



**HAL**  
open science

# Impacts of environmental parameters on the foraging behaviour and breeding success of southern elephant seals from Kerguelen Islands: influence of individual strategies and inter-annual variability

Julie Mestre

► **To cite this version:**

Julie Mestre. Impacts of environmental parameters on the foraging behaviour and breeding success of southern elephant seals from Kerguelen Islands: influence of individual strategies and inter-annual variability. Biodiversity and Ecology. Sorbonne Université (France), 2020. English. NNT: . tel-03371309v1

**HAL Id: tel-03371309**

**<https://hal.science/tel-03371309v1>**

Submitted on 9 Mar 2021 (v1), last revised 8 Oct 2021 (v2)

**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.

# Sorbonne Université

École doctorale 129

*Centre d'Études Biologiques de Chizé / Équipe prédateurs marins*

## **Entre variabilité interannuelle et stratégies individuelles :**

*effets des paramètres environnementaux sur l'écologie  
alimentaire et le succès reproducteur des éléphants de mer de  
l'archipel de Kerguelen.*

Par Julie MESTRE

Thèse de doctorat en Écologie marine

Dirigée par Christophe GUINET et Jean-Benoît CHARRASSIN

Présentée et soutenue publiquement le 18 décembre 2020

Devant un jury composé de :

Dr Mike HAMMILL, chercheur au Ministère des Pêches et Océan Canada, rapporteur.

Dr Frédéric MÉNARD, directeur de recherche à l'IRD, MIO, rapporteur.

Dr Gilles REVERDIN, directeur de recherche au CNRS, LOCEAN, examinateur.

Dr Jérôme BOURJEA, chercheur à l'IFREMER, examinateur.

Dr Clara PÉRON, maîtresse de conférences au MNHN, invitée.

Dr Cécile VINCENT, maîtresse de conférences à La Rochelle Université, invitée.

Pr Jean-Benoît CHARRASSIN, professeur au MNHN, LOCEAN, co-directeur de thèse.

Dr Christophe GUINET, directeur de recherche au CNRS, CEBC, co-directeur de thèse.

*« The sea, once it casts its spell, holds one in its net of wonder forever »*

Jacques-Yves Cousteau

# Remerciements

L'une des choses que m'ont enseigné mes directeurs de thèse est d'être claire et concise, mais je risque de déroger à cette règle lors de la rédaction des remerciements de ce manuscrit...

Je souhaite tout d'abord remercier mon directeur de thèse, Christophe Guinet, pour sa confiance et pour m'avoir soutenue au cours des 5 dernières années. C'est avec un stress immense que je t'ai contacté en espérant décrocher un stage de Master 1, c'est ensuite avec beaucoup de plaisir que j'ai travaillé à tes côtés au cours de mes deux stages de Master, puis que j'ai poursuivi ma formation à tes côtés au cours de ce projet passionnant de doctorat. C'est enfin avec beaucoup d'émotion que ma vie d'étudiante s'achève désormais. Merci pour avoir toujours su te rendre disponible malgré un planning très chargé, pour tes nombreux conseils avisés et pour m'avoir aidé à acquérir le recul nécessaire pour interpréter mes résultats, grâce à tes connaissances sur les éléphants de mer et les écosystèmes dans lesquels ils évoluent. Merci pour ton encadrement et ta confiance qui m'ont toujours stimulée, mais également pour ta compréhension et ta bienveillance qui m'ont permis d'avancer sereinement tout au long de cette thèse.

Merci également à Jean-Benoît Charrassin, mon co-directeur de thèse, pour m'avoir fait confiance en acceptant de me confier ce sujet de thèse passionnant et les incroyables jeux de données sur lesquels il repose. Merci pour m'avoir épargné la vie parisienne en acceptant que j'effectue ma thèse au CEBC, et donc permis de conserver un cadre de vie professionnel comme personnel qui me convenait. La réalisation de la thèse à distance n'a pas facilité les échanges, mais j'ai réellement apprécié ces derniers à chaque fois qu'ils se sont présentés.

Merci bien sûr à l'ensemble des membres de mon jury pour avoir répondu présent lorsque je vous ai sollicité pour évaluer mon travail de thèse, j'en suis vraiment ravie. Je remercie également Clara Péron et Gilles Reverdin pour leurs conseils avisés lors de leur participation à mon comité de thèse.

I thank Mark Hindell for a very interesting meeting at Chizé during the first year of my PhD, and for the many emails we exchanged then. I am glad we were able to collaborate despite the failure of the co-tutelle set-up.



I also wish to thank Clive McMahon and Rob Harcourt for providing me with great advices and for taking time to work with me on many paper versions. It was really valuable and taught me a lot.

Un immense merci à Yan Ropert-Coudert et Christophe Barbraud, PI du projet SENSEI dans lequel s'intègre ma thèse, pour avoir permis le financement de mon sujet de thèse, qui m'aura passionné tout au long de ces trois années. Merci pour vous être souciés jusqu'au bout du bon déroulement de ma thèse.

Merci également à Charly Bost, directeur de l'équipe « prédateurs marins », pour sa bienveillance.

Je remercie l'ensemble des services du CEBC qui contribuent au fonctionnement du laboratoire, avec une pensée particulière bien sûr pour Christophe et Arnaud qui contribuent sans aucun doute à la convivialité du laboratoire compte tenu du nombre de moments échangés autour de leurs plats. Merci également à Simon et Marlène, pour avoir sauvé notre conférence à Barcelone, post soucis administratifs, post grève SNCF, post voiture du labo immobilisée au garage, et je dois en oublier. Et au-delà de ça, et comme je l'ai déjà dit, tout le monde aurait besoin d'une Marlène dans sa vie pour rendre l'administratif plus facile.

Une pensée pour Colette Trouvé, Charline Parenteau, Cécile Ribout, Marie Pallud et Emmanuelle Grimaud, du service d'analyses biologiques du CEBC, ainsi qu'à Gaël Guillou, Benoît Lebreton et Fabien Aubert de la plateforme d'analyses isotopiques du LIENSs à La Rochelle. Merci pour votre accueil et votre adaptabilité concernant les multiples changements de planning, ainsi que pour vos formations à l'utilisation de différents appareils. Les deux mois passés à vos côtés pour préparer les échantillons de sang et biopsies en vue des analyses isotopiques ont été riches en apprentissage. Une pensée particulière à Gaël Guillou pour l'analyse des échantillons. Merci également pour avoir contribué à l'accueil et à la formation de mes deux stagiaires sur la partie laboratoire, et un grand merci à Adélie Krellenstein pour avoir partagé ces deux mois de manip à mes côtés, doublant notre productivité. Ton aide a été précieuse.

Merci également à Paula Mendez-Fernandez pour ta gentillesse, et pour nous avoir fourni le protocole de délipidation des biopsies en vue de dosages d'isotopes stables du lard !

Je remercie également Maud Brault-Favrou et Paco Bustamante pour leur accueil au sein du Centre Commun d'Analyses du LIENSs (La Rochelle), et la formation à l'utilisation de l'appareil de dosage de mercure. Les résultats seront restés infructueux, mais ces deux semaines de dosages ont cependant été enrichissantes.

