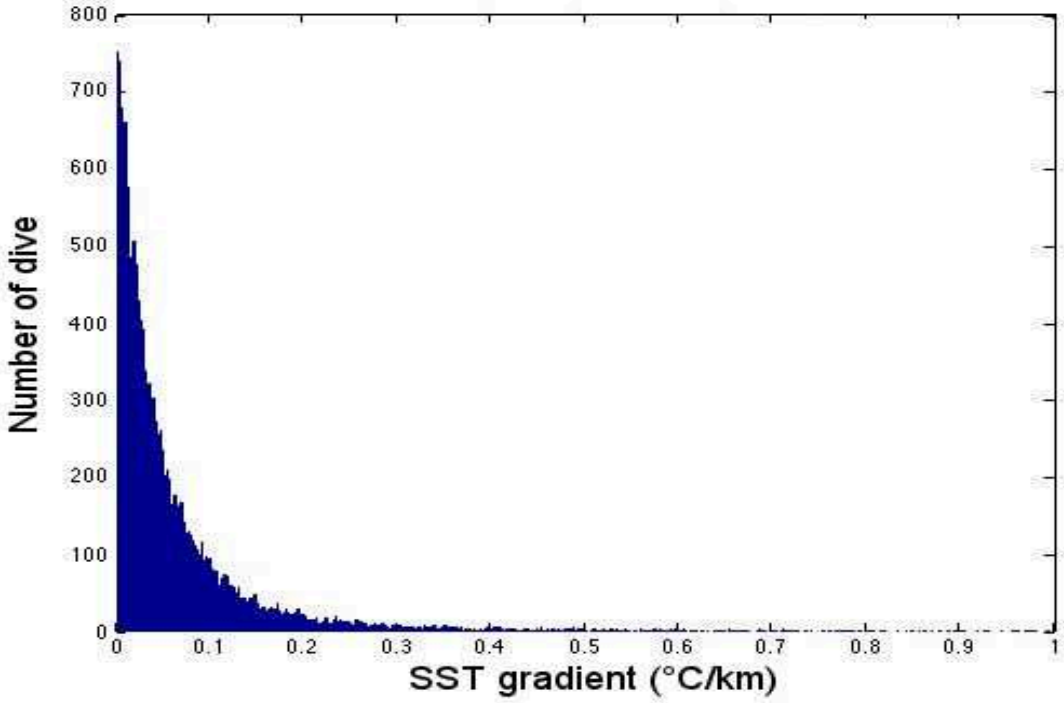


FIGURE *III .13 – Probability density function of the SST 1-D gradient measured along the 12 female southern elephant seal trajectories using TDR sensors.*

# 4 Complément 1 : Les tests de sensibilité

Les résultats de l'étude présentée dans l'article précédent, partie 3, reposent sur le choix d'un certain nombre de paramètres qui permettent (a) la définition des régions de fronts de sub-mésoéchelle (b) la définition des événements de comportement alimentaire extrêmes. Dans cette partie nous testons la robustesse des principaux résultats vis-à-vis de la valeur de ces différents paramètres.

## 4.1 Méthodologie utilisée pour tester la sensibilité des résultats

Les paramètres et les valeurs testés sont les suivants :

a) **Définition des zones de fronts de sous-mésoéchelle :** Deux paramètres permettent cette définition.

   – L'extension autour des fronts de SST : la valeur retenue est 5km de part et d'autre d'un gradient de SST détecté. Nous avons testé des valeurs de cette extension égales à 0, 1, 2, 5, 10 et 20km.

   – Le seuil de détection des forts gradients de SST : la valeur retenue dans l'étude est $2\sigma$ ($\sigma$ l'écart-type des valeurs de gradient de SST). Nous avons testé des valeurs correspondant à 0.5, 1, 1.5, 2, 3 et 4 fois l'écart-type.

b) **Détection des événements de comportement extrêmes :** Le seuil de détection des plongées à anomalie significative de comportement retenu dans l'étude est $1\sigma$ ($\sigma$ l'écart-type des valeurs de comportement alimentaire : anomalie de nombre ou de profondeur moyenne de PCA). Nous avons testé des valeurs de ce seuil correspondant à 0.5, 1, 1.5, 2, 3 et 4 fois l'écart-type.

Nous avons tout d'abord quantifié l'influence des deux premiers paramètres définissant les zones de front de sub-mésoéchelle sur la proportion de plongées détectées en zones de front de sub-mésoéchelle.

Dans l'article précédent (Partie 3) les résultats montrent que la valeur du rapport des proportions de plongée à anomalies positives significatives de PCA entre zones de front et Non front est de l'ordre de 2. Il en est de même pour la valeur du rapport des proportions de plongées à anomalie négatives significatives de profondeur de PCA. Nous avons donc ici testé la sensibilité de ces résultats vis-à-vis de la valeur des seuils permettant la détection

des fronts (gradients de SST) et des événements de comportement extrêmes (anomalies significatives de comportement alimentaire).

## 4.2 Résultats des tests de sensibilité

### 4.2 a ) Définition des zones de fronts de SST à sub-mésoéchelle

Les valeurs à la fois de l'extension des zones de front (distance de part et d'autre d'un gradient de SST détecté) et du seuil de détection des gradients de SST, qui ont été choisies pour définir une zone de front de sous-mésoéchelle, déterminent la proportion de plongées comptabilisées en zones de front.

Le tableau III .1 quantifie la variation de cette proportion vis à vis de la valeur de l'extension des zones de front (la valeur du seuil de gradient de SST étant fixée à $2\sigma$). La distance retenue pour l'article PNAS (Partie 3), 5km de part et d'autre des forts gradients de SST détectés, permet d'obtenir des zones de front comptabilisant environ 30% des plongées. Ce choix est basé sur la nature physique des fronts de sub-mésoéchelle (structure typiquement de 1 à 10km). Lorsque cette distance varie, plus elle augmente plus la proportion de plongées détectées en zone de front est importante. Pour les valeurs considérées ici cette proportion ne représentent que 5% des plongées pour une distance nulle (on ne considère que les plongées à fort gradient de SST) et représentent à l'inverse plus de la moitié des plongées (56%) pour une distance de 20km de part et d'autre de chaque plongée à fort gradient de SST.

La tableau III .2 montre la sensibilité de cette proportion de plongées à la valeur du seuil de détection des gradients de SST (pour une extension de zone de front fixée à $\pm$5km). En augmentant la valeur de ce seuil on diminue significativement la proportion de plongées détectées en zone de front de SST. Le choix de $2\sigma$ correspond à un gradient de SST égal à 0.19 $^\circ$ C/km. Cette valeur correspond aux valeurs typiquement observées dans les fronts de mésoéchelle et sub-mésoéchelle. Le calcul des gradients étant fait localement à l'échelle de la plongée ce choix permet ainsi d'identifier des gradients de petite échelle clairement significatifs et conduit à comptabiliser 29% des plongées à moins de 5km d'un gradient 1-D significatif de SST. Pour des valeurs de seuil plus faibles (0.5, 1 ou $1.5\sigma$), les zones de fronts détectées prennent en compte des gradients trop faibles (0.05 $^\circ$ C/km pour $0.5\sigma$ menant à 73% des plongées en zones de fronts). A l'inverses, un seuil choisi plus fort (3 ou $4\sigma$) ne comptabilise que les fronts les plus extrêmes (gradient de 0.39 $^\circ$ C/km pour $4\sigma$ menant à seulement 11% des plongées en zones de fronts).

*Tableau III .2 – Tableau présentant les proportions de plongée en zone de front de SST obtenues en faisant varier le seuil de gradient de SST.*

| | Seuil (∇SST) | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | 0.5 * Sigma (0.05 ˚ C/km) | 1 * Sigma (0.10 ˚ C/km) | 1.5 * Sigma (0.15 ˚ C/km) | 2 * Sigma (0.19 ˚ C/km) | 3 * Sigma (0.29 ˚ C/km) | 4 * Sigma (0.39 ˚ C/km) |
| **% Front** | 73% | 55% | 40% | **29%** | 17% | 11% |

*Tableau III .1 – Tableau présentant les proportions de plongée en zone de front de SST obtenues en faisant varier la distance (Dist), autour de chaque événement de fort gradient de SST, considérée comme zone de front de SST.*

| | Distance de zone de front | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | 0 km | 1 km | 2 km | 5 km | 10 km | 20 km |
| **% Front** | 5% | 12% | 18% | **29%** | 42% | 56% |

### 4.2 b ) Sensibilité à la valeur des seuils de gradient de SST et de comportement

Tout d'abord un test de sensibilité similaire à celui présenté précédemment a été effectué avec les deux seuils de comportement alimentaire utilisés dans l'article PNAS (Partie 3). Il a permis d'observer (Tableau III .3) qu'au delà de $1.5\sigma$ moins de 5% de la totalité des plongées des 12 trajectoires avait une anomalie de nombre de PCA significative, c'est à dire supérieure au seuil. Cette proportion est de 5.6% pour l'anomalie de profondeur moyenne de PCA. Ainsi un seuil au delà de $1.5\sigma$ ne permet d'identifier que des événements de comportement très anecdotiques le long des trajectoires. Compte tenu de ce résultats nous n'avons dans la suite de cette étude de sensibilité testé que des seuils entre $0.5\sigma$ et $1.5\sigma$, autour de la valeur $1\sigma$ retenue. Cette dernière permet de comptabiliser 30% (respectivement 38%) des plongées à anomalie significative de nombre de PCA (respectivement profondeur moyenne de PCA). $0.5\sigma$ est un seuil faible conduisant à prendre en compte une proportion importante de plongée (>60%) et $1.5\sigma$ est une valeur forte restreignant cette proportion à moins de 17%.

*Tableau III .3 – Tableau présentant les proportions de plongée à anomalie significative de comportement alimentaire (PCA et profondeur moyenne de PCA) pour les trajectoires complètes (front et non front confondues)*

| **% de plongée à anomalie significative de comportement** | Seuil comportement | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | 0.5 * Sigma | 1 * Sigma (4.77PCA/plon) (125.27m) | 1.5 * Sigma | 2 * Sigma | 3 * Sigma | 4 * Sigma |
| PCA | 60% | **30%** | 12% | 4.1% | 0.83% | 0.13% |
| Profondeur de PCA | 67% | **38**% | 17% | 5.6% | 0.52% | 0 % |

La sensibilité vis à vis des valeurs des seuils est étudiée dans les tableaux III .4 et III .5 pour les proportions de plongées à anomalies significatives positives de nombre de PCA et négative de profondeur moyenne de PCA entre zones de front et Non front. D'une manière globale, lorsque ces deux seuils augmentent, le rapport augmente également. Les variations sont relativement faibles dans la majeure partie des cas, excepté dans les cas de seuils extrêmes pour le gradient de SST ($0.5\sigma$ et $4\sigma$). Pour un seuil de gradient de SST correspondant à $0.5\sigma$ le rapport devient très proche de 1 ce qui s'explique par le fait que dans ce cas on comptabilise en zone de front de nombreuses plongées (73%) dont certaines ont des gradients faibles. Inversement, le résultat obtenu avec un seuil de $4\sigma$ montre que même en prenant un critère extrêmement sélectif sur la détection des fronts (ne retenant que 11% des plongées en zone de front) le résultat principal de l'article reste vérifié. Il est même amplifié : dans ce cas les résultats indiquent que les SES présentent jusqu'à presque 3 fois plus de plongées à anomalie positive de nombre de PCA et 3 fois plus de plongées à anomalie négative de profondeur de PCA en zone de front de SST qu'ailleurs.

*Tableau III .4 – Tableau présentant les variations du rapport (Front/Non front) de pourcentage de plongée à anomalie extrême positive de PCA. Ces valeurs ont été obtenues en faisant varier simultanément le seuil de gradient de SST (Seuil ∇SST) et celui de d'anomalie de taux de tentative de capture (Seuil Capture).*

| **Rapport nombre PCA** | | Seuil (∇SST) | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 0.5 * Sigma | 1 * Sigma | 1.5 * Sigma | 2 * Sigma | 3 * Sigma | 4 * Sigma |
| Seuil Capture | 0.5 * Sigma (2.38PCA/plon) | 1.2 | 1.6 | 1.6 | 1.7 | 1.9 | 2.0 |
| | 1 * Sigma (4.77/plon) | 1.3 | 1.7 | 1.6 | **1.9** | 2.1 | 2.4 |
| | 1.5 * Sigma (7.15PCA/plon) | 1.4 | 1.9 | 1.8 | 2.2 | 2.3 | 2.8 |

*Tableau III .5 – Tableau présentant les variations du rapport (Front/Non front) de pourcentage de plongée à anomalie extrême négative de profondeur moyenne de PCA. Ces valeurs ont été obtenues en faisant varier simultanément le seuil de gradient de SST (Seuil ∇SST) et celui d'anomalie de profondeur moyenne de tentative de capture (Seuil Profondeur).*

| **Rapport profondeur PCA** | | Seuil (∇SST) | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 0.5 * Sigma | 1 * Sigma | 1.5 * Sigma | 2 * Sigma | 3 * Sigma | 4 * Sigma |
| Seuil Profondeur | 0.5 * Sigma (62.64m) | 1.2 | 1.3 | 1.3 | 1.4 | 1.4 | 1.7 |
| | 1 * Sigma (125.27m) | 1.2 | 1.4 | 1.6 | **1.8** | 1.9 | 2.2 |
| | 1.5 * Sigma (187.91m) | 1.3 | 1.6 | 2.1 | 2.5 | 2.9 | 3.2 |

## 4.3 Conclusion

L'ensemble des tests de sensibilité détaillé ci-dessus montre que les principales conclusions de l'article de la Partie 3 sont robustes lorsque l'on modifie les paramètres des analyses utilisées pour les obtenir. En effet en faisant varier la distance autour des gradients de SST, le seuil de détection des fronts et le seuil de détection des événements de comportement alimentaire extrêmes on observe toujours un comportement alimentaire des femelles SES plus optimal en zone de front. Ce caractère optimal, basé sur les contrastes de comportement entre les zones de front et celles non front, montre cependant quelques variations. Ces contrastes sont d'autant plus marqués que le seuil de détection des fronts est fort. Ce résultat tend à montrer que l'amplitude des gradients le long des trajectoires des

femelles SES pourrait impacter positivement leur comportement alimentaire. Cependant, les analyses réalisées dans cette étude ne permettent pas de le valider statistiquement.

# 5 Complément 2 : Illustration des différents types zones de fronts identifiées par la méthode de seuil

Afin d'illustrer la richesse des types de fronts de SST rencontrés le long des trajectoires des femelles SES ainsi que la réponse de ces animaux en terme de comportement alimentaire au niveau de ces structures, plusieurs exemples sont présentés ci dessous en complément de celui présenté dans l'article (Partie 3). Les cas concrets détaillés ci dessous décrivent le comportement alimentaire de trois femelles éléphants de mer, issues du jeu de donnée utilisé précédemment, lorsqu'elles traversent des structures frontales détectées par notre méthode de seuils. Ces exemples ont été choisis de par leur représentativité dynamique. Ils illustrent la grande diversité des structures dynamiques rencontrées dans ces analyses. Le premier cas présente la trajectoire d'un individu qui traverse un front en bordure d'un tourbillon mésoéchelle. Le deuxième illustre le passage d'un animal à travers un filament chaud. Le dernier, enfin, présente le passage d'un animal à travers un front de moyenne échelle séparant deux masses d'eau. Dans chacun des cas nous verrons que ces fronts mésoéchelles sont en fait constitués de front de très fine échelles observés par les éléphants de mer.

Dans chaque cas, le contexte moyenne échelle est tout d'abord décrit, avec la position de l'animal par rapport aux différentes grandes structures (tourbillons) identifiés grâce aux données satellitaires : SST et gradient horizontale de SST issu des observations satellitaire, reconstruits par advection lagrangienne. Puis, l'environnement fine échelle et le comportement des SES est décrit à l'aide des données in situ haute résolution le long de la trajectoire, en utilisant les indices définis précédemment (nombre et profondeur moyenne de PCA). Enfin la structure verticale en température avant, pendant et après le front de SST est détaillée telle qu'observée à haute résolution par l'éléphant de mer.

## 5.1 Cas 1 : Bordure d'un tourbillon mésoéchelle

Le premier cas concret (Figure III .14) illustre le passage d'une femelle éléphant de mer au niveau d'un front entre deux structures mésoéchelles. La première au Nord montre des températures de surface, issues des reconstruction lagrangiennes, plus chaudes ($SST_{advection}$ >5 $^\circ$ C). La seconde au Sud montre une signature plus froide ($SST_{advection}$ <4 $^\circ$ C) et plus marquée typique des tourbillons cycloniques.

Lors de son passage dans la zone, la femelles SES semble passer de la structure chaude vers la structure froide, en traversant un front mésoéchelle ($\nabla SST_{advection}$ ~0.1 $^\circ$ C.km$^{-1}$), avant de longer la bordure du tourbillon cyclonique. En regardant la Figure III .14 c, avec la mesure in situ de SST, on peut s'apercevoir qu'il est difficile d'identifier réellement une structure chaude et une structure froide le long de la trajectoire. Par contre on remarque une zone de front, d'une dizaine de kilomètres de long, composée d'une multitude de fronts très fine échelle (entre 1409 et 1420km), identifiée par notre méthode de seuil. La position, le long de la trajectoire, de cette zone de front (indiquée sur la Figure III .14a) est relativement bien phasée avec le front mésoéchelle observé sur les reconstructions lagrangiennes. L'amplitude des gradients de SST au sein de cette zone de front (> 0.19 $^\circ$ C.km$^{-1}$) sont par contre très nettement supérieur à ceux observés en 2-D à partir des reconstructions lagrangiennes de SST ($\sim$ 0.1 $^\circ$ C.km$^{-1}$). Ces différences sont dues à des biais dans le signal grande échelle satellite ainsi qu'à la méthode d'advection.

Simultanément à la zone de front identifiée à partir des mesures in situ, on peut noter un changement de comportement alimentaire de la femelle SES (Figure III .14c). Ce changement de comportement en zone de front est cohérent avec les résultats de l'article (Partie 3), montrant une optimisation du comportement alimentaire. En effet on peut observer une augmentation de l'anomalie de nombre (de -2 à 5 PCA/plongée) et une diminution de l'anomalie de profondeur moyenne (de 100 à -100m) de PCA (Figure III .14c bas).

Grâce aux mesures in situ issues du capteur TDR nous avons aussi accès à très haute résolution à la structure verticale de la température le long de la trajectoire des femelles SES (Figure III .14d). Ces observations de température en profondeur révèlent, dans ce cas concret, la forte hétérogénéité verticale de la colonne d'eau. En effet, on peut observer, au niveau de la zone de front 1-D définie précédemment, une structuration complexe à très fine échelle de la température avec notamment une inversion aux environs de 100m. Cette section verticale de température montre aussi une nette remontée des isothermes (de 220m à 100m) après le passage du front, typique des structures cycloniques.