Pour continuer sur la partie isotopie, je remercie Yves Cherel et Matthieu Authier pour avoir partagé avec moi votre expérience et vos conseils avisés. Merci à Yves pour ta disponibilité, et ce malgré le fait que notre collaboration ait été totalement imprévue. Tu m'auras énormément appris sur l'isotopie, la rigueur scientifique, et le regard critique sur la validation des données et des résultats. Ton regard critique sur différents aspects de ma thèse m'a également beaucoup apporté. Merci également à Matthieu pour ta patience et ta pédagogie à toute épreuve, qui m'ont initié à la programmation sous Stan, et permis de comprendre la structure et le fonctionnement des modèles de mélange alors que l'univers du bayésien m'était jusqu'alors totalement inconnu.

Merci à Paul et Coraline pour avoir répondu présent lorsque j'ai publié vos deux offres de stages de Master 1. Je vous souhaite à tous deux une bonne continuation dans vos carrières respectives, et si le propre d'un stage est de former un stagiaire, sachez que vos stages, de l'étape de recrutement, à votre encadrement et votre accompagnement dans chacune des étapes de vos stages jusqu'à vos soutenances m'a également beaucoup apporté. Merci pour votre confiance et votre implication, avec une pensée particulière pour Paul qui a toujours fait preuve d'une motivation sans égal et ne s'est jamais découragé malgré de nombreux imprévus rencontrés au cours de son stage, tant liés aux manipulations en laboratoire qu'à l'analyse des données. Nous savions que ton sujet de stage serait un challenge, mais j'ai moi-même été surprise du nombre et de la nature des difficultés rencontrées, qui à force d'adaptation, de remise en question et de persévérance ont toutes été franchies haut la main malgré la courte durée d'un stage de Master 1. Merci également pour ta rigueur et ta contribution dans le cadre de l'article scientifique en préparation dans le cadre du chapitre 3 de cette thèse.

Un immense merci à Baptiste Picard pour ta patience et ta disponibilité sans failles ! Merci pour les multiples extractions de données issues de la base, pour tes explications et pour m'avoir facilité certaines analyses, et également pour t'être transformé en glaçon en chambre froide et pour ta patience à toute épreuve lors de l'inventaire de plus de 800 échantillons en vue de la réalisation de dosages d'isotopes stables...

Merci à l'ensemble des membres de la mission Ker68/69 pour les moments privilégiés partagés sur ce territoire du bout du monde, dont je garderai à vie des souvenirs incroyables. Merci à toutes les personnes nous ayant accompagné dans nos manips : Guillaume, Kévin, Gwen, Pierre, Laurent, Armand, Julien, Raph, Ui-Ui, Rico. Une mention spéciale à Ben et Jibé, nos manipeurs de l'extrême, toujours partants pour parcourir des kilomètres à pieds à nos côtés, et durant des heures sous la pluie pour récupérer une balise (pas grave, on arrive dans un quart d'heure !), ou pour effectuer 80 biopsies de mâles en une journée ! Votre efficacité, doublée de votre bonne humeur inébranlable, auront marqué ma campagne de terrain. Mais aussi et surtout, un immense merci à Coline et Hassen pour m'avoir supporté pendant ces 3 mois en cabane. Nous avons partagé énormément de choses, des expériences culinaires (je recommande les haricots blancs au sirop d'érable !), aux douleurs physiques en tout genre, en passant par une envie constante de remplir nos objectifs de terrain et même au-delà, et en mêlant toujours bonne humeur, rigueur scientifique, et considérations éthiques. J'ai été ravie de faire partie du trio « pop elephs » à vos côtés, et si on me proposait de repartir dès demain en votre compagnie, je le ferai sans hésiter. Et cela continue au-delà du terrain. Coline j'ai été très heureuse de te recroiser brièvement en métropole (et j'attends nos prochaines escapades avec impatience !), et je remercie énormément Hassen pour t'être rendu disponible au cours de mes deux derniers mois de thèse et pour avoir largement contribué au chapitre 3 de cette thèse. Merci pour ton soutien, et c'était un réel plaisir de travailler à tes côtés.

Pour continuer sur la thématique « terrain », mais en métropole cette fois, une pensée émue pour Christine, Yann, Muriel, Daniel, Clème, Mathilde, Max, Corinne, Viviane et Jacques, Chantal, et François pour la baie de Somme, Jacky et Célia pour le Calais, et Fred et les Frémeaux pour la baie d'Authie. Et globalement à tous les « ptits loups » avec qui j'ai passé un nombre incalculable d'heures à suivre les populations de phocidés dans le nord de la France. Ces innombrables sessions de terrain à pieds, en mer ou en avion, l'œil vissé à la longue vue ou à intervenir sur des animaux échoués, par tous temps, ont constitué ma première expérience de terrain, et en lien avec les mammifères marins. Cela a conduit à de très jolies rencontres, et m'a indéniablement poussé à poursuivre dans cette voie.

Merci également à Cécile et Yann, ainsi qu'à Picardie Nature, pour m'avoir permis de me joindre à vous pour la session de pose de balises sur les phoques veaux marins lors de l'hiver 2019. J'ai passé un très bon moment à vos côtés, ai apprécié de pouvoir repasser un petit peu de temps sur le terrain, et d'avoir retrouvé ces « phoques miniatures ». Pas si petits, mais après les éléphants de mer, un petit temps de réadaptation est nécessaire !

Pour continuer à remonter le temps, je remercie également Alice Delegrange et Jérémy Denis, pour m'avoir fait confiance en me confiant une partie de vos manips de thèses alors que j'étais étudiante en licence de biologie. Ces stages et contrats m'ont énormément apporté en me faisant découvrir les manipulations en laboratoire et la rigueur scientifique, et fait découvrir le domaine de la recherche que j'affectionne tant. Mais aussi et surtout, un énorme merci à Dorothée Vincent. La distance et nos (mon ?) rythmes de vie effrénés ne facilitent pas les échanges réguliers (et « c'est complètement con ! »), mais si il y a une rencontre qui fait que j'en suis là aujourd'hui et qui a marqué mes expériences pré-thèse et une partie de ma vie, c'est sans doute la tienne lors des portes ouvertes de l'université. Tu m'avais notamment raconté ta participation à la campagne Kheops autour de Kerguelen, et qui aurait cru que la lycéenne que j'étais à l'époque, qui avait alors plein d'étoiles dans les yeux en imaginant une telle carrière, t'enverrait presque 7 ans plus tard une carte postale au cours de sa campagne de terrain dans la cadre de sa thèse... Merci pour ta confiance et ta joie communicative, et pour m'avoir offert toutes ces opportunités. Ces premières expériences dans le domaine de la recherche ont été un vrai déclic, m'ont apporté de nombreuses connaissances sur les organismes planctoniques et l'océanographie physique, et m'ont poussé à aller toujours plus loin. J'ai par la suite découvert, au-delà d'une encadrante de stage, et d'une enseignante passionnée et passionnante, une véritable amie. Du fond du cœur merci.

Merci à toutes les personnes dont j'ai croisé la route à Chizé, aux cours de mes deux stages de Master ou de mes trois années de thèse. J'ose à peine vous citer tous par peur d'oublier quelqu'un, mais bon, je vais m'y essayer... Merci à Yves, Joffrey, Rémi, Nathan, Alice, Marine, Tim, Julien, Florian, Loriane, Gaëtan, Pierre, Lucas, Sophie, Juliette, Eugénie, Alexandre, Lucas, Matthias, Sydney, Marion, Nolwenn, Léa, Erika, Adrien B., Martin, Ryan and Carin, Olivia, Sam and Tom, Jade, William, Loïc, Carolina, Adrien C., Baptiste, Bruno, David, Anaïs, Karine, Pierre-Loup et Marine, Manue, Martin, Bertille, Candice... Entre repas et pauses café, parties d'ultimate ou de volley, virées escape game ou soirées jeux de société, ces années passées à Chizé à vos côtés resteront marquées. Collègues au cours de plusieurs années pour certains, avec l'étiquette supplémentaire de colocataires pour d'autres, vous représentez au-delà de ça de véritables amis. Qui dit amis dit aussi brin de folie, alors merci à Candice pour nos virées surf, Marie, Martin et Candice pour nos festivals et concerts improvisés, ou pire... Merci à Marie et Bertille pour ce « craquage Norvège » collectif, qui nous a conduit à réserver des billets d'avion 3 jours à l'avance pour nous aventurer dans l'hiver norvégien à la recherche des orques et baleines à bosses, rennes et élans, aurores

boréales et cinnamon rolls, et à la découverte de personnalités attachantes. Avec 5 heures d'ensoleillement par jour et des températures jusqu'à  $-25^{\circ}\text{C}$ . On dit parfois que les meilleurs moments sont ceux spontanés et improvisés, et je pense pouvoir affirmer que cette expérience l'a confirmé.

Merci à l'ensemble des collègues qui ont partagé un petit bout de mon quotidien en colocation, avec une pensée particulière pour Bertille et Martin : merci pour cette bonne humeur et ce petit grain de folie perpétuels – je n'aurais pas pu avoir de meilleurs compagnons pour finir la rédaction de ma thèse dans la détente et la bonne humeur ! Vous allez me manquer.

Sans trop épiloguer car vous en êtes déjà conscients suite à nos innombrables discussions, bien que trop peu nombreuses ces derniers temps : un immense merci à Élo, Méline, Bertille, Karine, Benoit (alias « binôme »), Manue et Dorothee, pour votre présence et votre soutien sans faille. Une pensée également aux amis un peu perdus de vue, en raison de la distance et de nos différents choix de vie, mais que je recroise avec toujours beaucoup de plaisir, entre autre Sam, Augustin, Amandine, les copains de la plongée et les circassiens.

Enfin, merci à ma famille pour leur soutien et leurs encouragements, pour avoir toujours cru en moi, et m'avoir transmis votre force et persévérance au travers de formidables leçons de vie.

# Communications scientifiques

## Articles scientifiques :

### Publié :

**Mestre, J.**, Authier, M., Cherel, Y., Harcourt, R., McMahon, C.R., Hindell, M.A., Charrassin, J.-B., Guinet C. 2020. Decadal changes in blood  $\delta^{13}\text{C}$  values, at-sea distribution, and weaning mass of southern elephant seals from Kerguelen Island. *Proceedings of the Royal Society B*. 28720201544 <http://doi.org/10.1098/rspb.2020.1544>

### En préparation :

**Mestre, J.**, Tournier, M., Heerah, K., Picard B., Harcourt, R., McMahon, C.R., Hindell, M.A., Charrassin, J.-B., Guinet C. Habitat use, foraging behaviour and body condition monitoring in Kerguelen southern elephant seals over a decade.

**Mestre, J.**, Allegue, H., Lallement, P., Cherel, Y., Patrick, S., Charrassin, J.-B., Guinet C. Breeding site predicts foraging habitat, behaviour, and success in southern elephant seals from Kerguelen Islands.

### Conférences :

**Mestre, J.**, Authier, M., Cherel, Y., Hindell, M.A., McMahon, C.R., Harcourt, R., Charrassin, J.-B., Guinet C. Combined stable isotopes and tracking analyses reveal an environmental-driven change in southern elephant seals foraging strategies.

**2<sup>nd</sup> World Marine Mammal Conference, Barcelone, Espagne, 9-13 décembre 2019.**

**Mestre, J.**, Authier, M., Cherel, Y., Hindell, M.A., McMahon, C.R., Harcourt, R., Charrassin, J.-B., Guinet C. Decadal decrease in the  $\delta^{13}\text{C}$  signature of elephant seals from Kerguelen Island.

**6<sup>e</sup> édition des journées éléphants de mer, Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, France, 8-9 septembre 2019.**

## Contributions scientifiques sans lien direct avec la thèse

### Rapport de recherche :

Brévard C., Leviez F., Planque Y., Anglade M., Karpouzopoulos J., Fremau M.-H., Dupuis L., Monnet S., Decomble M., **Mestre J.**, Martin C., Lemaire D., Varin C., Delcourt R., Everard A., Lamour A., Lamour P., Gosselin D., Dehove M., Hochard M., Thiery P., Bourgain J.-L., Dubois A., Noël C., Rault C., Brabant C., Mahieux J., Savoie J., Magniez A., Decroix A., Gobillot J., Devos J., Pillerel C., Lahaye E., Wimez K., Kerouedan F., Vincent C. (2018). Distribution et abondance des phoques. In : Eco-Phoques : Bases scientifiques pour une meilleure connaissance des phoques et de leurs interactions avec les activités humaines en Manche Nord-Est (Vincent et al., eds). Rapport final pour la région Hauts-de-France et l'AFB. 127 pp

### Article scientifique :

Denis J., Vincent D., Vallet C., Lefebvre V., Caboche J., Courcot L., **Mestre J.**, Cordier R., Antajan E., Monchy S., Marchal P., Loots C. (2018). Gut fluorescence technique to quantify pigment feeding in Downs herring larvae. *Marine Ecology Progress Series*. 607:129-142. <https://doi.org/10.3354/meps12775>

## Encadrement de stagiaires

LALLEMENT, Paul. Étude des stratégies alimentaires des éléphants de mer austraux mâles (*Mirounga leonina*) de l'Archipel de Kerguelen par l'analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote. 2019. **Master 1** Sciences de l'environnement, spécialité Gestion de l'environnement et écologie du littoral. La Rochelle Université, 25pp.

GALONNIER, Coraline. Lien entre écologie trophique et morphologie des femelles éléphants de mer du sud de l'archipel de Kerguelen et la condition des jeunes au sevrage. 2019. **Master 1** Sciences de l'environnement, spécialité Gestion de l'environnement et écologie du littoral. La Rochelle Université, 25pp.



## Formations doctorales

- **Atelier de communication scientifique : communication écrite** (6 heures).

CEBC, novembre 2017.

Formateur : Dr Pierre Legagneux.

- **Statistiques appliquées avec R : modélisation statistique** (21 heures).

CEBC, mars 2018.

Formateur : Dr David Pinaud.

- **Initiation au bayésien et utilisation du langage de programmation Stan** (10 heures).

La Rochelle Université, mars 2019.

Formateur : Dr Matthieu Authier.

- **Expérimentation faune sauvage : utilisation d'animaux de la faune sauvage non-hébergée à des fins scientifiques – niveau concepteur** (57 heures).

Museum National d'Histoire Naturelle (Paris), mars 2019 et CEBC, juin 2019.

Responsable : Pierre-Yves Henry.

Cette formation a donné lieu à la délivrance d'une certification, et j'ai été classée major de la promotion 2019.