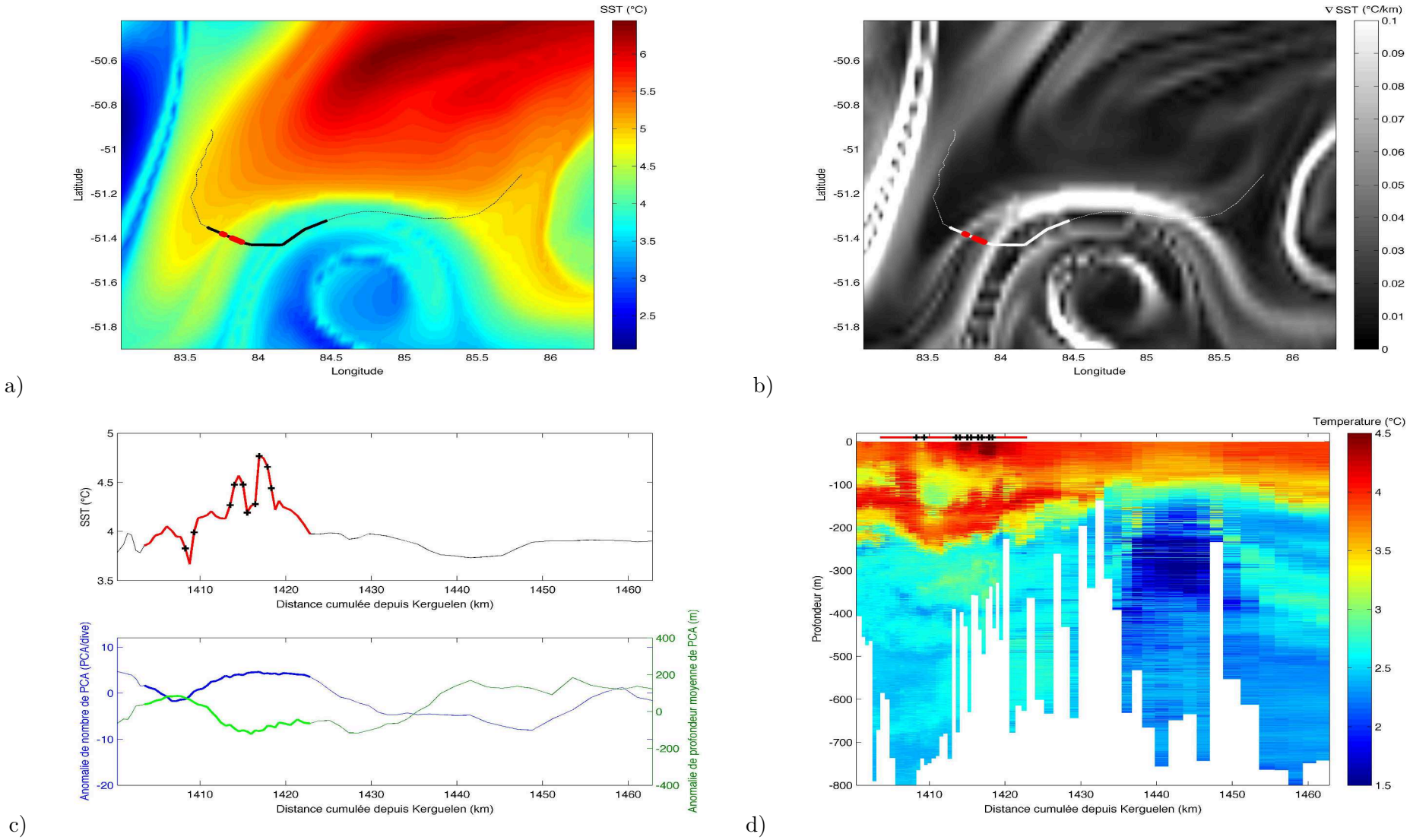


FIGURE *III .14 – Cas Concret N ° 1: évolution en surface et en profondeur de la température et des indices de comportement alimentaire d'une femelle éléphant de mer pour le 2 décembre 2011. Les figures a et b représentent respectivement la SST et le ∇SST issus des reconstructions lagrangiennes superposés à la portion journalière de la trajectoire de cette femelle (lignes noires et blanches épaisses). La figure c illustre l'évolution de la SST (en haut) et des indices de comportement alimentaire (nombre PCA en bleu, et profondeur PCA en vert) mesurés à partir de cet individu pour la date d'intérêt. Enfin, la figure d montre l'évolution de la température mesurée en profondeur par le capteur TDR pendant cette journée. Les points rouges des figures a et b ainsi que les croix noires des figures c (en haut) et d illustrent les événements de fort ∇SST 1-D mesurés par TDR. Les lignes rouges illustrées sur ces figures ainsi que les portions en gras sur la figure c (en bas) identifient les zones frontales entourant ces ruptures de SST.*

## 5.2 Cas 2 : Structures frontales en bordures d'un filament chaud

Le deuxième cas concret présente cinq jours pendant lesquels une femelle SES traverse et explore un filament chaud d'une trentaine de kilomètres d'épaisseur (Figures III .15 et III .16). Ce filament moyenne échelle s'étire du Nord vers le Sud et forme un incursion d'eau chaude ($SST_{advection}$ ~6 ° C) au sein d'une masse d'eau froide ($SST_{advection}$ <5 ° C). On peu observer des fronts 2-D de SST marqués ($\nabla SST_{advection}$ ~0.1 ° .km$^{-1}$) à l'interface de ces deux masses d'eau (Figure III .15b). De plus, l'intérieur de ce filament semble se réchauffer entre le $2^{eme}$ ($SST_{advection}$ ~5.8 ° C) et le $5^{eme}$ jour ($SST_{advection}$ >6 ° C).
Si on étudie les mesures in situ de température issues du capteur TDR, notre méthode de seuil à permis d'identifier quatre zones de front de SST. Trois d'entre elles sont composées, comme pour le cas concret précédent, de nombreux fronts très fine échelle. Ces quatre zones de front présentent des températures plus élevées que les zones non Fronts environnantes. La dernière par exemple, aux alentours de 1720km (max : 5.6 ° C), montre une hausse d'environ 0.8 ° C par rapport aux températures environnantes (~ 4.8 ° C). On observe également une hausse continue de la SST in situ moyenne entre le $2^{eme}$ (~4.5 ° C) et le $5^{eme}$ jour (~5 ° C), ce qui est cohérent avec les reconstructions lagrangiennes de SST. Par contre ces résultats semblent montrer que le filament visible dans les reconstructions mésoéchelles par advection est en fait constitué d'une succession de filaments chauds de petite échelle.
La structuration du comportement alimentaire de la femelle SES au sein de cette structure est elle aussi organisée à fine échelle (Figure III .16c). On observe un comportement alimentaire "optimal", hausse de l'anomalie de nombre de PCA et baisse de l'anomalie de profondeur de PCA, au niveau des $2^{eme}$ et $3^{eme}$ zones de front. Ce changement de comportement est particulièrement marqué au niveau de la $3^{eme}$ zone de front (1695km) et de la $4^{eme}$ zone de front (1730km). Au niveau de la $1^{ere}$ zone de front (1640km) le comportement alimentaire de cette femelle ne montre pas de variations significatives. De même, au niveau de la $4^{eme}$ zone de front (1730km) l'évolution du comportement ne montre pas de tendances claires.
En regardant la section de température in situ correspondante à ces cinq jours (Figure III .16d), on peut distinguer trois périodes. La première regroupe les deux premiers jours avec une thermocline relativement stable. La seconde période, comporte uniquement le $3^{eme}$ jour pendant lequel on observe très clairement la signature d'un filament chaud fine échelle, avec un approfondissement temporaire, d'environ 100m, des isothermes. Enfin,

la troisième période regroupant le $4^{eme}$ et $5^{eme}$ jour, on observe une structuration très hétérogène de la température sur la verticale. A plus grande échelle on observe aussi un approfondissement de presque 100m des isothermes entre le $1^{er}$ et le $5^{eme}$ jour.

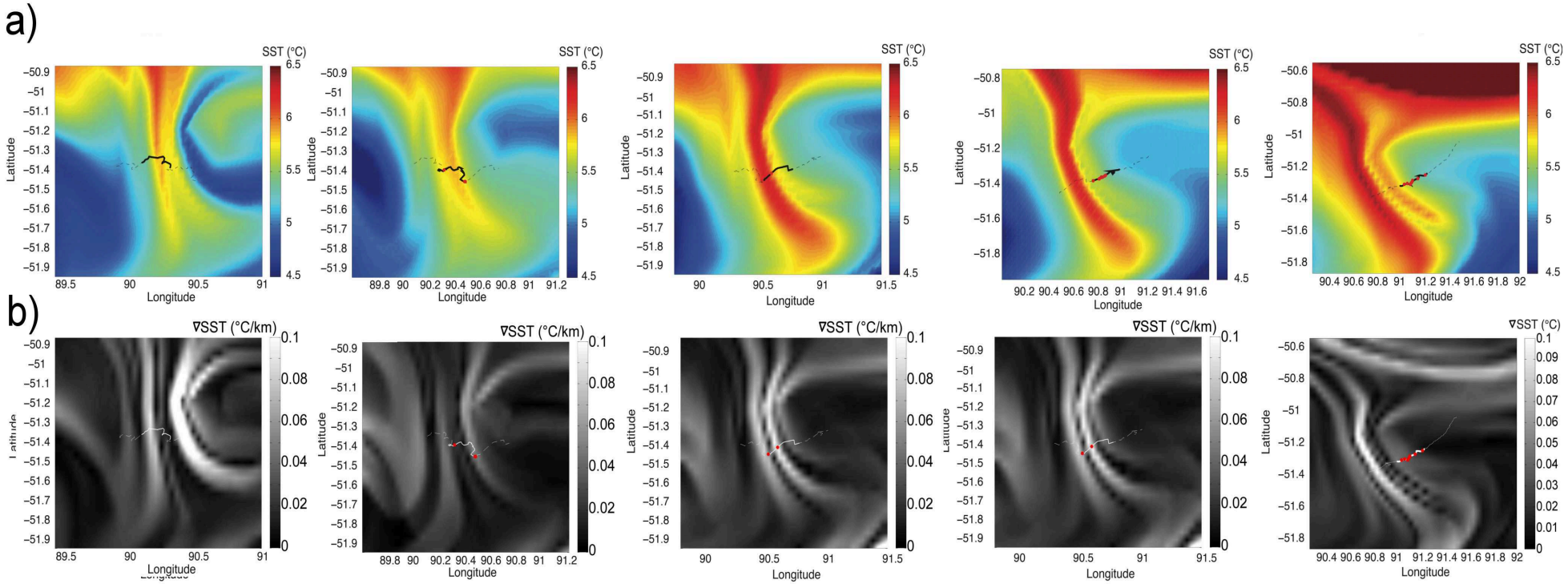


FIGURE *III .15 – Cas Concret N ° 2: Evolution des champs 2-D de SST a) et de ∇SST b) pendant les cinq jours d'intérêt (entre le 29/11/2011 et le 03/12/2011). La trajectoire de l'animal (traits noir et blanc respectivement pour a) et b) pendant chacun de ces jours est superposée aux champs 2-D, de même que les ruptures de SST (ronds rouges) enregistrées le long de la trajectoire grâce aux mesures TDR de température.*

%

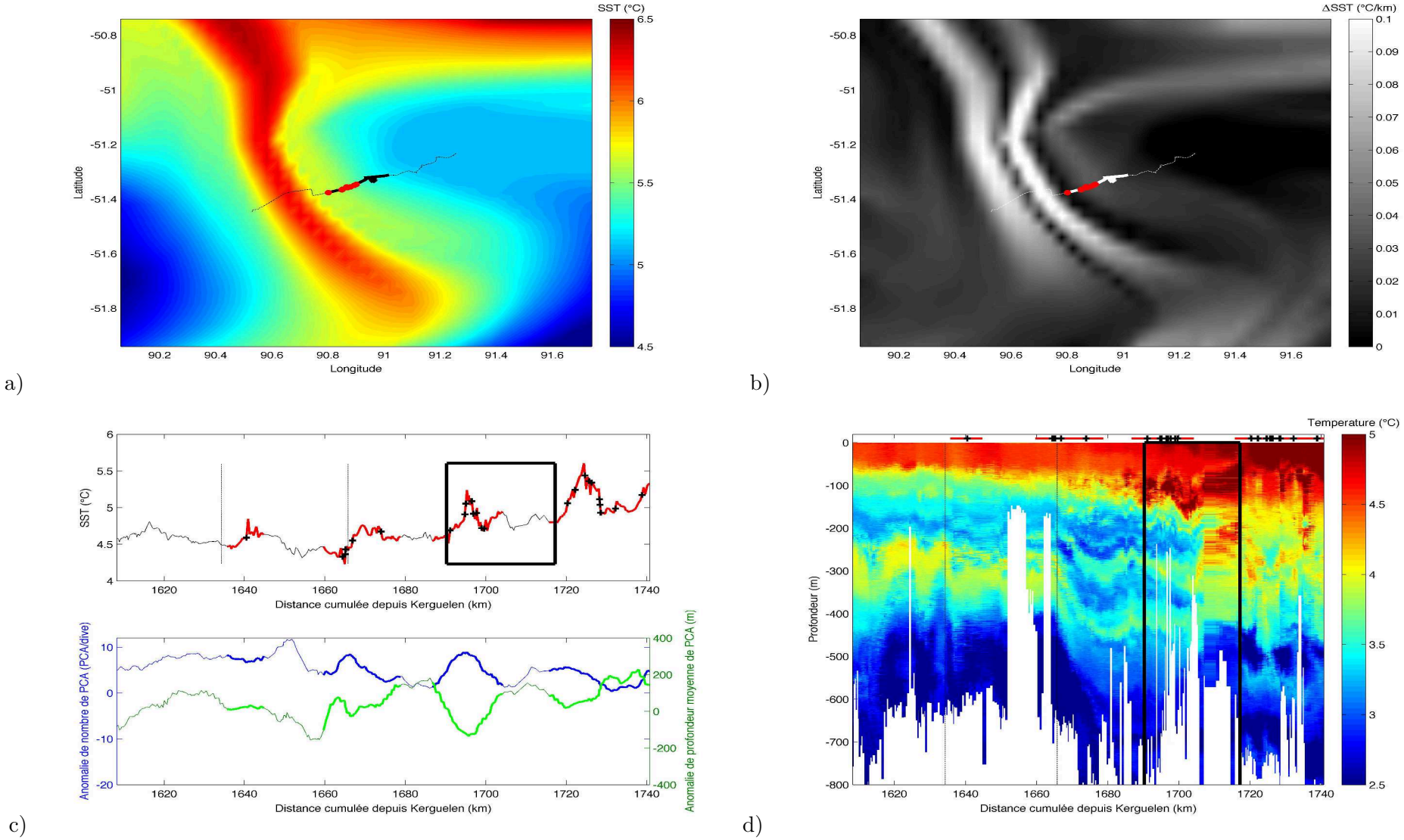


FIGURE *III .16 – Cas Concret N ° 2: Evolution en surface et en profondeur de la température et des indices de comportement alimentaire d'une femelle éléphant de mer pour le 2 décembre 2011. Les figures a et b représentent respectivement la SST et le $\nabla SST$ issus des reconstructions lagrangiennes superposés à la portion journalière de la trajectoire de cette femelle (lignes noires et blanches épaisses). La figure c illustre l'évolution de la SST (en haut) et des indices de comportement alimentaire (nombre PCA en bleu, et profondeur PCA en vert) mesurés à partir de cet individu entre le 29 novembre et le 03 décembre 2011. Enfin, la figure d montre l'évolution de la température mesurée en profondeur par le capteur TDR pendant cette période. Les points rouges des figures a et b ainsi que les croix noires des figures c (en haut) et d illustrent les événements de fort $\nabla SST$ 1-D mesurés par TDR. Les lignes rouges illustrées sur ces figures ainsi que les portions en gras sur la figure c (en bas) identifient les zones frontales entourant ces ruptures de SST. Les lignes pointillées noires montrent les séparations entre les jours et le cadre noir, les données enregistrées pendant le 2 décembre.*

## 5.3 Cas 3 : Structure fine échelle d'un front grande échelle

Le troisième et dernier cas illustre une journée pendant laquelle une femelle éléphant de mer passe à travers un front relativement grande échelle (Figure III .17). Ce front sépare (∼100km) une masse d'eau chaude ($SST_{advection}$ >7 ° C) d'un environnement plus froid ($SST_{advection}$ ∼4 ° C). Les reconstructions lagrangiennes montrent toutefois au sein de ce gradient moyenne échelle une succession de front plus fine échelle orientés perpendiculairement à la trajectoire de la femelle SES.

Les observations in situ de SST issues du capteur TDR montrent clairement une augmentation graduelle de la température de surface le long de la trajectoire de la femelle SES. On passe ainsi de 3 ° C à 5 ° C entre le début (1130km) et la fin (1220km) de cette journée. On peut aussi remarquer, sur ces enregistrements, quatre zones de front. Chacune de ces zones est caractérisée cette fois par un seul événement de fort gradient de SST in situ.

Le comportement alimentaire de cette femelle SES au sein de ces quatre zones de front montre deux tendances. Les trois premières zones de front montrent, comme dans les cas précédents et celui présenté dans l'article de la partie 3, un comportement alimentaire favorable. Un léger déphasage, entre zone de front de SST et zone favorable de comportement alimentaire, peut néanmoins être identifié ici. La dernière zone de front ne montre quant à elle pas de variation nette de comportement alimentaire de cet individu.

La section in situ de température le long de la trajectoire de la femelle SES montre clairement un approfondissement des isothermes au fur et à mesure que l'animal progresse vers la masse d'eau chaude. On peut aussi remarquer que les zones de front, identifiées à partir des données de surface, présentent, pour la plupart (à l'exception de la première), une structure verticale complexe à fine échelle.

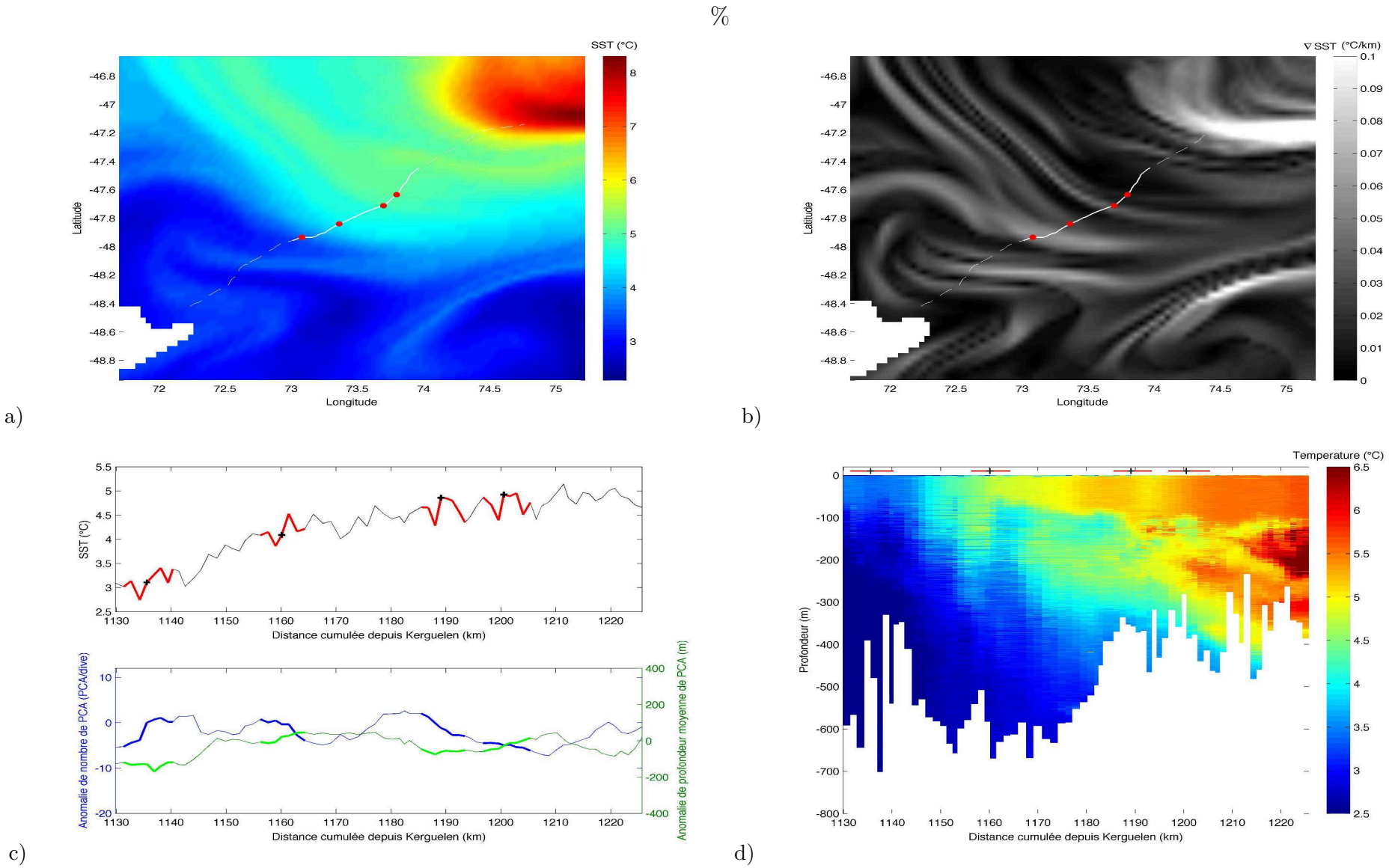


FIGURE *III .17 – Cas Concret N ° 3: Evolution en surface et en profondeur de la température et des indices de comportement alimentaire d'une femelle éléphant de mer pour le 31 octobre 2012. Les figures a et b représentent respectivement la SST et le ∇SST issus des reconstructions lagrangiennes superposés à la portion journalière de la trajectoire de cette femelle (lignes blanches épaisses). La figure c illustre l'évolution de la SST (en haut) et des indices de comportement alimentaire (nombre PCA en bleu, et profondeur PCA en vert) mesurés à partir de cet individu pour la date d'intérêt. Enfin, la figure d montre l'évolution de la température mesurée en profondeur par le capteur TDR pendant cette journée. Les points rouges des figures a) et b) ainsi que les croix noires des figures c (en haut) et d illustrent les événements de fort ∇SST 1-D mesuré par TDR. Les lignes rouges illustrées sur ces figures ainsi que les portions en gras sur la figure c (bas) identifient les zones frontales entourant ces ruptures de SST.*

## 5.4 Conclusion

Ces trois exemples permettent d'illustrer concrètement la diversité des fronts fine échelles identifiés par notre méthode de seuil. Ils ont aussi permis de révéler une structuration sous-mésoéchelle, en feuillet, des fronts moyenne échelle. Ce résultat est particulièrement intéressant puisque cette organisation à très fine échelle de l'environnement est encore très mal connue et très difficile à observer.