- **Utilisation de LaTeX pour la rédaction de documents scientifiques** (16 heures).

La Rochelle Université, janvier 2020.

Formateur : Dr Benoit Simon-Bouhet.

# Avant-propos

Cette thèse s'inscrit dans le cadre du projet SENSEI, pour SENTinels of the Sea Ice. Financé par la fondation BNP Paribas dans le cadre du programme « Climate & Biodiversity Initiative », ce projet codirigé par les Dr Yan Ropert-Coudert et Dr Christophe Barbraud a été lancé en 2017. L'objectif de ce projet est d'étudier les réponses démographiques et comportementales de différentes espèces de prédateurs supérieurs marins (trois espèces de phocidés, trois espèces d'oiseaux plongeurs et deux espèces d'oiseaux volants) en lien avec la glace de mer dans les milieux polaires, en Arctique et en Antarctique.

Débutée en novembre 2017, ma thèse s'intéresse en particulier à l'éléphant de mer du sud, évoluant dans l'océan Austral. Ce travail de thèse repose sur un ensemble de jeux de données sans précédent, regroupant des données issues de suivis télémétriques, de dosages d'isotopes stables, de succès reproducteur, et de biométries, récoltées depuis une quinzaine d'années. L'analyse exploratoire de ces différents jeux de données a soulevé de nombreuses questions, et plus que de se focaliser sur des valeurs physiques d'étendue, épaisseur et saisonnalité de la glace de mer, et au lieu de se limiter à la seule zone de glace, le présent travail a pour vocation d'étudier les deux stratégies alimentaires majeures des éléphants de mer de l'archipel de Kerguelen (dont l'habitat d'alimentation est localisé respectivement dans les eaux subantarctiques de l'océan ouvert, et dans les eaux englacées du plateau périantarctique), sur la période 2004-2018.

J'ai eu au cours de ces trois années de thèse l'occasion d'effectuer une campagne de terrain de plus de 3 mois sur l'archipel de Kerguelen. J'ai également réalisé pendant près de 3 mois la préparation en laboratoire d'échantillons biologiques en vue de la réalisation de dosages des isotopes stables du carbone et de l'azote, et ai également réalisé des dosages de mercure. La majeure partie de mon travail de thèse a consisté en l'analyse des jeux de données précédemment mentionnés, et à la valorisation de mes travaux de recherche. Je vous invite dès à présent à plonger à mes côtés dans le monde passionnant des éléphants de mer...

# Sommaire

<b>Introduction</b>	<b>1</b>
1. Variabilité naturelle du climat	2
2. Les paramètres abiotiques, à l'origine de la biogéographie	2
3. Anthropocène	5
4. Impact anthropique et changement climatique	7
5. Changements climatiques au sein de l'océan Austral	9
6. Principales caractéristiques de l'océan Austral	11
7. De l'importance de l'étude des prédateurs supérieurs	14
8. Les prédateurs marins, sentinelles du changement climatique	18
9. Structure et objectifs de la thèse	22
<b>Matériels et méthodes</b>	<b>25</b>
1. L'éléphant de mer austral, modèle d'étude de choix	26
1.1. Généralités	26
1.2. Biologie de l'espèce	28
1.3. Écologie alimentaire	30
1.4. Comportement de plongée et utilisation d'habitat	32
2. L'étude d'une espèce cryptique en milieu naturel	34
2.1. Bio-logging	34
2.1.1. Généralités	34
2.1.2. Données disponibles dans le cadre de la thèse	37
2.1.3. Pose des balises sur le terrain	38
2.2. Étude des isotopes stables du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) et de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ )	39
2.3. Suivi du succès reproducteur et biométries	43
2.4. Données disponibles et analyses statistiques	44
<b>Chapitre 1</b>	<b>46</b>
1. Summary	48
2. Introduction	48
3. Material and methods	51
3.1. Satellite telemetry	51
3.2. Pup weaning mass	52
3.3. Stable isotope analyses	52
4. Results	54
4.1. Satellite telemetry to investigate at-sea distribution	54
4.2. Insights into the foraging habitat through stable isotopes	55
4.3. Pup weaning mass	57

<b>5. Discussion</b> .....	<b>58</b>
5.1. Towards shifting foraging strategies or environmental-driven changes? .....	58
5.2. From foraging habitat to reproductive success .....	61
<b>6. Supplementary material 1: Female southern elephant seals tracking</b> .....	<b>63</b>
6.1. Female southern elephant seals latitudinal distribution .....	63
6.2. Relationship between female latitudinal distribution and blood $\delta^{13}\text{C}$ values .....	63
<b>7. Supplementary material 2: Additional information on SIA data</b> .....	<b>65</b>
7.1. Temporal evolution of $\delta^{15}\text{N}$ values .....	65
7.2. Relationship between blood $\delta^{13}\text{C}$ values of female elephant seals and their pups' at weaning .....	66
<b>8. Supplementary material 3: Mixture model set up on pup blood <math>\delta^{13}\text{C}</math> values</b> .....	<b>67</b>
8.1. Code of mixture model taking into account $\delta^{13}\text{C}$ trend.....	67
8.2. Distribution of raw data and the fitted model .....	68
8.3. Annual proportions of the two estimated groups .....	69
<b>Chapitre 2</b> .....	<b>70</b>
<b>1. Summary</b> .....	<b>72</b>
<b>2. Introduction</b> .....	<b>72</b>
<b>3. Material and methods</b> .....	<b>74</b>
3.1. Fieldwork .....	74
3.2. Data processing .....	75
3.3. Statistical analyses.....	77
3.3.1. Generalized Linear Mixed Effects Models to investigate the influence of year and the effects of a range of environmental and behavioural parameters .....	77
3.3.2. Kinetic of the body condition improvement .....	78
<b>4. Results</b> .....	<b>79</b>
4.1. Diving behaviour.....	80
4.2. Foraging behaviour .....	80
4.3. Drift rate as a proxy of foraging success.....	84
4.3.1. Decadal trend in drift rate.....	84
4.3.2. Spatialization of the kinetic of body condition improvement .....	85
<b>5. Discussion</b> .....	<b>90</b>
5.1. Temporal consistency in the behaviour of seals.....	90
5.2. What about foraging success? Decadal trend in the body condition of seals .....	91
5.3. Body condition improvement in light of individual latitudinal foraging habitat .....	92
5.4. The kinetic of body condition improvement at the trip scale reveals profitable longitudinal foraging habitats of SESs.....	92
<b>6. Conclusion</b> .....	<b>94</b>
<b>7. Supplementary material 1: Fit a GAM to estimate the daily drift rate: example of ind. 2009-4.</b> .....	<b>95</b>