On a aussi pu illustrer ici la bonne relation de phase entre les observations de fronts identifiés le long de la trajectoire par les mesures in situ de SST issues du TDR et celles 2-D reconstruite par méthode lagrangienne. Ce bon phasage s'accompagne toutefois d'une très nette différence dans l'amplitude des gradients de SST entre ceux observés in situ le long des trajectoires et ceux issus des reconstructions lagrangiennes. Ceux in situ sont en effet régulièrement au moins 2 fois supérieurs à ceux reconstruits.

Comme les résultats de l'article de la partie 3, ces trois cas montrent qu'aux environs des fronts sous-mésoéchelle détectés l'animal modifie, le plus souvent, de façon "favorable" son comportement alimentaire. En effet dans ces cas, on a pu observer une augmentation de l'anomalie de nombre de PCA et une diminution de l'anomalie de profondeur moyenne de PCA au niveau des zones frontales. Ces modifications favorables de comportement n'ont cependant pas toujours les mêmes amplitudes. Ces différences d'amplitude peuvent résulter notamment de la structuration de l'écosystème à ce moment, de la dynamique tridimensionnelle dans la zone de front ou encore de l'origine des masses d'eau et des relations complexes existant entre ces facteurs.

Enfin, en complétant la vision de surface de notre méthode de seuil, nous avons pu illustrer ici la complexité de structure verticale des zones frontales de sous-mésoéchelle.

# 6 Complément 3 : Les fronts d'atténuation de la lumière

## 6.1 Introduction

Les observations de front de SST peuvent être complétées par les mesures de lumière le long des trajectoires des femelles éléphants de mer. Celles-ci permettent de calculer l'atténuation de la lumière dans la colonne d'eau, qui est principalement influencée, en domaine pélagique, par la concentration en particules planctoniques dans les couches de surface. L'atténuation de la lumière, couramment désignée par la lettre k (Gordon 1989), a déjà été identifiée comme ayant un rôle majeur dans les variations de profondeur de plongée des femelles éléphant de mer (Jaud et al 2012, Partie II ). Cette partie de l'étude cherche à identifier et quantifier l'éventuel impact des fronts d'atténuation de la lumière, combiné à celui des fronts de SST, sur le comportement alimentaire des femelles éléphant de mer.

## 6.2 Méthodes

### 6.2 a ) Définition du coefficient d'atténuation

L'atténuation de la lumière (k) est ici calculée comme le pourcentage de l'intensité lumineuse de surface restant à 150 m (profondeur d'une couche euphotique moyenne) (cf Chapitre II Matériel et Méthodes).

Ces mesures ne sont, cependant, uniquement disponibles que pour les périodes de jours. La nuit l'intensité lumineuse n'étant pas suffisante pour estimer ce ratio. De même, pendant les périodes d'aube et de crépuscule l'écartement du soleil par rapport à l'horizon (angle soleil horizon $< 6^{\circ}$ , Guinet et al 2014) est trop faible et fausse la mesure de l'atténuation de la lumière. Seules les périodes de jour ont donc été conservées dans la suite des analyses.

### 6.2 b ) Etude préliminaire : Comparaison de l'anomalie de comportement alimentaire, en zone de front de SST, entre le jour et la nuit

Les résultats obtenus dans l'article de la partie 3 présentent le comportement des femelles SES au niveau des fronts sous-mésoéchelles de jour et de nuit confondus. La première

étape, avant d'incorporer l'atténuation de la lumière à ces analyses, était d'étudier la cohérence de comportement alimentaires entre le jour et la nuit en zone de front et ailleurs. Nous présentons ici seulement les résultats concernant les zones de fronts de SST mais les tendances observées dans les zones non front sont similaires.

Afin de comparer le comportement des femelles SES entre le jour et la nuit, on utilisera ici les critères suivant : l'asymétrie positive/négative des distributions des anomalies de nombre et de profondeur de PCA ainsi que les proportions d'anomalie positive de nombre de PCA et les proportions d'anomalie négative de profondeur de PCA. Ces critères sont les mêmes que ceux utilisés dans l'article de la partie 3 pour comparer les zones Front et Non front. Les figures III .18 et III .19 montrent respectivement la distribution des anomalies de nombre et de profondeur de tentative de capture en zone de front de SST pendant les périodes de jour (en haut) et celles de nuit (en bas).

Les 12 trajectoires utilisées précédemment peuvent être divisées en quatre : les zones Non front / Front de SST et les périodes Jour / Nuit. Les résultats présentés ci-dessous concernent les zones de front de SST au sein desquelles on observe 61% des plongées de jour et 39% de nuit. L'écart de proportion de plongée observée ici est du à la différence de durée entre les périodes de jour et de nuit, typique de notre saison d'étude, le printemps austral, période de l'année pendant laquelle la durée du jour est la plus longue.

Une fois les périodes de jour distinguées de celles de nuit nous avons étudié, comme dans l'article de la partie 3, le comportement alimentaire significatif par rapport au cycle journalier, grâce à des seuils. La valeur des seuils utilisés ici est la même que celle utilisée dans l'article (respectivement 4.77PCA et 125.27m). Les résultats concernant le nombre de PCA (respectivement les profondeurs) sont présentés en Figure III .18 (respectivement (Figure III .19).

On retrouve une forte asymétrie des anomalies de nombre de PCA vers les valeurs positives de jour (2.6 fois plus d'anomalie positive que négatives) comme de nuit (1.89 fois). L'amplitude du rapport mesurant cette asymétrie est proche de celle obtenue dans la partie 3 (2.3) dans les zones de front de SST jour et nuit confondues.

Inversement, on observe une asymétrie vers les valeurs négative pour les anomalies de profondeur de PCA, mais cette fois ci uniquement pour les périodes de jour (1.7 fois plus d'anomalie négatives que positives). Ce rapport est cohérent avec celui obtenu dans l'article (1.5).

Concernant les proportions de plongée à anomalie positive significative de nombre de

PCA, la comparaison jour-nuit ne permet pas d'identifier de fortes différences entre le jour (24.07%) et la nuit (20.26%). Une différence est néanmoins observée concernant les anomalies négatives significatives de profondeur de PCA (27.49% de jour et 10.97% de nuit).

En conclusion, ce test montre de fortes similarités entre le jour et la nuit concernant les anomalies de nombre de PCA. Les résultats obtenus pour les anomalies de profondeur de PCA sont plus contrastés, on retrouve bien plus de plongées à anomalie significative (positives et négative confondue) de profondeur de PCA de jour (43.32%) que de nuit (22.74%). On peut l'expliquer par le fait d'une part que la profondeur de plongée de ces animaux est hautement corrélée à l'intensité lumineuse en subsurface (Jaud et al. 2012) et d'autre part que la gamme de variation de l'intensité lumineuse de jour est bien supérieure à celle de nuit.

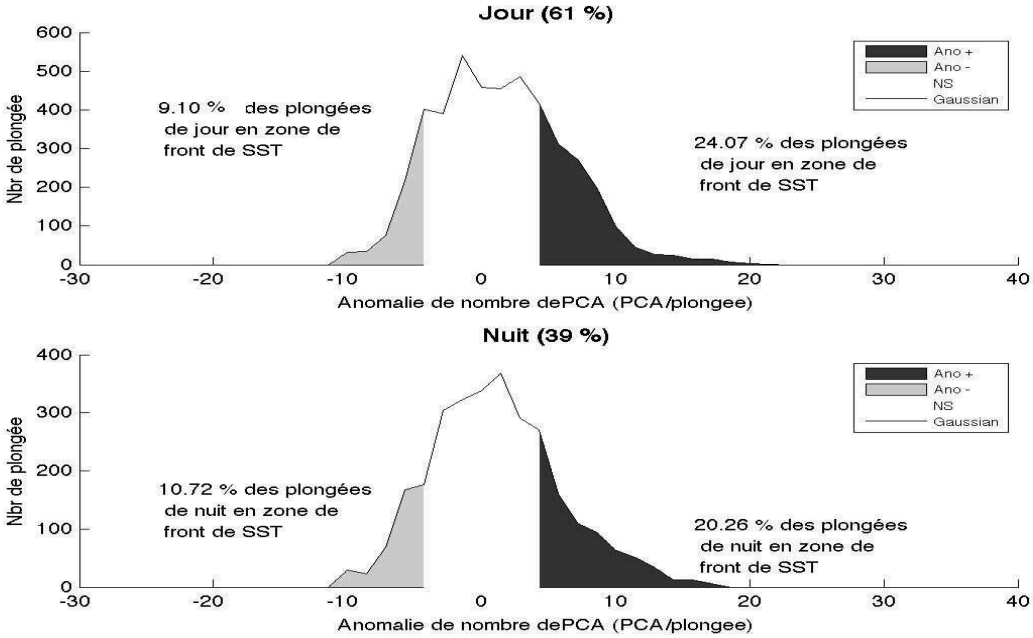


FIGURE *III .18 – Distribution des anomalies de nombre de tentative de capture en zone de front pendant les périodes de jour (en haut) et de nuit (en bas).*

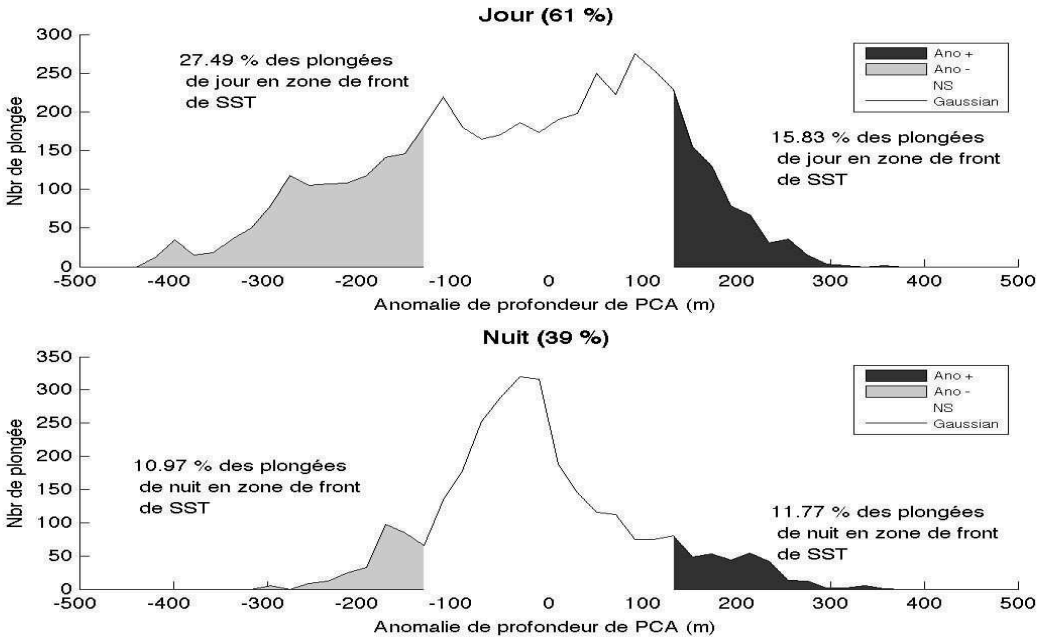


FIGURE *III .19 – Distribution des anomalies de nombre de tentative de capture en zone de front pendant les périodes de jour (en haut) et de nuit (en bas).*

### 6.2 c ) Estimation du seuil utilisé pour la détection des fronts de k

De la même façon que pour les observations de SST, on s'intéresse aux variations (gradient) absolues des mesures d'atténuation de la lumière le long des trajectoires (Partie II ). Celles-ci renseignent sur la présence de fronts de particules phytoplanctoniques. Ainsi, un seuil correspondant à $2\sigma$ (avec $\sigma$ l'écart-type des valeurs de gradient d'atténuation de la lumière) a permis d'identifier les valeurs de gradient d'atténuation de la lumière les plus significatives, qui seront par la suite appelés fronts de k. Le seuil calculé est de $2\sigma = 5.72\%/\text{km}$ pour le gradient d'atténuation. De même que pour les valeurs de gradient de SST une analyse de Chauvenet à permis d'éliminer, avant estimation du seuil de 5.72%/km, les valeurs aberrantes (0.08%).

### 6.2 d ) Répartition en quatre types de zones

Les 12 trajectoires sont ensuite divisées en quatre types de zone. Celles-ci sont définies comme suit. Une zone de front de SST (respectivement k) inclue l'ensemble des plongées situées à moins de 5 kilomètres, le long de la trajectoire, de part et d'autre d'un front de SST (respectivement k). Les zones de front de SST et de k sont ensuite classées en trois types de zone comme illustré sur la figure III .20 :

- **Front de k seul** : Zone de front de k n'ayant aucune intersection avec une zone de front de SST
- **Front de SST seul** : Zone de front de SST n'ayant aucune intersection avec une zone de front de k.
- **Front de SST & k** : Zone regroupant l'ensemble des plongées dans des zones de front de SST et de k ayant une intersection non vide.

Une quatrième catégorie est définie comme l'ensemble des plongées hors de toute zone de front, c'est-à-dire à plus de 5km de tout front :

- **Non Front** : les plongées restantes situées au-delà de 5km de tout front.

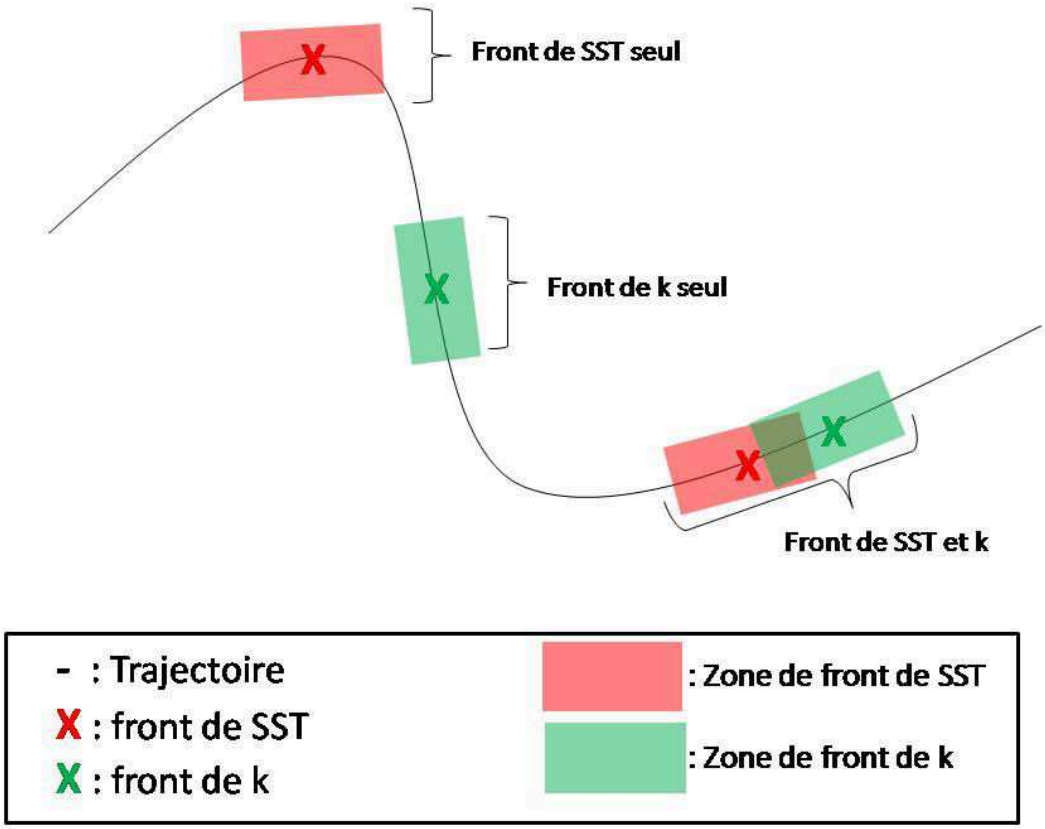


FIGURE *III .20 – Schématisation des différentes zones de front identifiées le long d'une trajectoire. Les points noirs représentent les plongées, les croix rouges et vertes respectivement les fronts de SST et de k et les bandes rouges et vertes respectivement les zones de front de SST et de k.*

## 6.3 Résultats

56% des plongées sont identifiées via cette méthode comme Non front (Figure III .21). Les 44% restants se répartissent dans les trois types de fronts identifiés précédemment.

17% des plongées se situent en zone de front de k seul, 11% en zone de front de SST seul, et 16% en zone de front de SST et de k.

L'étude de la distribution des anomalies de nombre de PCA montre trois cas en terme d'asymétrie (Figure III .21) : le premier, celui de la zone Non front, présente une asymétrie des observations vers les valeurs négatives. Le rapport entre anomalies positives (11.74%) et négatives (17.10%) significatives au sein de ce type de zone est de 0.7. Le second cas, celui des fronts de k, présente une distribution équilibrée des proportions de plongées à anomalies significatives positives (9.32%) et négatives (8.96%). Enfin, le troisième, correspondant aux fronts de SST seul et de SST et k, montre une forte asymétrie vers les valeurs positives des anomalies de nombre de PCA. On compte en effet plus de 7 fois plus d'anomalie positive (27.32%) que négative (3.79%) pour les fronts de SST et k. Ce rapport est de 1.5 pour les fronts de SST seul.
En intégrant les distributions des anomalies de nombre de PCA (Figure III .22) on peut estimer les valeurs moyennes d'anomalie de nombre de PCA par plongée dans chacune des zones. Ces valeurs permettent de quantifier les différences de nombre de PCA par plongée entre chacune des quatre zones. Les valeurs sont présentées dans le tableau III .7. On observe des valeurs strictement positives pour les zones de front de SST seul (0.56PCA) et de SST et k (2.11PCA), proche de zéro pour les zones de front de k (0.08PCA) et négative pour les zones Non front (-0.67).

De même, on retrouve trois cas dans l'étude des distributions des anomalie de profondeur de PCA (Figure III .23). Une asymétrie vers les valeurs positives en zone Non front est présente, avec un rapport entre anomalie positive (22.01%) et négative (12.74%) égal à 1.7. Les zones de front de SST seul et de k seul ne montrent pas de franche asymétrie. La distribution des anomalies de profondeur de PCA en zone de front de SST et k montre à nouveau une très forte asymétrie, mais cette fois vers les valeurs négatives. Le rapport entre anomalie positive (9.91%) et négative (36.60%) dans ce type de zone est en effet très inférieur à 1 et vaut 0.3.
La quantification de ces différences (Figure III .24 et Tableau III .9), estimée en intégrant ces quatre distributions séparément, montre une très nette distinction entre les zones Non front (20.30m) et les zones de front de SST et k (-58.40m). Les valeurs intégrées des zones de front de SST seul (3.37m) et de k seul (-4.34m) sont par contre trop proches de zéro pour être significatives.

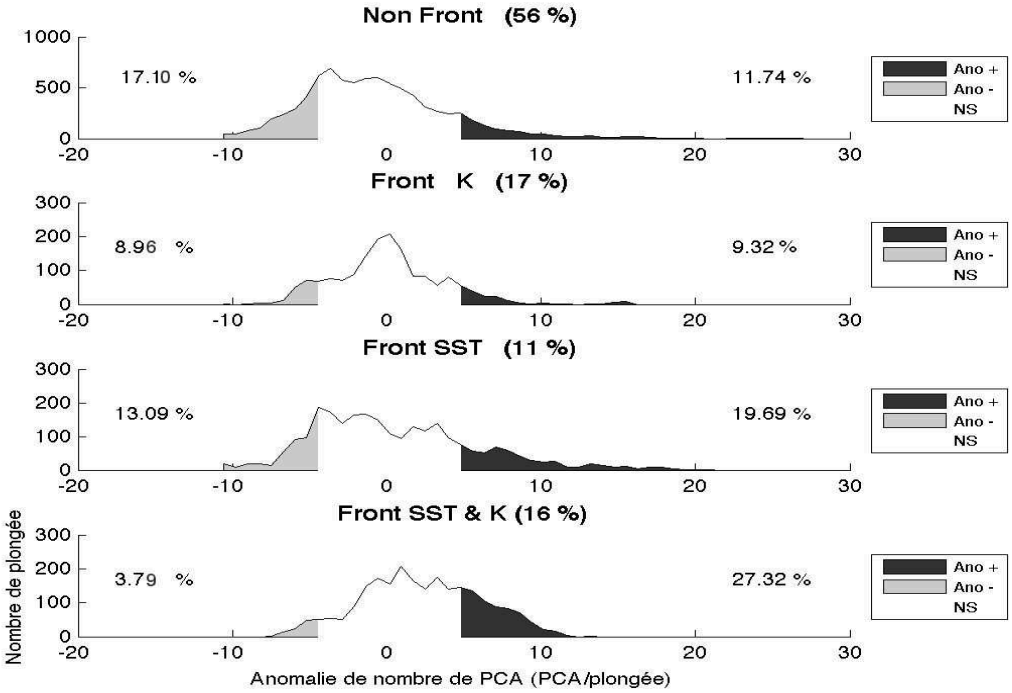


FIGURE *III .21 – Distribution des anomalies de nombre de tentatives de capture en zone de front pour respectivement les zones Non front, de front de k seul, de front de SST seul et de SST et k. Les proportions de plongées dans chacune des zones sont indiquées en gras à coté du type de zone. Les proportions de plongées à anomalie significative (supérieure à $1\sigma = 4.77$ PCA/plongée) dans chacune des zones sont présentées à gauche (anomalies négatives) et à droite (anomalies positives) de chacun des graphiques. Les classes de plongée ayant une anomalie significativement négative sont présentées avec une couleur gris clair et celles à anomalie négative significative en gris foncé sur les distributions de chaque zone*

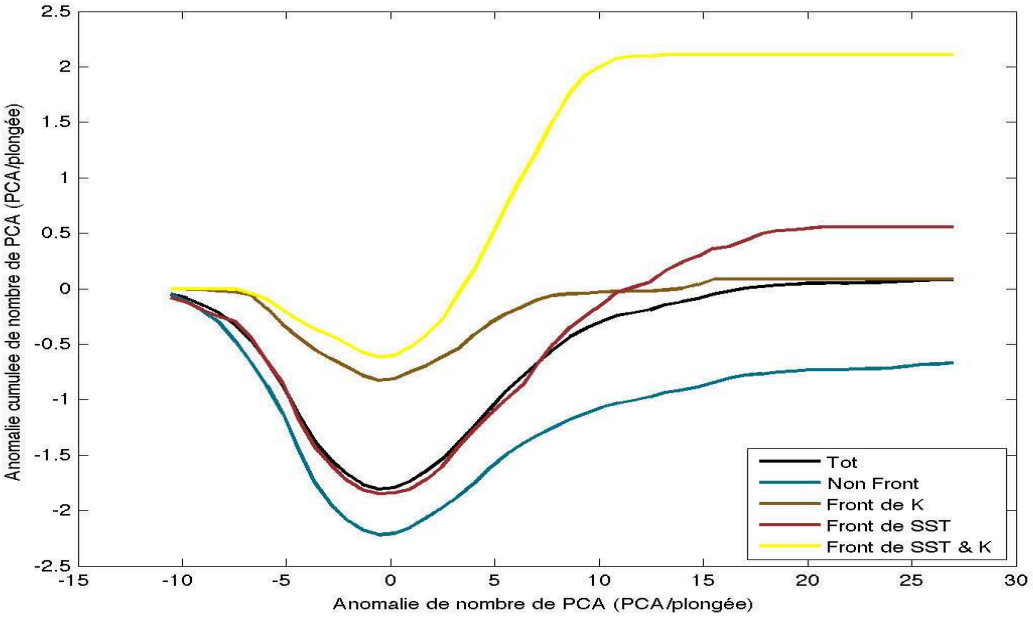


FIGURE *III .22 – Evolution cumulée du nombre de tentatives de capture moyen pour les zones Non front (en bleu), front de k seul (en marron), fronts de SST seul (en rouge), SST et k (en jaune) et toutes zones confondues (noir).*

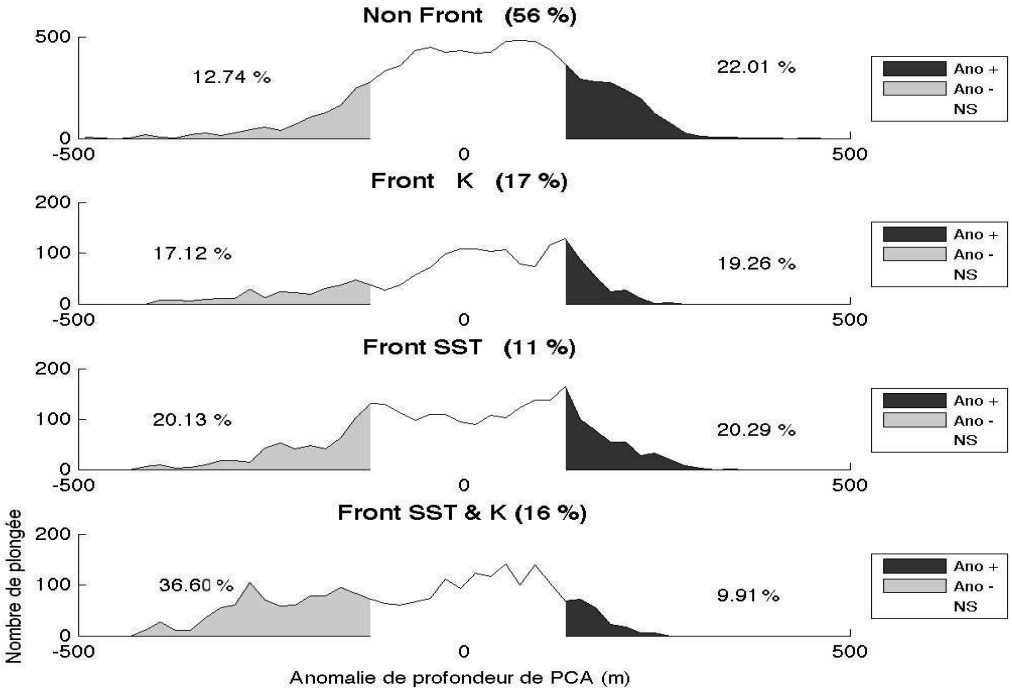


FIGURE *III .23 – Distribution des anomalies de profondeur de tentatives de capture en zone de front pour respectivement les zones Non front, de front de k seul, de front de SST seul et de SST et k. Les proportions de plongées dans chacune des zones sont indiquées en gras à coté du type de zone. Les proportions de plongées à anomalie significative (supérieure à $1\sigma = 125.27m$) dans chacune des zones sont présentées à gauche (anomalies négatives) et à droite (anomalies positives) de chacun des graphiques. Les classes de plongée ayant une anomalie significativement négative sont présentées avec une couleur gris clair et celles à anomalie négative significative en gris foncé sur les distributions de chaque zone*

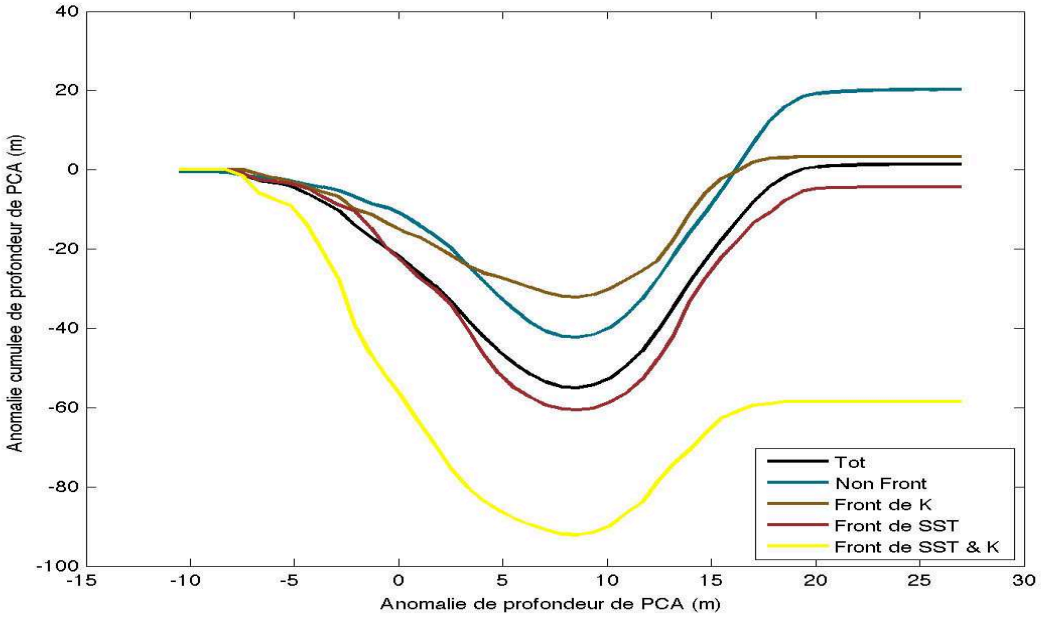


FIGURE *III .24 – Evolution cumulée de la profondeur de tentative de capture moyenne pour les zones Non front (en bleu), front de k seul (en marron), fronts de SST seul (en rouge), SST et k (en jaune) et toutes zones confondues (en snoir).*

En zone de front (k seul, SST seul, SST et k), le rapport entre anomalie positive et négative de nombre de tentative de capture par plongée est significativement plus élevé qu'en zone Non front. En zone de front, et particulièrement en zone de front de SST et k, on observe moins de plongées à anomalie négative de nombre de tentative de capture et plus de plongées anomalie positive. De plus la quantification de ces résultats montre une augmentation significative du nombre moyen de PCA par plongée en zone de front de SST et k (+2.78PCA soit 30% par rapport à la moyenne par plongée estimée jour et nuit confondues (9.25PCA/plongée)). Cette hausse est même supérieure à celle observée dans l'article de la partie 3 entre zone de Front de SST et zone Non front (+20%). Cependant, si ces tendances sont clairement identifiées pour les fronts de SST et k, elles sont plus complexes dans les autres types de zones de front.

Concernant les anomalies de profondeur moyenne de PCA, les fronts de SST seul et de k seul ne montrent pas de tendances particulières. En effet, la distribution des anomalies de profondeur de PCA dans ces zones présente des proportions équilibrées entre positif et négatif. On peut par contre observer des tendances claires au niveau des zones Non front et des zones de Front de SST et k. Celles-ci ont des directions opposées et s'illustrent par des anomalies de profondeur de PCA significativement plus faibles en zone de Front de SST et k qu'en zone Non front (-78.7m soit -18% par rapport à la moyenne estimée jour

et nuit confondues (438m)). De même que précédemment, l'amplitude de cette différence est supérieure à celle estimée dans l'article de la partie 3 (∼7%).

*Tableau III .6 – Proportion de plongée à anomalie significative, positives et négatives, de nombre de tentatives de capture (Anomalie Capture) par plongée dans les quatre zones définies précédemment*

| | | Zone | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | Non front | Front de k seul | Front de SST seul | Front de SST & k |
| Anomalie Capture | Positive | 11.74 | 9.32 | 19.69 | 27.32 |
| | négative | 17.10 | 8.96 | 13.09 | 3.79 |
| Rapport Anomalie + / Anomalie - | | 0.69 | 1.04 | 1.50 | 7.21 |

*Tableau III .7 – Anomalie de nombre de tentative de capture moyen par plongée dans les quatre types de zones définies précédemment.*

| | Zone | | | |
|---|---|---|---|---|
| | Non front | Front de k seul | Front de SST seul | Front de SST & k |
| Nombre de capture/plongée | -0.67 | 0.56 | 0.08 | 2.11 |

*Tableau III .8 – Proportion de plongée à anomalie significative, positives et négatives, de profondeur de tentatives de capture (Anomalie Profondeur) dans les quatre zones définies précédemment.*

| | | Zone | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | Non front | Front de k seul | Front de SST seul | Front de SST & k |
| Anomalie Profondeur | Positive | 22.01 | 19.26 | 20.29 | 9.915 |
| | négative | 12.74 | 17.12 | 20.13 | 36.60 |
| Rapport Anomalie + / Anomalie - | | 1.73 | 1.12 | 1.01 | 0.27 |

*Tableau III .9 – Anomalie de profondeur moyenne de tentative de capture dans les quatre types de zones définies précédemment.*

| | Zone | | | |
|---|---|---|---|---|
| | Non front | Front de k seul | Front de SST seul | Front de SST & k |
| Profondeur capture | 20.3 | -4.34 | 3.37 | -58.40 |

## 6.4 Conclusions

L'étude des données in situ mesurées le long de la trajectoire des femelles éléphants de mer à permis de révéler un rôle important de l'atténuation de la lumière, et donc des particules planctoniques en suspension, et de la température sur le comportement alimentaire des femelles éléphants de mer. Des zones de fronts submésoéchelle, c'est à dire de fort gradient, de température et de particules planctoniques ont été isolés le long de 12 trajectoires et le comportement alimentaire dans ces zones s'est révélé particulièrement favorable d'un point de vue énergétique. En effet, d'une part l'anomalie de nombre de tentative de capture est environ 30% plus élevé en zone de front de SST et k qu'en zone non front par rapport à un nombre de capture moyen par plongée. D'autre part l'anomalie de profondeur de tentative de capture est 18% plus faible en zone de front de SST qu'en zone Non front. On a donc une augmentation significative de l'anomalie de nombre de PCA et une diminution significative de la profondeur de PCA en zone de front de SST et d'atténuation de la lumière. Ces deux variations de comportement vont dans le sens d'une "optimisation" des plongées, avec une augmentation des gains énergétiques et une diminution des coûts lorsque l'animal rencontre un front de sous-mésoéchelle contenant une variation brusque de densité de particules caractéristique d'une concentration phytoplanctonique importante.

# 7 La vie des éléphant de mer femelles dans un champ de front à sous-mésoéchelle : Conclusions

Le rôle de la dynamique sub-mésoéchelle sur les écosystèmes marins est aujourd'hui un sujet clé en écologie marine. Malgré d'importants progrès dans les techniques d'observation satellitaire, les échelles auxquelles cette dynamique intervient ne sont toujours pas bien résolues. Cependant, grâce aux simulations numériques à haute résolution, l'influence des structures sous-mésoéchelles sur le développement du phytoplancton est de mieux en mieux compris. Les répercutions de ces processus sur les niveaux trophiques supérieurs restent délicats à observer. Ce chapitre apporte des réponses à cette problématique.
En utilisant le jeu de donnée in situ fourni par les femelles SES nous avons pu étudier à haute résolution à la fois le comportement alimentaire et l'environnement d'un prédateurs supérieur. Le comportement de cet animal a été décrit, par accélérométrie, en termes de

nombre et de profondeur de tentative de capture de proie. Son environnement, lui, a été caractérisé en terme de front fine échelle rencontrés le long de la trajectoire des femelles SES tout d'abord en température puis également en lumière. Différents types de zone ont pu être distingués au sein de chaque trajectoire. En séparant les zones de front des zones non front, nous avons mis en évidence une claire différence dans l'activité alimentaire des femelles SES entre ces deux types de zone. Le comportement de ces animaux en zone de front est clairement plus optimal d'un point de vue énergétique avec une hausse du nombre de tentative de capture par plongée et une baisse de la profondeur de ces tentatives de capture. C'est la première fois, à notre connaissance, qu'une telle tendance favorable dans le comportement alimentaire d'un prédateur supérieur est observé in situ au sein de structures sub-mésoéchelles.

# Chapitre IV

# Reconstruction tridimensionnelle de l'environnement dynamique des femelles éléphants de mer

## 1 Introduction

Des études récentes ont exploré la possibilité de reconstruire les courants océaniques horizontaux et verticaux à partir de données de haute résolution du champ de température de surface de la mer (SST) et d'informations sur le profil vertical moyen de densité. Comme détaillé dans l'article de Lapeyre et Klein 2006a, cette possibilité repose sur des arguments liés à la vorticité potentielle dans l'océan ("pierre angulaire" de la dynamique océanique). Klein et Lapeyre 2009 indiquent que cette possibilité apparaît réaliste dans beaucoup de régions comme le courant antarctique circumpolaire. Plus précisément, la connaissance de la vorticité potentielle (quantité scalaire) permet, par inversion, d'estimer les mouvements océaniques horizontaux et verticaux tridimensionnels (x,y,z) ainsi que le champ tridimensionnel de densité. La méthodologie de reconstruction de ces champs dynamiques tridimensionnels est alors la suivante. Comme indiqué dans Lapeyre et Klein 2006a, la vorticité potentielle à la surface de l'océan (x,y) peut être estimée à partir de la seule connaissance du champ de température de surface à haute résolution (comme celui déduit des images satellites). La vorticité potentielle à l'intérieur de l'océan peut alors être déduite de celle en surface à l'aide de la corrélation existante entre celle en surface et celle à l'intérieur. Cette corrélation (comme indiqué dans Lapeyre et Klein 2006a et dans les études ultérieures) s'exprime en première approximation à partir de la connaissance du

profil vertical moyen de densité (ne dépendant uniquement que de la dimension verticale, z) mais n'est cependant valide que dans les premiers 500 à 1000 mètres. La connaissance du champ tridimensionnel (x,y,z) de cette vorticité potentielle permet alors, par inversion, d'estimer la distribution tridimensionnelle à fine échelle du vecteur des vitesses, c'est à dire des vitesses horizontales et verticales ainsi que le champ tridimensionnel de densité dans les 500 à 1000 premiers mètres. Il existe plusieurs versions de cette méthodologie. La version la plus simple, appelée aussi méthode "effective Surface Quasi-Geostrophic" ou "eSQG", est celle choisie dans cette thèse. Elle a été utilisée avec succès dans un certain nombre d'études récentes (Lapeyre et Klein 2006a, LaCasce et Mahadevan 2006, Isern-Fontanet et al. 2006a, Isern-Fontanet et al. 2008,Klein et Lapeyre 2009, Smith et Vanneste 2012 et Ponte et Klein 2013) et est décrite dans ce chapitre.