<b>8. Supplementary material 2: Does individual variability enable to, or prevent from, addressing questions related to inter-annual variability? A check at the distribution of residuals.....</b>	<b>97</b>
<b>9. Supplementary material 3: Inter-annual comparison of individual drift rates at given time steps.....</b>	<b>98</b>
<b>10. Supplementary material 4: Separation of individuals in the “quick” and “slow” groups according to the improvement rate of their body condition.....</b>	<b>99</b>
<b>Chapitre 3</b>	<b>101</b>
<b>1. Summary .....</b>	<b>103</b>
<b>2. Introduction .....</b>	<b>103</b>
<b>3. Material and methods .....</b>	<b>107</b>
3.1. Study sites .....	107
3.2. Female satellite telemetry.....	107
3.2.1. Fieldwork .....	107
3.2.2. Data processing .....	108
3.2.3. Statistical analyses.....	109
3.3. Male stable isotope analyses .....	110
3.3.1. Fieldwork .....	110
3.3.2. Labwork .....	110
3.3.3. Statistical analyses.....	111
3.4. Pup stable isotope analyses and body condition .....	111
3.4.1. Field- and lab work .....	111
3.4.2. Statistical analyses.....	112
<b>4. Results .....</b>	<b>112</b>
4.1. Female satellite telemetry.....	112
4.2. Male stable isotope analyses .....	118
4.3. Blood stable isotopes and body condition of pups .....	120
<b>5. Discussion.....</b>	<b>122</b>
5.1. Possible causes of colony partitioning in foraging habitat.....	122
5.2. Partitioning in foraging habitat and resulting differences in encountered environmental parameters and foraging behaviour .....	124
5.3. Potential consequences of the partitioning in foraging habitat on population dynamics.....	125
<b>6. Conclusion.....</b>	<b>126</b>
<b>7. Supplementary material 1: Conceptual diagram of stable isotope analyses of male biopsies .....</b>	<b>127</b>
<b>8. Supplementary material 2: Female and pup sample sizes.....</b>	<b>128</b>
<b>9. Supplementary material 3: Environmental variables.....</b>	<b>129</b>
<b>10. Supplementary material 4: Stable isotope standardization by correction coefficients.....</b>	<b>130</b>
<b>11. Supplementary material 5: Pup body condition index (BCI) calculation.....</b>	<b>131</b>

<b>12. Supplementary material 6: Models selection.....</b>	<b>132</b>
12.1. Logger-equipped breeding females.....	132
12.2. Pups at weaning.....	136
12.3. Breeding males.....	137
<b>Discussion générale _____</b>	<b>142</b>
<b>1. De l'intérêt de l'analyse conjointe de données de télémétrie et d'isotopes stables :     vers une meilleure caractérisation de l'utilisation de l'espace et du comportement de     recherche alimentaire .....</b>	<b>143</b>
<b>2. Impacts du changement climatique sur l'activité de recherche alimentaire .....</b>	<b>148</b>
<b>3. Coexistence de stratégies alimentaires : mécanismes et implications.....</b>	<b>153</b>
<b>4. De l'activité d'alimentation au succès reproducteur .....</b>	<b>158</b>
<b>5. Les stratégies alimentaires, à l'origine de différentes tendances populationnelles ?     .....</b>	<b>160</b>
<b>6. Quelques réflexions supplémentaires en guise de conclusion.....</b>	<b>164</b>
<b>Bibliographie _____</b>	<b>169</b>
<b>Table des illustrations _____</b>	<b>202</b>
<b>Table des tableaux _____</b>	<b>205</b>

# Introduction



# 1. Variabilité naturelle du climat

La variabilité du climat correspond à l'évolution du système constitué de la lithosphère, l'hydrosphère, la cryosphère, l'atmosphère, et la biosphère, ainsi que de leurs interactions. Le climat est souvent qualifié par des variables telles que la température, le vent, ou la hauteur des précipitations. La variabilité climatique correspond donc à la variation de l'état moyen de ces variables environnementales, à toutes les échelles spatiales et temporelles (GIEC, 2013).

Les conditions environnementales planétaires sont soumises à variation suivant des cycles opérant à des échelles temporelles très variables. Alors que des périodes glaciaires et interglaciaires alternent tous les 100 milliers d'années environ (Winograd et al., 1992), différents phénomènes climatiques sont à l'origine de la variabilité du climat à large échelle spatiale et à une fréquence beaucoup plus élevée (Stenseth et al., 2003). C'est notamment le cas du phénomène couplé océan/atmosphère ENSO (El Niño Southern Oscillation), affectant le régime des vents, les précipitations, et la température de l'océan dans le Pacifique équatorial, avec une périodicité comprise entre 2 et 5 ans (Wolter et Timlin, 2011). À l'échelle annuelle, les saisons se succèdent inlassablement, impactant la production primaire (voir Ruimy et al., 1994 pour un exemple en milieu terrestre, et Uitz et al., 2010 en milieu océanique), ainsi que le cycle de vie des espèces (migration, hibernation, et reproduction ; *e.g.* Davis, 1976). Dans l'océan Austral, le SAM (Southern Annular Mode) correspond au déplacement latitudinal des vents localisés entre 40° et 50° de latitude Sud, et pouvant notamment impacter le régime des précipitations en Océanie, et l'extension de la banquise en Antarctique (Stenseth et al., 2003). Le SAM alterne entre des phases d'une durée d'une à deux semaines, qualifiées de positives, négatives, ou neutres selon le sens de déplacement des vents (*i.e.* vers les hautes ou basses latitudes), et sa tendance est classiquement étudiée à l'échelle interannuelle (Gong et Wang, 1999).

## 2. Les paramètres abiotiques, à l'origine de la biogéographie

Les espèces rencontrent des conditions environnementales variées et la biodiversité (ensemble des organismes vivants) n'est donc pas répartie de manière uniforme à l'échelle du globe (Reygondeau et al., 2013). Les contraintes environnementales exercent sur les espèces une pression de sélection, car elles conditionnent directement leur activité d'alimentation ainsi