# 2 Méthodes

## 2.1 Le modèle SQG

Le modèle SQG est basé sur le principe de la conservation de la vorticité potentielle dans l'océan et son originalité consiste à se focaliser sur la condition limite en surface. Ce modèle fait l'hypothèse d'un fluide dans lequel les forces d'inertie sont négligeables devant la force de coriolis, c'est à dire avec un nombre de rossby, rapport entre les échelles temporelles et spatiales de ces deux phénomènes faible devant 1. Cette méthode implique une vorticité potentielle nulle en profondeur et est forcée par une densité non nulle en surface. De plus, elle utilise des anomalies de champ de traceur afin de ne pas être perturbée par les gradients grande échelles présents dans ces observations. On peut donc décrire la dynamique capturée par ce modèle via l'équation suivante.

$$Q = \nabla_H^2 \psi + \frac{\partial}{\partial z}\left(\frac{f^2}{N^2}\frac{\partial \psi}{\partial z}\right) = 0 \qquad \text{(IV .1)}$$

avec la condition limite en surface résultant de l'équilibre hydrostatique :

$$-\frac{\rho_0 f}{g}\frac{\partial \psi}{\partial z}\bigg|_{z=0} = \rho_s \qquad \text{(IV .2)}$$

ou :

$Q$ : l'anomalie grande échelle de PV.

$\psi$ : la fonction de courant.

$N$: la fréquence de Brunt-Wäisälä dans la zone.

$f$: le paramètre de coriolis.

$\nabla_H$ : le gradient horizontal.

$z$: la profondeur (avec z<0).

$g$ : la constante de gravitation (9.81 m.s$^{-2}$).

$\rho_0$ : la densité en référence (1000kg.m$^{-3}$).

$\rho_s$ : l'anomalie de densité de surface.

En supposant que N est constant dans l'équation (IV .1) et en utilisant la transformée de Fourier horizontale on peut, dans l'espace spectral, reformuler cette équation (IV .1):

$$\widehat{\nabla_{\boldsymbol{H}}^{\boldsymbol{2}}\boldsymbol{\psi}} = \frac{\widehat{\partial^2\psi}}{\partial x^2} + \frac{\widehat{\partial^2\psi}}{\partial y^2} = -k_x^2\widehat{\psi} - k_y^2\widehat{\psi} = \boldsymbol{-K^2\widehat{\psi}}$$

$$-\boldsymbol{K}^2\widehat{\psi} + \frac{\partial}{\partial z}\left(\frac{f^2}{N^2}\frac{\partial\widehat{\psi}}{\partial z}\right) = 0$$

$$\frac{f^2}{N^2}\frac{d^2\widehat{\psi}}{\partial z^2} - \boldsymbol{K}^2\widehat{\psi} = 0$$

avec

$\widehat{.}$ : la transformée de fourier horizontale.

$\boldsymbol{K}$ : le module du nombre d'onde horizontal ($\overrightarrow{K} = (k_x, k_y)$).

La solution de cette équation différentielle est :

$$\widehat{\psi}(k_x, k_y, z) = \widehat{\psi_s}(k_x, k_y)exp^{\frac{N}{|f|}Kz} \tag{IV .3}$$

Où $\widehat{\psi_s}$ est la fonction de courant de surface. Enfin on peut exprimer (IV .3) en fonction de la densité de surface grâce à l'équation (IV .2) (avec f<0 car notre zone d'étude est dans l'hémisphère sud) :

$$\widehat{\psi_s} = \frac{g}{\rho_0 NK}\widehat{\rho_s} \tag{IV .4}$$

et

$$\widehat{\rho}(z, K) = \widehat{\rho_s}exp^{\frac{N}{f}Kz} \tag{IV .5}$$

En combinant les équations (IV .3) et (IV .5) on peut estimer $\psi$ en fonction de $\rho_s$. On peut enfin calculer les vitesses verticales ($w$) en trois dimensions à partir de la densité (de surface et en profondeur) (Lapeyre et Klein 2006a, Hakim et al. 2002) :

$$\widehat{w}(k,z) = \frac{c^2}{N^2}\left[-J(\widehat{\psi_s, b_s})exp\left(\frac{N}{|f|}kz\right) + J(\widehat{\psi, b})\right] \tag{IV .6}$$

avec c une constante (c = 1.15, Klein et Lapeyre 2009) et $b$ la flottabilité (et $b_s$ la flottabilité de surface) telles que :

$$b = -\frac{g}{\rho_0}\rho \tag{IV .7}$$

Ainsi sous les hypothèses de cette méthode, les deux quantités nécessaires à l'estimation de la fonction de courant et donc des vitesses verticales en trois dimensions, sont la densité de surface ($\boldsymbol{\rho_s}$) et la fréquence de Brunt-Wäisälä moyennedans la zone ($\mathbf{N}$)

## 2.2 Méthodologie

Les données de haute résolution des éléphants de mer ont été utilisées pour tester cette méthode "eSQG". La méthode utilisée dans notre étude est dite "eSQG" car elle utilise les équations du modèle SQG simplifiées par l'utilisation d'une stratification, N, constante sur la verticale. A notre connaissance, c'est le premier test de cette méthode utilisant des observations in-situ de résolution élevée, ce qui met en lumière l'aspect unique de ces données physiques d'éléphants de mer. Ce test est le suivant. Le champ tridimensionnel (x,y,z) de densité est estimé à partir de la méthode "eSQG" dans une région (correspondant à une trajectoire d'éléphants de mer) uniquement à partir d'images satellites de température de surface de la mer et d'une connaissance du profil vertical grande échelle de densité (donc ne dépendant que de z) comme celui déduit de champs climatologiques. Ce champ tridimensionnel de densité estimé est alors comparé aux données de densité de haute résolution des éléphants de mer.

Les données in situ utilisées dans cette étude sont issues de quatre éléphant de mer femelles équipées au printemps austral 2012 avec à la fois un capteur CTD, un TDR et un accéléromètre. Les données issues du CTD ont une résolution plus faible que celles issues du TDR mais elles permettent d'obtenir la densité in situ.

Le champ de densité de surface a été estimé ici en utilisant d'une part les champs 2-D journaliers de SST issus des advections lagrangiennes et d'autre part la relation entre

température et densité estimée en surface à partir du capteur CTD déployé sur les femelles SES (rappel Chapitre II , Figure II .9) par la formule (IV .8) :

$$\rho_s = -0.09 * SST + 1027.24 \tag{IV .8}$$

La stratification dans la zone d'étude, N, a elle aussi été déduite des observations in situ de densité mesurées par le capteur CTD déployé sur les quatre femelles SES. La valeur de N retenue dans la suite des analyses ($0.0036s^{-1}$) est une valeur moyenne estimée à partir des quatre individus entre la surface et 500m. Elle permet la calibration de la méthode SQG dans notre zone d'intérêt.

A partir des champs de densité de surface de N et de la relation (IV .5), on peut estimer la densité en profondeur. Ces reconstructions ont permis de :

- Calibrer la méthode par comparaison avec les données in situ CTD (Partie 3.1).
- Valider la fonction de courant de surface par comparaison avec les données altimétriques AVISO (Partie 3.2).
- Calculer les vitesses verticales (Partie 3.3).

# 3 Résultats

## 3.1 Calibration de la méthode SQG dans notre zone d'étude

Des profils ont été extraits des champs 3-D de densité reconstruits, aux localisations des plongées de l'animal. Seules les localisations des plongées présentant un profil de densité, mesuré par le CTD, ont été utilisées ici, soit 2-3 par jour. Une anomalie de densité reconstruite à enfin été estimée à partir de l'ensemble des profils issus de ces reconstructions. Cette anomalie a été calculée comme la différence de chaque profil avec un profil moyen de densité estimé sur la totalité de la trajectoire de cet individu. La même méthode a été utilisée pour estimer une anomalie de densité in situ à partir des données CTD.

Un exemple de ces anomalies de densité reconstruites et observées est présenté en figure IV .1 a). On peut ici observer une claire concordance des grands patterns d'anomalie de densité. En effet, on retrouve dans les reconstructions (en bas) les principales alternances de signe de l'anomalie de densité observée (en haut) sur des échelles de la

centaine de kilomètres. C'est notamment le cas vers 2500km ou 3500km. Les amplitudes d'anomalie de densité sont néanmoins sous estimées dans les reconstructions. Ceci est dû à la résolution mésoéchelle des champs de densité de surface utilisés ici (données satellitaires Windsat et AVISO) qui se traduit également par un signal plus petite échelle des observations que des reconstructions.

Afin de quantifier cette comparaison les valeurs des anomalies de densité, reconstruites et in situ, ont été comparées par corrélation à différentes profondeurs, tous les 50 mètres entre la surface et 700m. Au delà de cette limite le nombre d'observation CTD diminue fortement et la corrélation n'est plus significative. Le profil vertical de corrélation correspondant aux deux sections décrites précédemment (Figure IV .1b), est présenté en figure IV .1b). Ce profil montre une très bonne corrélation ($0.7<r^2 < 0.9$) entre les reconstructions et les observations d'anomalie de densité. On observe des valeurs plus faibles ($\sim$0.7) en surface et jusqu'à 250m. Au delà, la corrélation augmente ($\sim$0.9).
De tels profils de corrélation ont été estimés pour chacun des quatre individus utilisés ici. Ces quatre profils ainsi que leur moyenne sont présentés en figure IV .2. On retrouve les mêmes tendances pour les quatre individus que pour celui présenté précédemment. Le profil moyen (en rouge) montre des valeurs de corrélation entre la surface et la sub-surface (>250m) de l'ordre de 0.9 et proche de 0.85 en dessous.

Ces résultats montrent que la bonne relation de phase entre les observations satellites (advectées) et les observations in situ issues des éléphants de mer permet, grâce à la méthode SQG, de reconstruire l'anomalie de densité en profondeur (jusqu'à environ 700m) à des échelles proches de celles du capteur CTD ($\sim$ 30-50km), de façon très satisfaisante. Les plus petites échelles ne peuvent ici être correctement reconstruites à cause de la résolution du champ de SST en surface, ceci induit une corrélation imparfaite en surface. De plus la dynamique de la couche de mélange n'est pas prise en compte dans les équations SQG présentés précédemment. Ceci explique les corrélations plus faible entre la surface et 250m (profondeur de la couche de mélange).

Les profils de corrélations obtenus ici sont du même ordre de grandeur, en sub-surface, que ceux obtenus par Isern-Fontanet et collaborateurs en 2008 (Isern-Fontanet et al. 2008). Ces auteurs ont aussi utilisé le modèle SQG mais avec des sorties de modèles 2-D haute résolution (1/10 $^\circ$) comme information de surface. Ils avaient donc accès à une densité de

surface "exacte", ce qui n'était pas le cas dans notre étude, les champs 2-D de SST étant issus des observations satellitaires Windsat advectées par les vitesses AVISO. De plus, la valeur de N utilisée a été testée apparaît optimale en terme de corrélation. L'ensemble de ces résultats confirme donc l'applicabilité de notre approche et de ce type de méthode en général dans le cadre de données réelles mesurées in situ.

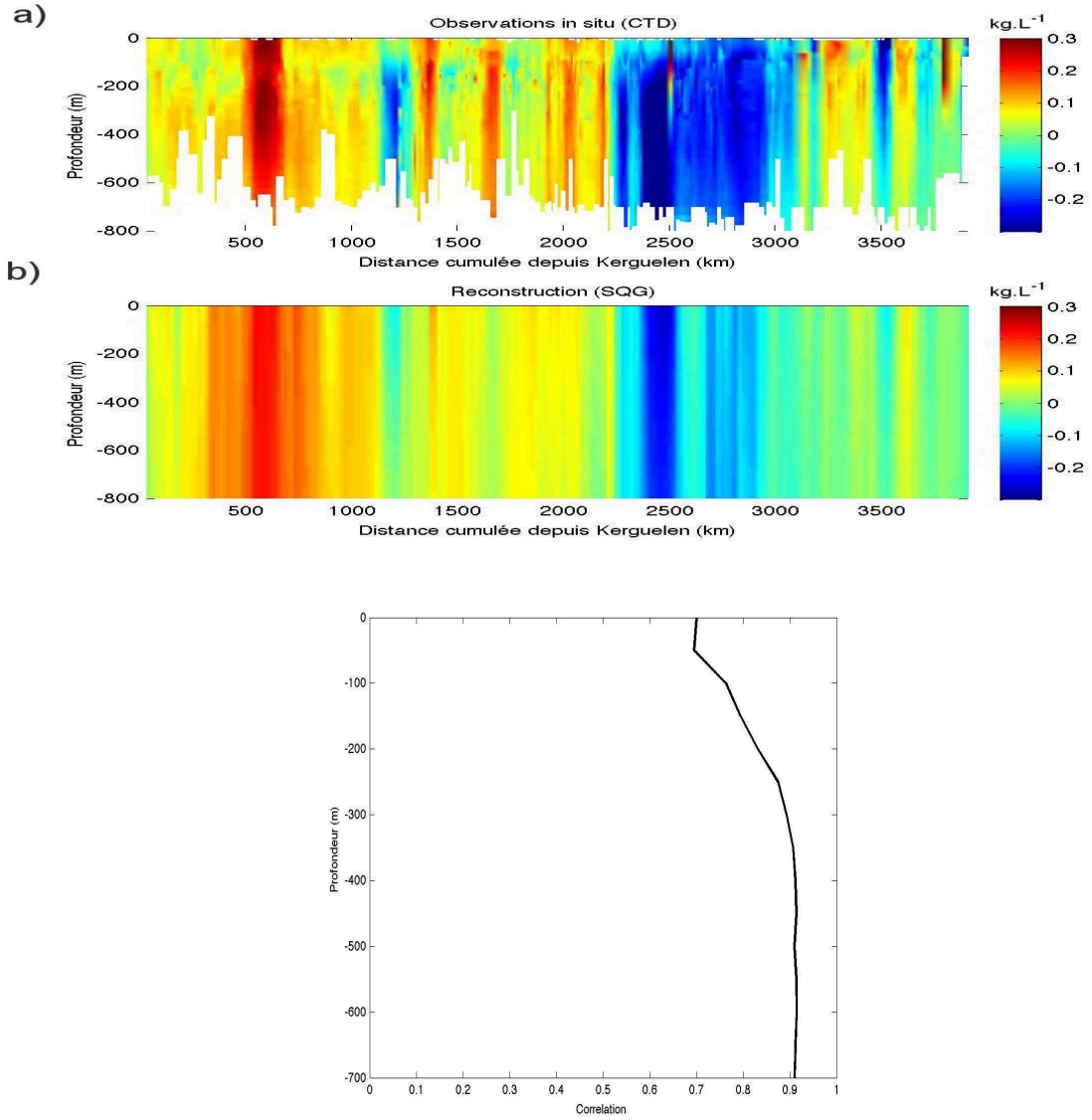


FIGURE *IV .1 – Comparaison entre les anomalies de densité observées le long de la trajectoire d'une femelle éléphant de mer équipée de CTD et celles reconstruites par SQG à partir de données de surface. La figure a illustre les sections observées et reconstruites d'anomalies de densité et la b le profil de corrélation obtenus à partir de ces deux sections.*

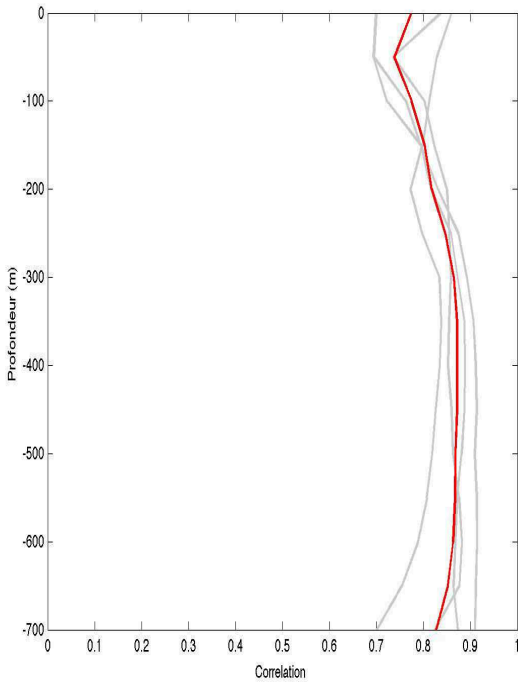


FIGURE *IV .2 – Profils individuels (en gris) et moyens (en rouge) de corrélation d'anomalie de densité entre les observations issues du capteur CTD et les reconstructions SQG.*

## 3.2 Calcul et calibration de $\psi$ en surface

Une fois les paramètres de la méthode SQG calculés et calibrés, grâce à la densité in situ mesurée par les femelles SES, nous avons pu estimer en surface et en profondeur la fonction de courant et en déduire les vitesses géostrophiques associées. De telles reconstructions de la dynamique de surface à partir d'observations satellites de SST ont déjà été réalisées par Isern-Fontanet et collaborateur en 2006 (Isern-Fontanet et al. 2006a) dans l'Atlantique Nord à l'aide de la SST AMSR-E. Ici, l'idée est de reconstruire la fonction de courant dans notre zone d'intérêt (Océan Austral) à partir de la SST issue de Windsat advectée grâce à Aviso afin d'atteindre une meilleure résolution. Les vitesses géostrophiques de surface ainsi obtenues ont été comparées à celles estimées à partir des observations moyenne échelle de hauteur de l'eau fournies par Aviso en suivant la démarche de Isern-Fontanet et al. 2006a.

Pour calculer la fonction de courant de surface à partir de la SST on utilise d'abord la relation linéaire entre SST et $\rho_s$ (équation (IV .8)) puis l'équation (IV .4).

Pour comparaison, nous avons calculé la fonction de courant issue des observations de hauteur d'eau (SSH,pour Sea Surface Height) fournies par Aviso. Pour cela nous avons

calculé l'anomalie de hauteur d'eau (SLA pour Sea Level Anomaly), en retirant au champ de SSH, ses moyennes zonales, méridiennes et totales.

$$SLA = SSH - \overline{SSH_{zon}} - \overline{SSH_{mer}} - \overline{SSH_{tot}}$$

Une fois l'anomalie de hauteur d'eau estimée, la fonction de courant associée peut être estimée par la relation suivante :

$$\widehat{\psi_{sat}} = \frac{g}{f} * \widehat{SLA}$$

Le spectre d'énergie cinétique estimé à partir de ces deux fonctions de courant est présenté en figure IV .3. Celui-ci permet d'observer l'évolution de l'énergie associée aux différentes échelles, depuis les grandes échelles (à gauche) vers les petites échelles (à droite). On observe clairement une similarité au niveau des pentes de ces deux courbes pour les échelles entre 100 et 400km.

Pour comparaison, les deux fonctions de courant $\psi_{sqg}$ et $\psi_{sat}$ sont filtrées dans l'espace spectral pour ne conserver que l'énergie des échelles comprises entre 100km et 400km. Ceci permet de se focaliser sur les échelles communes entre ces deux types de données, sachant que cette bande spectrale est celle où le signal Aviso est le plus pertinent. Aux échelles supérieures à 400km, le spectre de l'énergie cinétique estimée à partir de la SST advectée contient plus d'énergie que celui estimé à partir de l'altimétrie. Cette différence est très certainement due au flux de chaleur grande échelle dans la zone qui détermine la distribution de la SST observée par Windsat. Aux échelles plus fines cette différence est très probablement due aux filtres pass-bas appliqués aux observations altimétrique pendant leur acquisition (Isern-Fontanet et al. 2006a) ainsi qu'à une meilleure résolution obtenue grâce à l'advection.

Un exemple de champ de fonction de courant est présenté en figure IV .4. Les champs estimés pour le 21 novembre 2012 à partir de la SST et de la SLA sont présentés séparément (a,b) puis de façon superposés (c). La comparaison visuelle de ces champs de fonction de courant (Figure IV .4) montre une bonne cohérence (relation de phase et amplitude) entre les deux estimations. Afin de quantifier cette cohérence, les vitesses géostrophiques zonales ($U_{geo}$) et méridiennes ($V_{geo}$) de surface ont été calculées à partir de la fonction de courant (filtrée).

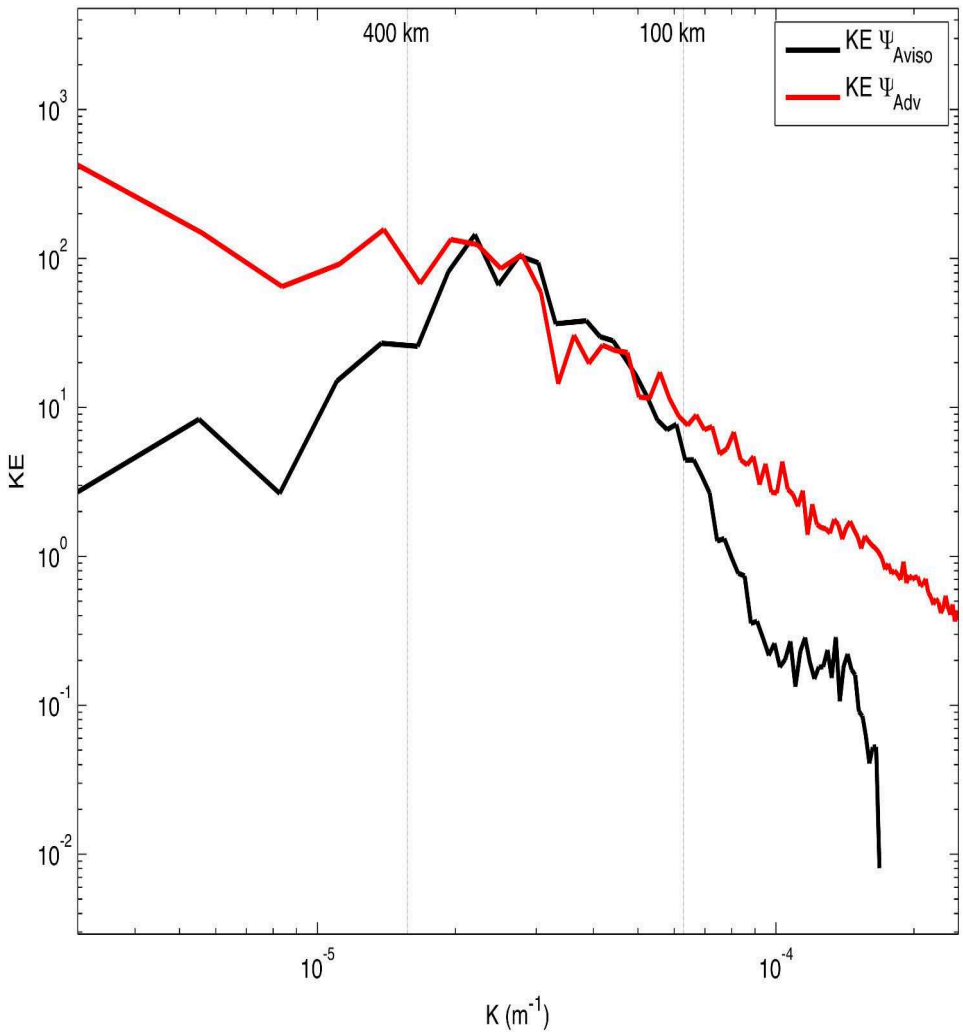


FIGURE *IV .3 – Spectre d'énergie cinétique (KE) des observations de SSH (en noir) et de SST advectée (en rouge).*

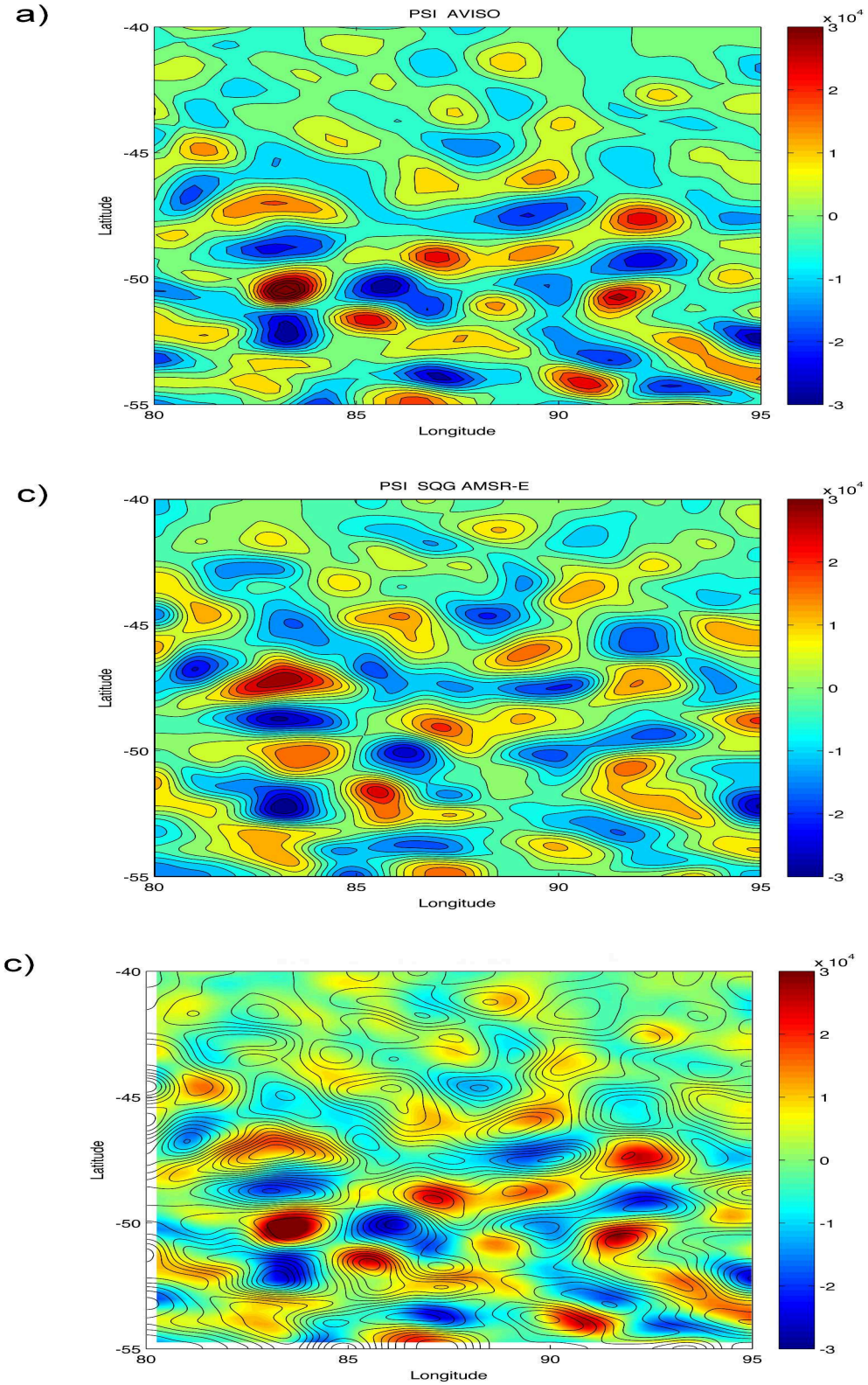


FIGURE *IV .4 – Fonction de courant (en $m^2.s^{-1}$) estimée pour le 21 novembre 2012 à partir des observations de SSH (a,Aviso) et des observations de SST advectées (b,SQG). Le bon phasage entre ces deux estimations est attesté par la superposition illustrée en c avec en couleur $\psi_{sat}$ et en contour noir $\psi_{SQG}$.*

$$U_{geo} = -\frac{\partial \psi}{\partial y}$$

$$V_{geo} = \frac{\partial \psi}{\partial x}$$

La corrélation et le rapport des variances des vitesses résiduelles et des vitesses issues de l'altimétrie ($v = var(U_{sqg} - U_{altimetrie})/var(U_{altimetrie})$ ont ici été utilisés pour quantifier la comparaison entre les vitesses géostrophiques estimées à partir de la SST advectée et celles estimées à partir de la SLA.

Ces comparaisons ont été faites pour le 21 novembre 2012 (cas présenté en figure IV .4) et pour 17 dates entre le 5 septembre et le 26 décembre 2012. Ces dates correspondent à des cartes de SSH Aviso, données fournies de façon hebdomadaire. De plus, des zones de fort gradient 2-D, définies par $\zeta > 2$ avec $\zeta = (\bigtriangledown SST - \overline{\bigtriangledown SST})/\sigma_{\bigtriangledown SST}$, ont été identifiées. Les corrélations et rapports des variances ont aussi été estimés dans ces zones de fort gradient de SST. Les résultats de ces comparaisons sont présentés dans le tableau IV .1 et montrent une bonne corrélation pour une date (21-Nov-2012), pour les zones de fort gradient de cette date et pour les zones de fort gradient de la série temporelle complète. Ces corrélations sont comprise entre 0.65 et 0.75 pour les vitesses zonales et méridiennes. Ces bonnes corrélations s'illustrent par une répartition quasi-linéaire des points sur le scatter-plot présenté en figure IV .5. L'ordre de grandeur de ces corrélations est très similaire à celui obtenus par Isern-Fontanet et collaborateur en 2006 (Isern-Fontanet et al. 2006a).

*Tableau IV .1 – corrélation (R) et variance résiduelle (v) entre les vitesses altimétriques et les vitesses estimées par le SQG. Les résultats sont présentés pour la carte complète (deux premières colonnes) et pour les zones de fort gradient (4 dernières). Deux situations sont présentées pour les zones de fort gradient : une date seule (le 21 novembre 2012) et la moyenne estimée sur la période complète (17 dates entre le 05 septembre et le 26 décembre 2012) (résultats entre <>). (Méthodologie Isern-Fontanet et al. 2006a).*

| | Carte complète | | Zones de fort gradient | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | R | $v$ | R | $v$ | <R> | $< v >$ |
| Vitesses Zonales | 0.74 | 0.52 | 0.69 | 0.58 | 0.65 | 0.67 |
| Vitesses Méridiennes | 0.70 | 0.61 | 0.75 | 0.46 | 0.66 | 0.63 |

Les comparaisons en termes de variance montrent des différences légèrement plus im-

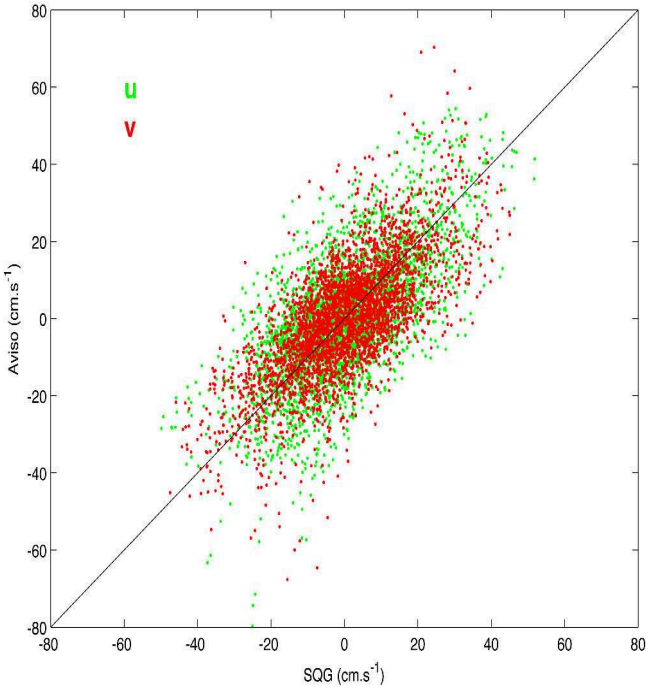


FIGURE *IV .5 – Scatterplot des vitesses géostrophiques, zonales (u, en vert) et méridiennes (v, en rouge), calculées à partir de la fonction de courant estimée par altimétrie (ordonnée) et par SQG (abscisse). La droite Y=X (en noir) est tracée pour référence.*

portantes que celles observées par Isern-Fontanet et collaborateurs en 2006, surtout au niveau des zones de fort gradient. Ces différences peuvent provenir de l'advection lagrangienne qui amplifie localement les gradients de SST. Cette amplification peut parfois être légèrement déphasée par rapport aux observations altimétriques provoquant une baisse locale de la corrélation et une augmentation de la variance résiduelle.

Ces comparaison statistiques montrent une bonne cohérence entre la fonction de courant reconstruite à partir de la SST advectée via les équations SQG et celle estimée à partir de la SLA. Ceci d'une part confirme l'utilisation de la SST pour reconstruire la dynamique de surface à mésoéchelle comme Isern-Fontanet et al. 2006a l'ont mis en évidence et d'autre part montre une application dans l'Océan Austral. Il n'existe cependant actuellement aucun moyen de valider la partie petite échelle de ces reconstructions dans cette zone.

## 3.3 Reconstruction de la dynamique verticale à proximité des trajectoires des femelles éléphants de mer

En utilisant la fonction de courant de surface calculée précédemment on a pu en déduire $\psi$ (Equation (IV .3)) et ainsi estimer pour chaque profondeur z un champ 2-D de vitesses verticales ($w$) (Equation (IV .6)). Nous ne présentons ici qu'un seul exemple afin d'illustrer la reconstruction des vitesses verticales par cette méthode à proximité d'une portion de trajectoire de femelle SES. En effet, aucune validation de ces vitesses n'est cependant possible dans notre zone d'étude. Cet exemple est présenté en figure IV .6 et il correspond à une période ou une femelle SES traverse un front mésoéchelle marqué.

La Figure IV .6 présente : en a) la température mesurée par le capteur TDR le long de la trajectoire de la femelle SES (contexte vertical), en b) la SST reconstruite par la méthode d'advection lagrangienne pour le 10 novembre 2012 (contexte 2-D de surface), et en c) la section de vitesses verticales reconstruites (contexte dynamique autour du front traversé par la femelle SES. La position horizontale de cette section par rapport aux champs 2-D de SST est représenté en figure IV .6 a) par la ligne pointillée noire. La trajectoire de la femelle éléphant de mer, quant à elle, est représentée en ligne blanche continue.

Cette reconstruction montre une vue pseudo-3-D d'un front mésoéchelle. On observe en effet au niveau de la section de vitesse verticale au niveau du front (Figure IV .6 c) ) une alternance de structures de vitesse verticale positives et négatives dont l'intensité est de l'ordre de 1m.jour$^{-}$1.

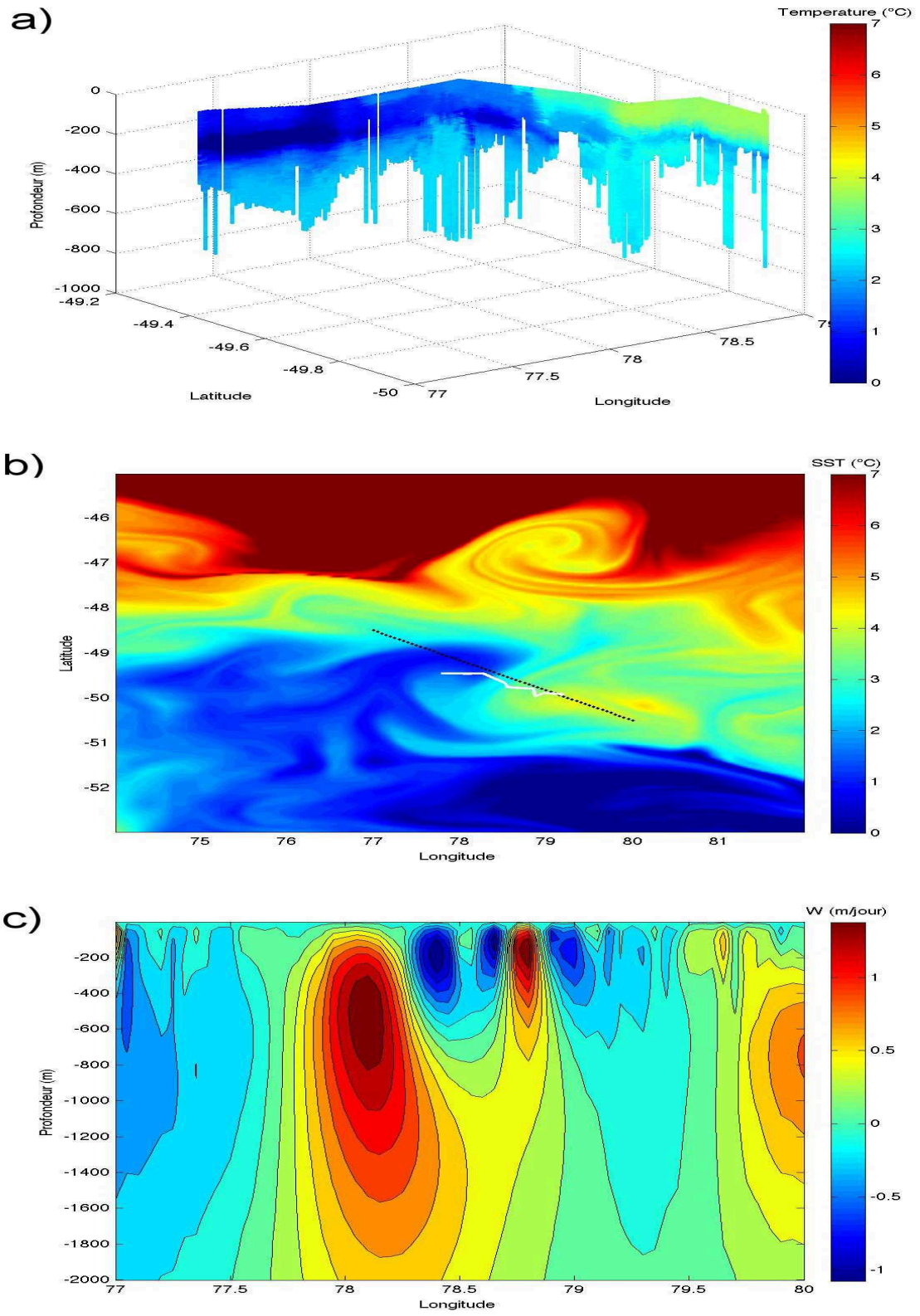


FIGURE *IV .6 – Exemple de reconstruction SQG des vitesses verticales pour le 10 novembre 2012. La figure a présente la vue 3-D de la température in situ mesurée par le capteur TDR déployé sur la femelle éléphant de mer, la b la SST reconstruite par advection lagrangienne et la c la section de w extraite le long de la ligne pointillée présentée en b.*

# 4 Conclusions

Au vu de la résolution et de la précision, en terme de localisation, des données 2-D de surface, il est pour l'instant impossible d'utiliser les reconstructions de $w$ illustrées ci-dessus pour étudier la dynamique à sous-mésoéchelles. Cependant, cette étude montre que l'utilisation de la méthode SQG pour caractériser le comportement des femelles éléphant de mer en zone de front est prometteuse.

En effet, la reconstruction des profils de densité a montré de très bons résultats. Une très bonne corrélation ($\sim$0.8) entre reconstructions SQG et observations in situ a été observée sur les quatre individus de cet étude. Ceci montre la pertinence des équations SQG dans l'étude de la dynamique des couches de surface, jusqu'à 500-700m et l'utilisation des données issues des SES pour la calibration de cette méthode.