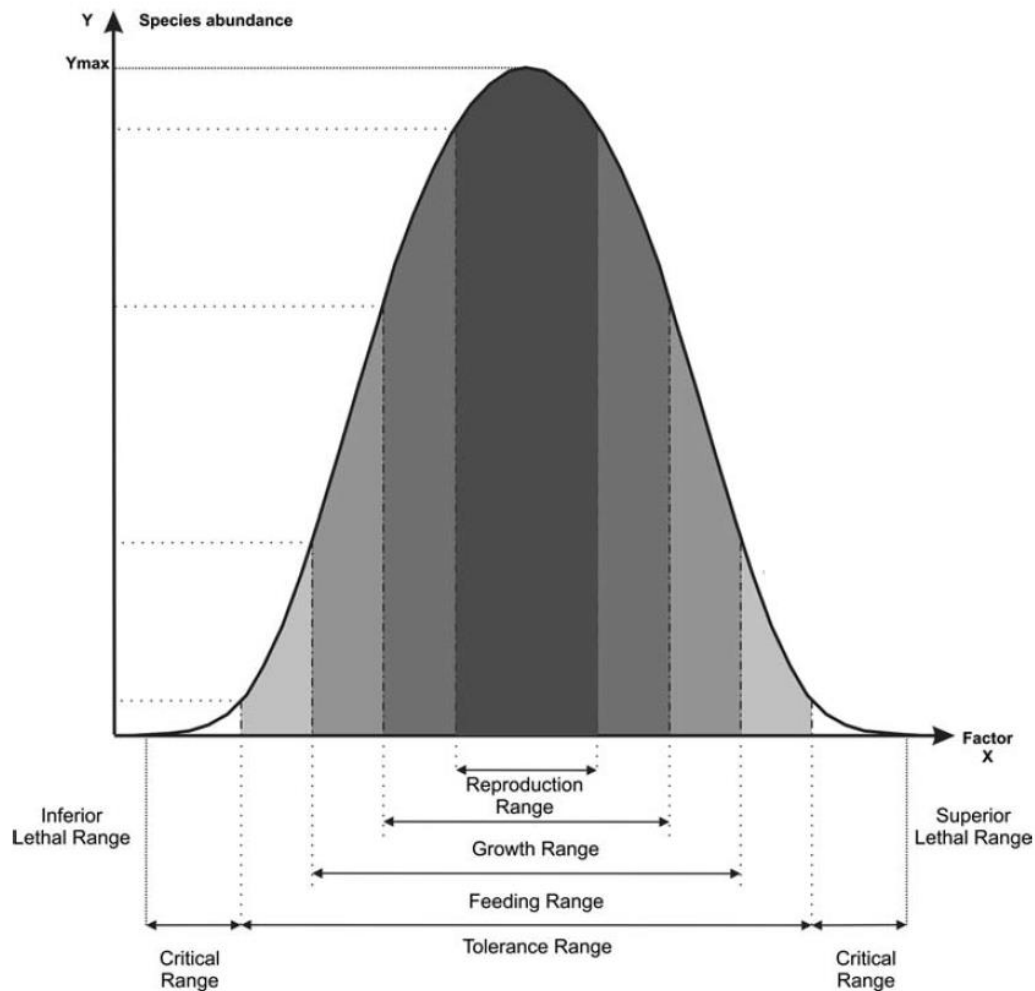


que leur succès reproducteur (voir Daunt et al., 2006 ; Patel et al., 2016 ; Sergio, 2003 pour des exemples chez le milan noir *Milvus migrans*, la tortue caouane *Caretta caretta*, et le grand cormoran *Phalacrocorax aristotelis*). Les espèces possédant les aptitudes leur permettant de s'établir et persister dans un environnement donné sont plus à même de survivre et de se reproduire. Les caractères phénotypiques impliqués, qu'ils soient morphologiques, physiologiques ou comportementaux, sont alors susceptibles d'être transmis à la descendance, et donc statistiquement les plus répandus dans la population ; ce processus est qualifié de « sélection naturelle » (Darwin, 1859).

Les organismes se sont adaptés à des conditions environnementales particulières et occupent une niche écologique unique à « n » dimensions (Hutchinson, 1957), chaque dimension correspondant à un paramètre environnemental. Le principe d'exclusion compétitive de Gause stipule que deux espèces présentant les mêmes exigences ne peuvent pas cohabiter de manière pérenne (Hardin, 1960). Ainsi, chaque espèce possède une combinaison unique de traits phénotypiques, lui permettant d'évoluer dans un environnement spécifique.

Au cours de leur évolution et en fonction des conditions environnementales, les espèces ont développé des adaptations, ou traits phénotypiques. Ces derniers sont parfois communs entre différentes espèces évoluant dans un même milieu : ce phénomène est qualifié de convergence évolutive (Stern, 2013). Par exemple, la règle de Bergman stipule qu'au sein d'un taxon, les espèces possèdent un rapport volume/surface d'autant plus élevé qu'elles évoluent dans des conditions climatiques froides, ce qui limite les déperditions de chaleur (Bergmann, 1848). La température est par ailleurs une variable essentielle dans la définition des habitats des espèces hétérothermes (Sunday et al., 2012), et dans une moindre mesure des espèces homéothermes, qui répondent néanmoins à la variation de la distribution de leurs ressources alimentaires.

L'exemple de la température est probablement le plus simple afin de comprendre l'adaptation des espèces aux milieux dans lesquels elles évoluent. Si certaines espèces de coraux (Brown, 1997) sont connues pour leur faible tolérance thermique, d'autres comme les tardigrades (embranchement *Tardigrada*) sont à l'inverse eurythermes, et donc capables de survivre à de larges variations de température (Guidetti et al., 2011). Lorsque les conditions environnementales ne sont propices ni à la reproduction, ni à la croissance somatique, ni à l'activité d'alimentation, les organismes approchent la limite de leur « zone de tolérance » (Figure 1).



**Figure 1 : Courbe illustrant les effets d'une variable environnementale (X) sur l'abondance d'une espèce (Y).**

Les valeurs extrêmes de X sont létales, les valeurs intermédiaires limitent l'activité d'alimentation et la croissance, tandis que des conditions optimales permettent la reproduction. Source : Helaouët et Beaugrand, 2009.

Différentes réponses sont attendues au niveau spécifique face à une modification de la température : (i) un ajustement comportemental et/ou physiologique, (ii) un ajustement de la distribution spatiale ou temporelle, (iii) une adaptation évolutive, ou (iv) la disparition de la population ou l'extinction de l'espèce (Beaugrand, 2015). Certaines espèces, notamment ectothermes comme la nérîte noire (*Nerita atramentosa*), vont adopter un comportement thermotactique, ajustant leurs déplacements en fonction de la température de l'environnement (Chapperon et Seuront, 2011) ; il s'agit donc d'un ajustement comportemental. Des ajustements physiologiques peuvent également avoir lieu, avec par exemple un impact des fréquences cardiaques et respiratoires sur l'oxygénation, et *in fine* sur la tolérance thermique, chez les araignées de mer *Maja squinado* (Frederich et Pörtner, 2000). L'adaptation évolutive regroupe quant à elle les changements évolutifs basés sur des

mutations génétiques transmises de façon héréditaire (Stillman, 2003), ainsi que la plasticité phénotypique (*i.e.* capacité d'un génotype à induire différents phénotypes).

La survie d'un organisme à court terme (Dingemanse et al., 2010), ainsi que la persistance d'une population ou d'une espèce à plus long terme (Badyaev, 2005) sont donc conditionnées par leur capacité à s'adapter aux changements environnementaux (Hoffmann et Sgrò, 2011). Ceux-ci sont cependant de plus en plus nombreux, rapides, et divers en raison des activités anthropiques.