Néanmoins, l'ordre de grandeur des vitesses verticales estimées dans cette étude ($\sim$1m.j$^{-1}$) est très inférieur à celui estimé, via simulation numérique à très haute résolution, par Klein et Lapeyre (2009) ($\pm$40m.j$^{-1}$), par Rosso et al. (2014) ($\pm$100m.j$^{-1}$) ou, via mesure in situ fine échelle, par Legal et al. (2007) ou Eriksen et al. (1991) ($\pm$100m.j$^{-1}$). Il est plutôt de l'ordre de grandeur de celui estimé dans l'étude de Lapeyre et Klein (2006a) ($\pm$5m.j$^{-1}$) dans laquelle seules les échelles spatiales comprises entre 30 et 150km étaient considérées. Cette résolution est de l'ordre de la résolution des données de surface que nous avons utilisé. A l'inverse, la résolution des données utilisées dans les autres études est de l'ordre de 5km.

Notre étude confirme donc la pertinence de la méthode SQG dans la reconstruction de la dynamique de surface et de sub-surface dans notre zone d'étude. Elle met aussi en avant la nécessité d'utiliser des champs de surface de plus fine échelles afin d'obtenir des reconstructions de dynamique verticales les plus réalistes possibles. Les perspectives de ces résultats seront développées dans le chapitre de conclusion.

# Chapitre V

# Conclusion

## 1 Synthèse des principaux résultats

Dans cette étude le comportement alimentaire d'un prédateur supérieur au sein de son environnement dynamique a été étudié à fine échelle. Une des originalités de mon travail de thèse est d'avoir utilisé des observations in situ à très haute résolution pour étudier à la fois le comportement et l'environnement. La majeure partie des données utilisées dans cette thèse proviennent, en effet, des capteurs déployés sur les femelles éléphants de mer. Les résultats obtenus ont confirmé, pour la première fois à ces échelles, l'influence de la dynamique océanique sur le contrôle de l'activité d'alimentation des femelles éléphants de mer.

Jusqu'à présent ce genre d'étude s'était focalisé sur la comparaison des trajectoires horizontales des éléphants de mer avec des indices de la dynamique fine échelle tels que les exposants de lyapunov. Les bons résultats obtenus avec ces méthodes (Cotté et al. 2015, d'Ovidio et al. 2013) sont cohérents avec ceux obtenus pour d'autres prédateurs supérieurs (Cotté et al. 2007, Nel et al. 2001, Tew-Kai et al. 2009, De Monte et al. 2012) et suggèrent que les mouvements horizontaux de ces animaux sont capturés par la mésoéchelle (ce qui est consitstant avec les spectres de vitesse qui sont en $k^{-2}$, ou $k^{-3}$). Dans cette étude, nous nous sommes intéressés aux régions où les femelles éléphants de mer s'alimentent, avec l'hypothèse que les fronts de sous-mésoéchelle, où les vitesses verticales sont importantes, sont des zones particulièrement favorables. Au vu des échelles spatiales caractéristiques de ces structures, nous avions besoin d'un jeu de données à très fine échelle. C'est pourquoi nous avons utilisé l'exceptionnel jeu de données in situ à haute résolution fourni par les capteurs déployés sur les éléphants de mer.

La première étape de mon travail de thèse a été de développer un critère de détection des structures de sous-mésoéchelle le long des trajectoires des femelles SES. En utilisant la signature en surface de ces structures et les observations in situ à haute résolution issues des SES, nous avons pu diviser les trajectoires en deux types de zones : les zones de front à sous-mésoéchelles et les zones de non front.

Le comportement alimentaire des SES à été étudié en utilisant les mesures d'événements de tentative de capture de proie (PCA) par accélérométrie. Deux indices distincts ont été calculés à partir de ces données afin de mesurer le nombre et la profondeur moyenne des PCA pour chacune des plongées. Ces deux indices ont montré une cyclicité journalière, déjà documentée par Guinet et al. (2014), qui a été filtrée en estimant une anomalie de ces deux variables. Le calcul de ces anomalies a permis de se focaliser sur les variations locales de comportement en s'affranchissant des variations nycthémérales.

En comparant le comportement alimentaire des SES au sein des deux types de zones nous avons pu mettre en évidence une augmentation significative du nombre d'événements de tentative de capture et une diminution de leur profondeur moyenne à proximité immédiate (<5km) des fronts de SST fine échelle identifiés par notre méthode. Ce changement de comportement au niveau de ces structures fine échelle montre une attitude de recherche alimentaire plus optimale en zone de front. En effet, une augmentation du nombre de PCA suggère une augmentation des apports énergétiques et une baisse de la profondeur des PCA, une diminution des coûts énergétiques liés à l'accès à la ressource. Il est toutefois important de rappeler qu'il n'est actuellement pas possible de distinguer les événements de tentative de capture de proie fructueux des événements malchanceux. Nous avons ici fait l'hypothèse que la proportion entre ces deux types d'événements est constante le long de chaque trajectoire. En d'autres termes, on considère que la proportion de tentatives de capture fructueux par rapport à celles malchanceuses est la même au sein des différentes régions visitées par les SES.

Des résultats encore plus contrastés, entre zone de Font et zone Non front, ont été observés au niveau des fronts d'atténuation de la lumière et de de température. Plusieurs hypothèses peuvent expliquer de tels changements de comportement en zone de front. D'une part, on peut penser que dans les zones de front les concentrations en proies des SES, les myctophidés, sont plus importantes. En effet, on peut s'attendre à ce que la forte production primaire dans ces zones frontales attire des consommateurs primaires et secondaires à partir desquels les myctophidés s'alimentent. D'autre part, il est possible

que les myctophidés présentent dans les zones de front soient plus détectables ou plus accessibles en étant plus proche de la surface. Il s'agit ici d'un effet plus mécanique de la production primaire sur le comportement des proies des SES. En atténuant la lumière en profondeur, de fortes concentrations en phytoplancton impactent la profondeur moyenne des myctophidés (Catul et al. 2011) et donc des SES (Jaud et al. 2012). Les mécanismes par lesquels les fronts fine échelle impactent le comportement alimentaire des SES sont encore peu compris mais il est clair qu'ils exercent une influence positive sur ces prédateurs supérieurs.

Les données de très haute résolution (SES) ont par ailleurs été utilisées pour tester une méthode de diagnostique des vitesses verticales. Cette méthode utilise les données satellitaires (SST, SSH) et une climatologie de profils verticaux de densité pour diagnostiquer non seulement les vitesses verticales ($w$) mais aussi les mouvements horizontaux et le champ de densité 3-D dans les 500 premiers mètres. La comparaison du diagnostique de densité et du champ haute résolution des SES est très concluante mais les vitesses verticales reconstruites sont d'un ordre de grandeur inférieures à celles observées dans les modèles hautes résolutions. Une explication possible de ce résultat est que les données satellitaires utilisées n'ont pas la résolution suffisante pour reconstruire le bon ordre de grandeur de $w$. En effet, ces reconstructions utilisent le gradient 2-D de densité en surface pour reconstruire $w$ or la résolution des données 2-D utilisées ici ne permet de reconstruire que des gradients deux à trois fois inférieurs à ceux observés in-situ dans les données haute résolution issues des SES. De plus, il est actuellement très difficile, voir impossible, logistiquement d'échantillonner et de mesurer l'ordre de grandeur réel des vitesses verticales dans les fronts sous-mésoéchelles.

# 2 Perspectives

Deux grandes perspectives physiques à ce travail peuvent être mentionnées. La première est le déploiement de nouveaux capteurs de type TDR mesurant la salinité à haute fréquence (2Hz et 0.03PSU), en plus de la température, luminosité et pression classiquement mesurés. Cinq de ces nouveaux capteurs ont été déployés au printemps austral 2014 (Octobre) sur des femelles SES de la colonie de Kerguelen. Un exemple de comparaison entre la résolution de ces nouvelles données et celle des données CTD, seules données de

densité disponibles jusqu'à maintenant, est présenté en figure V .1. Le champ de densité à très haute résolution résultants des mesures de ce nouveau capteur devrait permettre d'estimer (par l'équation oméga) l'ordre de grandeur et la distribution dans l'espace physique des $w$ (Legal et al. 2007, Hoskins et al. 1978). Cette estimation directe de $w$ devrait permettre ultérieurement d'améliorer le réalisme des méthodes de diagnostique mentionnées précédemment et d'en inférer le type de résolution des données satellites nécessaire pour ces reconstructions. En particulier dans le cadre des futures missions altimétriques.

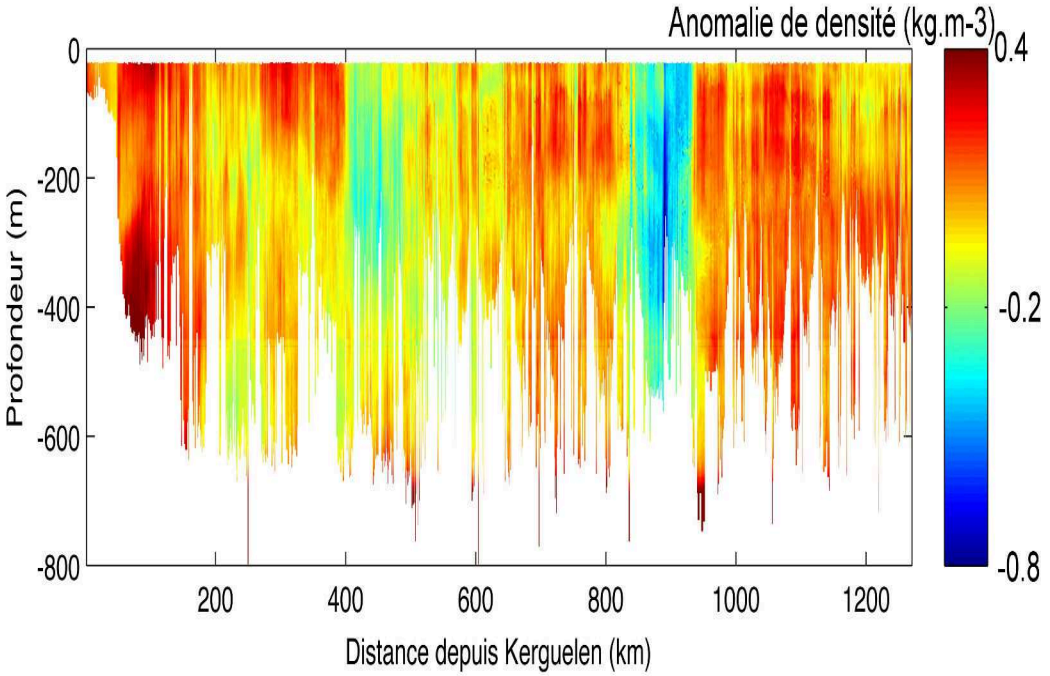


FIGURE *V .1 – Illustration d'une section d'anomalie de densité mesuré à partir du nouveau capteur de température-salinité TDR haute fréquence (2Hz). La section présentée ici représente l'évolution de l'anomalie de densité (en kg.m$^{-3}$ estimée comme dans le Chapitre IV (retrait d'un profil moyen de densité estimé sur la totalité de la trajectoire). On peut clairement observer deux structures mésoéchelles (∼200km et 850km) et de très nombreuses structures sous-mésoéchelles tout autour.*

La seconde grande perspective physique à ce travail est le futur lancement du satellite SWOT (Surface Water and Ocean Topography, lancement en 2020). Ce satellite est un radar interféromètrique à large fauchée (120km). Il permettra d'accéder au champ spatialisé des niveaux d'eau des océans avec une résolution de l'ordre de 1km. Il donnera accès à la circulation océanique à sous-mésoéchelle et permettra d'en caractériser le transport vertical. Ainsi, ce satellite pourra fournir des informations pouvant être utilisées notamment dans l'amélioration des méthodes d'advection lagrangienne et dans l'étude de l'influence

de la dynamique océanique sur les prédateurs supérieurs.

D'un point de vue écologique, cette étude a permis de valider et de quantifier l'importance des structures fine échelles sur le comportement alimentaire des femelles SES. Mais comme souvent, les questions soulevées par ces résultats sont nombreuses.
On peut tout d'abord se demander si les relations entre dynamique océanique et comportement alimentaire obtenues ici sont généralisables à la période post-mue pendant laquelle les femelles SES passent environ 8 mois en mer. Pour répondre à cette question il est impossible d'utiliser le même jeu de donnée. En effet les mesures d'accélérométries ne sont disponibles que pour la période post-reproduction. La forte consommation en énergie de ces capteurs ne permettant pas pour le moment de les déployer sur de plus longues périodes que 3-4 mois. Ce problème n'est par contre pas rencontré pour les mesures de température et de lumière servant à distinguer les zones de front et de non front. Il est donc possible d'utiliser des indexes de comportement alimentaires (ARS, FPS) et de les comparer en zones de front par rapport aux zones non front. Il serait aussi intéressant d'intégrer les résultats de notre étude dans un modèle individu centré de type SeaPodym (Lehodey 2004, Lehodey et al. 2008) afin d'étudier leurs implications à l'échelle de la population. Ce modèle permet d'estimer la structuration de l'écosystème pélagique en incluant la dynamique océanique à grande et moyenne échelle. De plus, notre étude a permis de confirmer l'influence positive de la dynamique sous-mésoéchelle sur le comportement alimentaire des femelles SES mais les mécanismes à l'origine de cette influence sont encore très peu compris. Les niveaux trophiques intermédiaires qui constituent les principales proies des prédateurs supérieurs, sont par exemple encore très peu connus dans l'Océan Austral (Murphy et al. 2012). Mais l'utilisation des méthodes d'acoustique active, permettant d'observer la distribution des niveaux trophiques intermédiaires dans la colonne d'eau, vont permettre dans les années à venir de considérablement compléter notre vision des écosystèmes pélagiques de l'océan austral.

# Bibliographie

E. Aurell, G. Boffetta, A. Crisanti, G. Paladin, et A. Vulpiani (1997). Predictability in the large: an extension of the concept of Lyapunov exponent. *Journal of Physics A: Mathematical and General*, 30 (1): 1.

F. Bailleul, M. Authier, S. Ducatez, F. Roquet, J.-B. Charrassin, Y. Cherel, et C. Guinet (2010a). Looking at the unseen: combining animal bio-logging and stable isotopes to reveal a shift in the ecological niche of a deep diving predator. *Ecography*, 33 (4): 709–719.

F. Bailleul, J.-B. Charrassin, P. Monestiez, F. Roquet, M. Biuw, et C. Guinet (2007). Successful foraging zones of southern elephant seals from the Kerguelen Islands in relation to oceanographic conditions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362 (1487): 2169–2181.

F. Bailleul, C. Cotté, et C. Guinet (2010b). Mesoscale eddies as foraging area of a deep-diving predator, the southern elephant seal. *Marine Ecology Progress Series*, 408: 251–264.

M. Biuw, L. Boehme, C. Guinet, M. Hindell, D. Costa, J.-B. Charrassin, F. Roquet, F. Bailleul, M. Meredith, S. Thorpe, Y. Tremblay, B. McDonald, Y.-H. Park, S. R. Rintoul, N. Bindoff, M. Goebel, D. Crocker, P. Lovell, J. Nicholson, F. Monks, et M. A. Fedak (2007). Variations in behavior and condition of a Southern Ocean top predator in relation to in situ oceanographic conditions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104 (34): 13705–13710.

B. A. Block, I. D. Jonsen, S. J. Jorgensen, A. J. Winship, S. A. Shaffer, S. J. Bograd, E. L. Hazen, D. G. Foley, G. A. Breed, A.-L. Harrison, J. E. Ganong, A. Swithenbank, M. Castleton, H. Dewar, B. R. Mate, G. L. Shillinger, K. M. Schaefer, S. R. Benson, M. J. Weise, et R. W. H. D. P. Costa (2011). Tracking apex marine predator movements in a dynamic ocean. *Nature*, 475 (7354): 86–90.

W. Blumen (1978). Uniform Potential Vorticity Flow: Part II. A model of wave interacions. *Journal of the Atmospheric Sciences*, 35 (5): 784–789.

I. Boyd, S. Wanless, et C. J. Camphuysen (2006). *Top predators in marine ecosystems: their role in monitoring and management*, p. 347–360. Cambridge University Press.

C. Campagna, A. R. Piola, M. R. Marin, M. Lewis, et T. Fernández (2006). Southern elephant seal trajectories, fronts and eddies in the Brazil/Malvinas Confluence. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 53 (12): 1907–1924.

X. Capet, J. C. McWilliams, M. J. Molemaker, et A. F. Shchepetkin (2008). Mesoscale to submesoscale transition in the California Current System. Part I: Flow structure, eddy flux, and observational tests. *Journal of Physical Oceanography*, 38 (1): 29–43.

V. Catul, M. Gauns, et P. Karuppasamy (2011). A review on mesopelagic fishes belonging to family Myctophidae. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 21: 339–354.

J.-B. Charrassin, M. Hindell, S. R. Rintoul, F. Roquet, S. Sokolov, M. Biuw, D. Costa, L. Boehme, P. Lovell, R. Coleman, R. Timmermann, A. Meijers, M. Meredith, Y.-H. Park, F. Bailleul, M. Goebel, Y. Tremblay, C.-A. Bost, C. R. McMahon, I. C. Field, M. A. Fedak, et C. Guinet (2008). Southern Ocean frontal structure and sea-ice formation rates revealed by elephant seals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105 (33): 11634–11639.

D. B. Chelton, M. G. Schlax, R. M. Samelson, et R. A. de Szoeke (2007). Global observations of large oceanic eddies. *Geophysical Research Letters*, 34 (15).

Y. Cherel, S. Ducatez, C. Fontaine, P. Richard, et C. Guinet (2008). Stable isotopes reveal the trophic position and mesopelagic fish diet of female southern elephant seals breeding on the Kerguelen Islands. *Marine Ecology Progress Series*, 370: 239–247.

S. W. Chisholm (2000). Oceanography: stirring times in the Southern Ocean. *Nature*, 407 (6805): 685–687.

A. Clarke et C. M. Harris (2003). Polar marine ecosystems: major threats and future change. *Environmental Conservation*, 30 (1): 1–25.

C. Cotté, F. d'Ovidio, A. Chaigneau, M. Lévy, I. Taupier-Letage, B. Mate, et C. Guinet (2011). Scale-dependent interactions of Mediterranean whales with marine dynamics. *Limnology and Oceanography*, 56 (1): 219–232.

C. Cotté, F. d'Ovidio, A.-C. Dragon, C. Guinet, et M. Lévy (2015). Flexible preference of southern elephant seals for distinct mesoscale features within the Antarctic Circumpolar Current. *Progress in Oceanography*, 131: 46–58.

C. Cotté, Y.-H. Park, C. Guinet, et C.-A. Bost (2007). Movements of foraging king penguins through marine mesoscale eddies. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 274 (1624): 2385–2391.

S. De Monte, C. Cotté, F. d'Ovidio, M. Lévy, M. Le Corre, et H. Weimerskirch (2012). Frigatebird behaviour at the ocean–atmosphere interface: integrating animal behaviour with multi-satellite data. *Journal of The Royal Society Interface*, 9 (77): 3351–3358.

R. B. de Souza, M. M. Mata, C. A. E. Garcia, M. Kampel, E. N. Oliveira, et J. A. Lorenzzetti (2006). Multi-sensor satellite and in situ measurements of a warm core ocean eddy south of the Brazil–Malvinas Confluence region. *Remote Sensing of Environment*, 100 (1): 52–66.

F. d'Ovidio, S. De Monte, S. Alvain, Y. Dandonneau, et M. Lévy (2010). Fluid dynamical niches of phytoplankton types. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107 (43): 18366–18370.

F. d'Ovidio, V. Fernández, E. Hernández-García, et C. López (2004). Mixing structures in the Mediterranean Sea from finite-size Lyapunov exponents. *Geophysical Research Letters*, 31 (17).

A.-C. Dragon, S. Marchand, M. Authier, C. Cotté, S. Blain, et C. Guinet (2011). Insights into the spatio-temporal productivity distribution in the Indian Sector of the Southern Ocean provided by satellite observations. *The Kerguelen Plateau: marine ecosystem and fisheries*, p. 57–67.

A.-C. Dragon, P. Monestiez, A. Bar-Hen, et C. Guinet (2010). Linking foraging behaviour to physical oceanographic structures: Southern elephant seals and mesoscale eddies east of Kerguelen Islands. *Progress in Oceanography*, 87 (1): 61–71.

C. M. Duarte et J. Cebrian (1996). The fate of marine autotrophic production. *Limnology and Oceanography*, 41 (8): 1758–1766.

N. Ducet, P. Y. Le Traon, et G. Reverdin (2000). Global high-resolution mapping of

ocean circulation from TOPEX/Poseidon and ERS-1 and -2. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 105 (C8): 19477–19498.

F. d'Ovidio, S. De Monte, A. Della Penna, C. Cotté, et C. Guinet (2013). Ecological implications of eddy retention in the open ocean: a Lagrangian approach. *Journal of Physics A: Mathematical and Theoretical*, 46 (25): 254023.

C. C. Eriksen, R. A. Weller, D. L. Rudnick, R. Pollard, et L. A. Regier (1991). Ocean frontal variability in the frontal air-sea interaction experiment. *Journal of Geophysical Research: Oceans (1978–2012)*, 96 (C5): 8569–8591.

J. A. Estes et D. O. Duggins (1995). Sea otters and kelp forests in Alaska: generality and variation in a community ecological paradigm. *Ecological Monographs*, 65 (1): 75–100.

P. G. Falkowski (2002). The ocean's invisible forest - Marine phytoplankton play a critical role in regulating the earth's climate. Could they also be used to combat global warming ? *Scientific American*, 287 (2): 54–61.

P. G. Falkowski et J. A. Raven (2013). *Aquatic photosynthesis*. Princeton University Press.

R. Ferrari (2011). A frontal challenge for climate models. *Science*, 332 (6027): 316–317.

R. Ferrari et C. Wunsch (2010). The distribution of eddy kinetic and potential energies in the global ocean. *Tellus A*, 62 (2): 92–108.

I. Field, M. Hindell, D. Slip, et K. Michael (2001). Foraging strategies of southern elephant seals (*Mirounga leonina*) in relation to frontal zones and water masses. *Antarctic Science*, 13 (04): 371–379.

M. Frederiksen, M. Edwards, A. J. Richardson, N. C. Halliday, et S. Wanless (2006). From plankton to top predators: bottom-up control of a marine food web across four trophic levels. *Journal of Animal Ecology*, 75 (6): 1259–1268.

D. G., M. R., R. M., et F. S. (2014). Lateral stirring of large-scale tracer field by altimetry. *Ocean Dynamics*, 64: 61–78.

S. Gallon, F. Bailleul, J.-B. Charrassin, C. Guinet, C.-A. Bost, Y. Handrich, et M. Hindell (2013). Identifying foraging events in deep diving southern elephant seals, *Mirounga*

*leonina*, using acceleration data loggers. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 88: 14–22.

C. J. R. Garrett et J. W. Loder (1981). Dynamical aspects of shallow sea fronts. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 302 (1472): 563–581.

O. R. Godø, A. Samuelsen, G. J. Macaulay, R. Patel, S. S. Hjøllo, J. Horne, S. Kaartvedt, et J. A. Johannessen (2012). Mesoscale eddies are oases for higher trophic marine life. *PLoS ONE*, 7 (1).

A. L. Gordon, E. Molinelli, et T. Baker (1978). Large-scale relative dynamic topography of the Southern Ocean. *Journal of Geophysical Research: Oceans (1978–2012)*, 83 (C6): 3023–3032.

H. Gordon (1989). Can the Lambert-Beer law be applied to the diffuse attenuation coefficient of ocean water. *Limnology and Oceanography*, 34 (8): 1389–1409.

K. Green et H. R. Burton (1993). Comparison of the stomach contents of southern elephant seals, *Mirounga leonina*, at Macquarie and Heard Islands. *Marine Mammal Science*, 9 (1): 10–22.

C. Guinet, J. Vacquie-Garcia, B. Picard, G. Bessigneul, Y. Lebras, A.-C. Dragon, M. Viviant, J. P. Arnould, et F. Bailleul (2014). Southern elephant seal foraging success in relation to temperature and light conditions: insight into prey distribution. *Marine Ecology Progress Series*, 499: 285–301.

J. Gula, M. J. Molemaker, et J. C. McWilliams (2014). Submesoscale cold filaments in the Gulf Stream. *Journal of Physical Oceanography*, 44 (10): 2617–2643.

A. Günther (1887). Report on the deep-sea fishes collected by HMS Challenger during the years 1873-76.

G. J. Hakim, C. Snyder, et D. J. Muraki (2002). A new surface model for cyclone-anticyclone asymmetry. *Journal of the atmospheric sciences*, 59 (16): 2405–2420.

M. R. Heithaus, A. Frid, A. J. W., et B. Worm (2008). Predicting ecological consequences of marine top predator declines. *Trends in Ecology & Evolution*, 23 (4): 202–210.

I. M. Held, R. T. Pierrehumbert, S. T. Garner, et K. L. Swanson (1995). Surface quasi-geostrophic dynamics. *Journal of Fluid Mechanics*, 282: 1–20.

M. A. Hindell, H. R. Burton, et D. J. Slip (1991a). Foraging areas of southern elephant seals, *Mirounga leonina*, as inferred from water temperature data. *Marine and Freshwater Research*, 42 (2): 115–128.

M. A. Hindell, D. Slip, et H. Burton (1991b). The diving behavior of adult male and female southern elephant seals, *Mirounga leonina* (Pinnipedia, Phocidae). *Australian Journal of Zoology*, 39 (5): 595–619.

S. Honjo, S. J. Manganini, R. A. Krishfield, et R. Francois (2008). Particulate organic carbon fluxes to the ocean interior and factors controlling the biological pump: A synthesis of global sediment trap programs since 1983. *Progress in Oceanography*, 76 (3): 217–285.

B. J. Hoskins, I. Draghici, et H. C. Davies (1978). A new look at the Omega-equation. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 104 (439): 31–38.

P. A. Hulley et G. Duhamel (2011). *Aspects of lanternfish distribution in the Kerguelen Plateau region*. Societe Francaise d'Ichtyologie.

J. Isern-Fontanet, B. Chapron, G. Lapeyre, et P. Klein (2006a). Potential use of microwave sea surface temperatures for the estimation of ocean currents. *Geophysical Research Letters*, 33 (24): n/a–n/a.

J. Isern-Fontanet, E. Garcia-Ladona, et J. Font (2006b). Vortices of the Mediterranean Sea: An altimetric perspective. *Journal of physical oceanography*, 36 (1): 87–103.

J. Isern-Fontanet, G. Lapeyre, P. Klein, B. Chapron, et M. W. Hecht (2008). Three-dimensional reconstruction of oceanic mesoscale currents from surface information. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 113 (C9).

O. Isoguchi et H. Kawamura (2006). Seasonal to interannual variations of the western boundary current of the subarctic North Pacific by a combination of the altimeter and tide gauge sea levels. *Journal of Geophysical Research: Oceans (1978–2012)*, 111 (C4).

T. Jaud, A.-C. Dragon, J. Vacquie-Garcia, et C. Guinet (2012). Relationship between Chlorophyll a Concentration, Light Attenuation and Diving Depth of the Southern Elephant Seal *Mirounga leonina*. *PLoS ONE*, 7 (10): e47444.

T. A. Jefferson, S. Leatherwood, et M. Weber (1996). *Marine mammals of the world.* ETI/FAO.

J. F. Kelly (2000). Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology. *Canadian Journal of Zoology*, 78 (1): 1–27.

P. Klein, B. L. Hua, G. Lapeyre, X. Capet, S. Le Gentil, et H. Sasaki (2008). Upper ocean turbulence from high-resolution 3D simulations. *Journal of Physical Oceanography*, 38 (8): 1748–1763.

P. Klein et G. Lapeyre (2009). The oceanic vertical pump induced by mesoscale and submesoscale turbulence. *Annual Review of Marine Science*, 1: 351–375.

P. Klein, A.-M. Treguier, et B. L. Hua (1998). Three-dimensional stirring of thermohaline fronts. *Journal of Marine Research*, 56 (3): 589–612.

T.-Y. Koh et B. Legras (2002). Hyperbolic lines and the stratospheric polar vortex. *Chaos: An Interdisciplinary Journal of Nonlinear Science*, 12 (2): 382–394.

J. LaCasce et A. Mahadevan (2006). Estimating subsurface horizontal and vertical velocities from sea-surface temperature. *Journal of Marine Research*, 64 (5): 695–721.

G. Lapeyre et P. Klein (2006a). Dynamics of the upper oceanic layers in terms of Surface Quasigeostrophy Theory. *Journal of Physical Oceanography*, 36 (2): 165–176.

G. Lapeyre et P. Klein (2006b). Impact of the small-scale elongated filaments on the oceanic vertical pump. *Journal of Marine Research*, 64 (6): 835–851.

G. Lapeyre, P. Klein, et B. L. Hua (2006). Oceanic restratification forced by surface frontogenesis. *Journal of Physical Oceanography*, 36 (8): 1577–1590.

B. Le Boeuf, J. Burney, et M. R. Laws (1994). *Elephant seals: population ecology, behavior, and physiology.* Berkeley: University of California Press.

P.-Y. Le Traon et R. Morrow (2001). Ocean currents and eddies. *International Geophysics*, 69: 171.

C. Legal, P. Klein, A.-M. Treguier, et J. Paillet (2007). Diagnosis of the vertical motions in a mesoscale stirring region. *Journal of Physical Oceanography*, 37 (5).

P. Lehodey (2004). A Spatial Ecosystem And Populations Dynamics Model (SEAPODYM) for tuna and associated oceanic top-predator species: Part II–Tuna populations and fisheries. Dans *17th meeting of the Standing Committee on Tuna and Billfish, Majuro, Republic of Marshall Islands*, p. 9–18. Citeseer.

P. Lehodey, I. Senina, et R. Murtugudde (2008). A spatial ecosystem and populations dynamics model (SEAPODYM)–Modeling of tuna and tuna-like populations. *Progress in Oceanography*, 78 (4): 304–318.

M. Lévy, O. Jahn, S. Dutkiewicz, et M. J. Follows (2014). Phytoplankton diversity and community structure affected by oceanic dispersal and mesoscale turbulence. *Limnology and Oceanography: Fluids and Environments*, 4 (1): 67–84.

G. E. Likens (2010). *Plankton of inland waters.* Academic Press.

M. Lévy (2008). The modulation of biological production by oceanic mesoscale turbulence. Dans *Transport and Mixing in Geophysical Flows*, p. 219–261. Springer.

M. Lévy, R. Ferrari, P. J. S. Franks, A. P. Martin, et P. Rivière (2012). Bringing physics to life at the submesoscale. *Geophysical Research Letters*, 39 (14).

M. Lévy, P. Klein, et A.-M. Treguier. (2001). Impact of sub-mesoscale physics on production and subduction of phytoplankton in an oligotrophic regime. *Journal of Marine Research*, 59 (4): 535–565.

J. Marshall et K. Speer (2012). Closure of the meridional overturning circulation through Southern Ocean upwelling. *Nature Geoscience*, 5 (3): 171–180.

J. H. Martin (1990). Glacial-interglacial $CO_2$ change. *Paleoceanography*, 5 (1): 1–13.

G. McBean, G. Alekseev, D. Chen, E. Foerland, J. Fyfe, P. Y. Groisman, R. King, H. Melling, R. Vose, et P. H. Whitfield (2005). Chapter 2: Arctic Climate: past and present. *Arctic Climate Impact Assessment.*

B. J. McConnell, C. Chambers, et M. Fedak (1992). Foraging ecology of southern elephant seals in relation to the bathymetry and productivity of the Southern Ocean. *Antarctic Science*, 4 (4): 393–398.

R. F. McGinnis (1982). *Biogeography of lanternfishes (Myctophidae) south of 30 ° S*, tome 35. American Geophysical Union.

C. R. McMahon, I. C. Field, C. J. Bradshaw, G. C. White, et M. A. Hindell (2008). Tracking and data–logging devices attached to elephant seals do not affect individual mass gain or survival. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 360 (2): 71–77.

J. C. McWilliams, F. Colas, et M. J. Molemaker (2009). Cold filamentary intensification and oceanic surface convergence lines. *Geophysical Research Letters*, 36 (18).

W. N. Meier et M. Dai (2006). High-resolution sea-ice motions from AMSR-E imagery. *Annals of Glaciology*, 44 (1): 352–356.

W. H. Munk (1950). On the wind-driven ocean circulation. *Journal of Meteorology*, 7 (2): 80–93.

E. J. Murphy, R. D. Cavanagh, E. E. Hofmann, S. L. Hill, A. J. Constable, D. P. Costa, M. H. Pinkerton, N. M. Johnston, P. N. Trathan, J. M. Klinck, et al. (2012). Developing integrated models of Southern Ocean food webs: including ecological complexity, accounting for uncertainty and the importance of scale. *Progress in Oceanography*, 102: 74–92.

D. C. Nel, J. R. E. Lutjeharms, E. A. Pakhomov, I. J. Ansorge, P. G. Ryan, et N. T. W. Klages (2001). Exploitation of mesoscale oceanographic features by grey-headed albatross Thalassarche chrysostoma in the southern Indian Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 217: 15–26.

E. G. Njoku et S. K. Chan (2006). Vegetation and surface roughness effects on AMSR-E land observations. *Remote Sensing of environment*, 100 (2): 190–199.

M. O'Toole, M. A. Hindell, J.-B. Charrassin, et C. Guinet (2014). Foraging behaviour of southern elephant seals over the Kerguelen Plateau. *Marine Ecology Progress Series*, 502: 281–294.

C. Perruche, P. Rivière, G. Lapeyre, X. Carton, et P. Pondaven (2011). Effects of surface quasi-geostrophic turbulence on phytoplankton competition and coexistence. *Journal of Marine Research*, 69 (1): 105–135.

A. L. Ponte et P. Klein (2013). Reconstruction of the upper ocean 3D dynamics from high-resolution sea surface height. *Ocean Dynamics*, 63 (7): 777–791.

S. R. Rintoul (2010). *Antarctic circumpolar current.* Academic Press.

P. G. Rodhouse, T. R. Arnbom, M. A. Fedak, J. Yeatman, et A. W. A. Murray (1992). Cephalopod prey of the southern elephant seal, *Mirounga leonina. Canadian Journal of Zoology*, 70 (5): 1007–1015.

F. Roquet (2009). *La circulation autour du plateau de Kerguelen: de l'observation à la modélisation.* Thèse de doctorat, PhD thesis, Université Pierre et Marie Curie.

F. Roquet, Y.-H. Park, C. Guinet, F. Bailleul, et J.-B. Charrassin (2009). Observations of the Fawn Trough Current over the Kerguelen Plateau from instrumented elephant seals. *Journal of Marine Systems*, 78 (3): 377 – 393.

I. Rosso, A. M. Hogg, P. G. Strutton, A. E. Kiss, R. Matear, A. Klocker, et E. van Sebille (2014). Vertical transport in the ocean due to sub-mesoscale structures: Impacts in the Kerguelen region. *Ocean Modelling*, 80: 10–23.

P. S. Sabarros, F. Ménard, J.-J. Lévénez, E. Tew-Kai, et J.-F. Ternon (2009). Mesoscale eddies influence distribution and aggregation patterns of micronekton in the Mozambique Channel. *Mar. Ecol. Prog. Ser*, 395: 101–107.

H. Sasaki, P. Klein, B. Qiu, et Y. Sasai (2014). Impact of oceanic-scale interactions on the seasonal modulation of ocean dynamics by the atmosphere. *Nature communications*, 5.

J. Shi, T. Jackson, J. Tao, J. Du, R. Bindlish, L. Lu, et K. S. Chen (2008). Microwave vegetation indices for short vegetation covers from satellite passive microwave sensor AMSR-E. *Remote sensing of environment*, 112 (12): 4285–4300.

D. J. Slip (1995). The diet of southern elephant seals (*Mirounga leonina*) from Heard Island. *Canadian Journal of Zoology*, 73 (8): 1519–1528.

K. S. Smith et J. Vanneste (2012). A surface-aware projection basis for quasigeostrophic flow. *arXiv preprint arXiv:1206.4468.*

V. R. Smith (2002). Climate change in the sub-Antarctic: an illustration from Marion Island. *Climatic Change*, 52 (3): 345–357.

U. Sommer, H. Stibor, A. Katechakis, F. Sommer, et T. Hansen (2002). Pelagic food web configurations at different levels of nutrient richness and their implications for the ratio

fish production: primary production. Dans *Sustainable Increase of Marine Harvesting: Fundamental Mechanisms and New Concepts*, p. 11–20. Springer.

K. Speer, S. R. Rintoul, et B. Sloyan (2000). The diabatic Deacon Cell. *Journal of Physical Oceanography*, 30 (12): 3212–3222.

V. H. Strass, A. C. N. Garabato, R. T. Pollard, H. I. Fischer, I. Hense, J. T. Allen, J. F. Read, H. Leach, et V. Smetacek (2002). Mesoscale frontal dynamics: shaping the environment of primary production in the Antarctic Circumpolar Current. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 49 (18): 3735–3769.

A. G. Tansley (1935). The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology*, 16 (3): 284–307.

J. R. Taylor et R. Ferrari (2011). Ocean fronts trigger high latitude phytoplankton blooms. *Geophysical Research Letters*, 38 (23).

E. Tew-Kai et F. Marsac (2010). Influence of mesoscale eddies on spatial structuring of top predators' communities in the Mozambique Channel. *Progress in Oceanography*, 86 (1): 214–223.

E. Tew-Kai, V. Rossi, J. Sudre, H. Weimerskirch, C. Lopez, E. Hernandez-Garcia, F. Marsac, et V. Garçon (2009). Top marine predators track Lagrangian coherent structures. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106 (20): 8245–8250.

M. Trani, P. Falco, E. Zambianchi, et J.-B. Sallée (2014). Aspects of the Antarctic Circumpolar Current dynamics investigated with drifter data. *Progress in Oceanography*, 125: 1–15.

D. G. Vaughan, G. J. Marshall, W. M. Connolley, C. Parkinson, R. Mulvaney, D. A. Hodgson, J. C. King, C. J. Pudsey, et J. Turner (2003). Recent rapid regional climate warming on the Antarctic Peninsula. *Climatic change*, 60 (3): 243–274.

M. Viviant, A. W. Trites, D. A. S. Rosen, P. Monestiez, et C. Guinet (2010). Prey capture attempts can be detected in Steller sea lions and other marine predators using accelerometers. *Polar Biology*, 33 (5): 713–719.

T. Volk et M. I. Hoffert (1985). Ocean carbon pumps: Analysis of relative strengths and efficiencies in ocean-driven atmospheric $CO_2$ changes. *The Carbon Cycle and Atmospheric CO: Natural Variations Archean to Present*, p. 99–110.

K. A. Walker, A. W. Trites, M. Haulena, et D. M. Weary (2012). A review of the effects of different marking and tagging techniques on marine mammals. *Wildlife Research*, 39 (1): 15–30.

H. Weimerskirch, P. Inchausti, C. Guinet, et C. Barbraud (2003). Trends in bird and seal populations as indicators of a system shift in the Southern Ocean. *Antarctic Science*, 15 (2): 249–256.

R. G. Williams et M. J. Follows (2003). Physical transport of nutrients and the maintenance of biological production. Dans *Ocean Biogeochemistry*, p. 19–51. Springer.