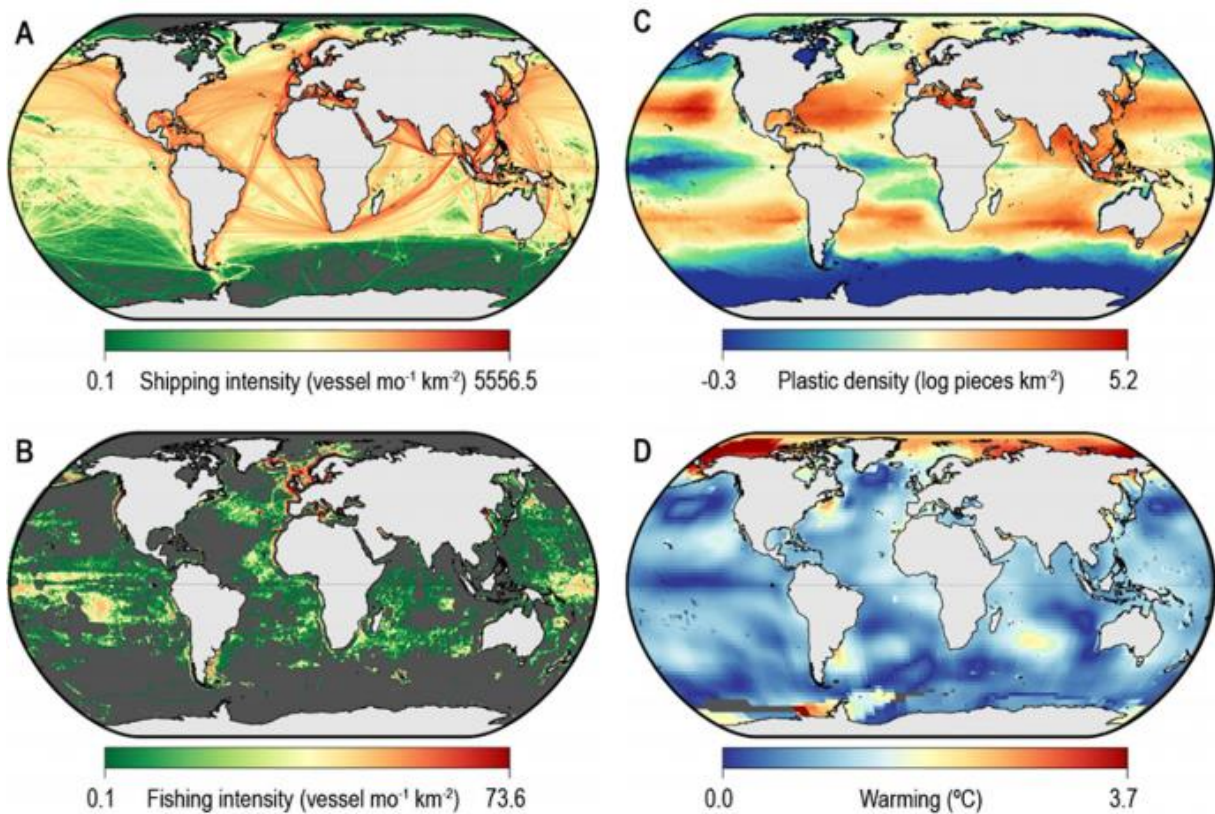
### 3. Anthropocène

L'époque contemporaine est de plus en plus souvent qualifiée d'« Anthropocène », en raison des nombreux changements environnementaux induits par les activités humaines (Lewis et Maslin, 2015). Conséquences des révolutions industrielles, les changements environnementaux d'origine anthropique sont de nature variée (voir la Figure 2 pour un exemple en milieu océanique) et impactent une multitude de milieux.

Des exemples frappants sont les pollutions chimiques, détectées chez de nombreuses espèces (balbuzard pêcheur *Pandion haliaetus*, Rattner et al., 2004 ; bar rayé *Morone saxatilis*, Barnthouse et al., 2003 ; ours polaires *Ursus maritimus*, Blévin et al., 2020), ainsi que la pollution aux microplastiques, relativement émergente et impactant une multitude d'écosystèmes. La présence de microplastiques a été mise en évidence dans les aérosols (Zhang et al., 2020), qui permettent le transport de ces particules jusque dans les zones montagneuses (Allen et al., 2019) ou la banquise du continent Antarctique (Kelly et al., 2020). Les micro- et nano-plastiques sont désormais retrouvés dans la globalité du réseau trophique marin, incluant les organismes planctoniques (Cole et al., 2013 ; Desforges et al., 2015) ou benthiques filtreurs (Li et al., 2018), les organismes de la macrofaune appartenant au necton (Barboza et al., 2020), et les prédateurs supérieurs de la mégafaune (Nelms et al., 2019 ; Venegas et al., 2018). Les effets des pollutions précédemment évoquées sont la plupart du temps difficilement mesurables, et il est de plus important de préciser que ces contraintes physiques et/ou chimiques émergentes peuvent agir en synergie.

L'Homme impacte également la biosphère par l'intermédiaire de la surexploitation des ressources (Rosser et Mainka, 2002), la fragmentation des habitats (Fahrig, 2003), et l'introduction d'espèces exotiques envahissantes (Clavero et García-Berthou, 2005). De plus, Le phénomène de surpêche menace d'extinction un grand nombre d'espèces. Ainsi, le thon

rouge de Méditerranée (*Thunnus thynnus*) ou l'esturgeon (*Acipenser sturio*) ont quasiment disparu du milieu naturel (Lepage et Rochard, 1995 ; Longo et Clausen, 2011). Un exemple frappant est la surexploitation des stocks de morues (*Gadus morhua*) de Terre-Neuve depuis l'abandon des techniques de pêche traditionnelles dans les années 1950. Malgré le fait que la pêche de cette espèce fasse l'objet d'un moratoire depuis 1992, les stocks de morues peinent à se reconstituer (Rose, 2004).



**Figure 2 : Exemples de menaces globales opérant en milieu océanique : trafic maritime (A), intensité de pêche (B), densité de matières plastiques (C), et réchauffement des températures de surface (D).**

Ces menaces, qui connaissent une importante variabilité spatio-temporelle, peuvent agir en synergie. Modifié d'après Sequeira et al., 2019a.

Contrairement à ce que tout un chacun pourrait imaginer, les modifications induites par les activités humaines concernent également les écosystèmes les plus reculés. Et parmi les conséquences des activités anthropiques, celle ayant l'impact le plus généralisé et constituant une source de préoccupation majeure concerne le bouleversement du climat.

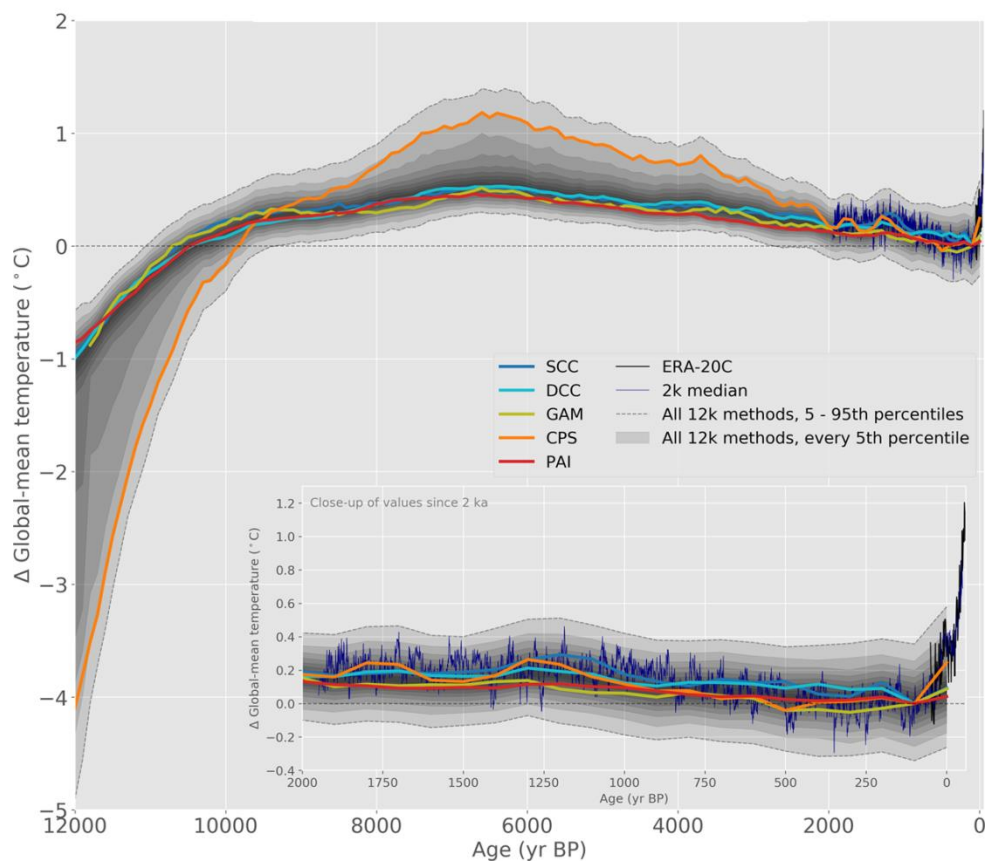
## 4. Impact anthropique et changement climatique

La variabilité climatique est exacerbée par les activités anthropiques, de telle sorte que l'augmentation de la température au cours des 20 dernières années semble être plus brutale que la variabilité naturelle de la température moyenne de surface globale au cours des 12 000 dernières années (Kaufman et al., 2020, Figure 3). La combustion d'énergies fossiles au cours d'activités anthropiques remobilise le carbone stocké dans la lithosphère, et induit une augmentation de la concentration atmosphérique en dioxyde de carbone (CO<sub>2</sub> ; Gruber et al., 2019 ; Quay et al., 1992). L'augmentation de la concentration atmosphérique de ce gaz à effet de serre est fortement corrélée à l'augmentation des températures atmosphériques (Thomson, 1997). Cette hausse des températures se répercute également en milieu océanique (Beaugrand, 2009, Figure 4), engendrant notamment le ralentissement de la circulation méridienne de retournement (Zickfeld et al., 2007) et le phénomène d'acidification des océans (Cao et al., 2007). Le réchauffement et l'acidification des océans, la diminution de la concentration en oxygène dissous, et les variations de l'approvisionnement en nutriments se répercutent déjà sur la répartition et l'abondance de la faune et de la flore marines dans les zones côtières, en haute mer, et dans les profondeurs océaniques (IPCC, 2019).

Si une attention particulière est portée aux zones côtières tempérées, plus faciles à étudier et particulièrement touchées par la surpêche ou le phénomène d'eutrophisation (Vasas et al., 2007), les espèces des zones tropicales et polaires sont susceptibles d'être les plus affectées par une hausse des températures, puisque les espèces qui se sont adaptées à ces environnements au cours d'un long processus évolutif sont particulièrement spécialisées et possèdent généralement des niches écologiques relativement restreintes (Poisot et al., 2011). C'est par exemple le cas de nombreuses espèces de coraux qui sous l'effet du stress thermique expulsent les zooxanthelles, micro-algues symbiotiques, entraînant le phénomène de blanchiment et la mort des récifs (Hoegh-Guldberg, 1999). Cependant, les espèces tropicales peuvent éventuellement trouver de nouveaux habitats qualifiés de « refuges » à des latitudes plus élevées (Wright et al., 2009), ce qui est impossible pour les espèces polaires.

En plus de vivre dans des conditions qualifiées « d'extrêmes », les espèces des milieux polaires doivent faire face à une modification rapide et marquée de leurs conditions de vie, notamment avec la diminution drastique de la couverture de glace de mer en Arctique (Comiso et al., 2008). La diminution de l'étendue de glace de mer et l'augmentation de la durée de la période d'eau libre ont ainsi augmenté la production primaire de 57 % entre 1998 et 2018 dans l'océan Arctique (Lewis et al., 2020). Ces modifications relatives à la glace de

mer entraînent également la disparition de l'habitat d'une espèce emblématique qu'est l'ours polaire (*Ursus maritimus*, Laidre et al., 2015 ; Molnár et al., 2020). L'étendue et la saisonnalité de la glace de mer en Arctique influencent la vitesse de déplacement des renards polaires (*Vulpes lagopus*, Fuglei et Tarroux, 2019), tandis que le déclin de la glace de mer pourrait entraîner une augmentation de l'abondance d'orques (*Orcinus orca*) et de leur pression de prédation sur les narvals (*Monodon monoceros*) dans l'arctique canadien (Lefort et al., 2020). Les conséquences de la disparition progressive de la glace de mer arctique se répercutent donc dans l'ensemble du réseau trophique.

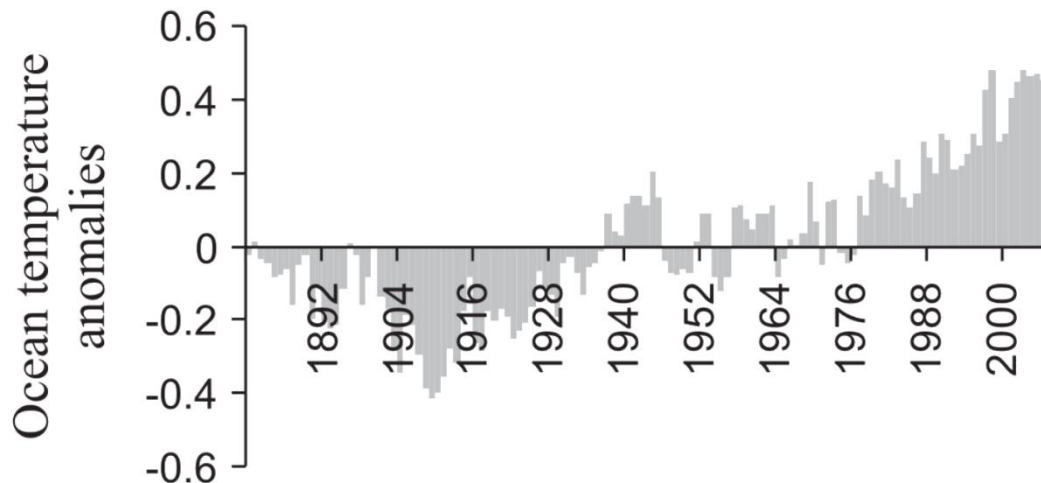


**Figure 3 : Température de surface globale estimée à partir de différents modèles de reconstruction du climat au cours des 12 000 dernières années.**

L'insert représente un zoom sur les 2000 dernières années. La courbe noire correspond aux enregistrements obtenus sur la période 1900-2010, et témoigne de la rapidité des changements de température survenus au cours du dernier siècle. Source : Kaufman et al., 2020.

La diminution de la glace de mer arctique ne se limite pas à la glace annuelle, puisqu'une diminution de la glace pluriannuelle est observée depuis la seconde moitié du XX<sup>e</sup> siècle (Nghiem et al., 2007), et une disparition totale de la glace de mer est attendue en période estivale d'ici la fin du XXI<sup>e</sup> siècle (Johannessen et al., 2004). Une diminution de 7,4 % de l'étendue de glace de mer, correspondant à  $\sim 8 \times 10^5$  km<sup>2</sup>, a été observée au cours

des 25 dernières années (Johannessen et al., 2004). Cette diminution est observée pour chaque saison du cycle annuel, à un taux annuel de  $-4800 \pm 1600 \text{ km}^2$  (Parkinson et al., 1999). L'épaisseur de la glace de mer arctique est quant à elle passée de 3,1 mètres entre 1958-1976 à 1,8 mètres dans les années 1990 (Rothrock et al., 1999). La fonte de la glace de mer dans l'océan Arctique s'accélère, dépassant les prédictions (Comiso et al., 2008 ; IPCC, 2019).



**Figure 4 : Évolution des anomalies de la température de surface de l'océan global sur la période 1880-2007.**

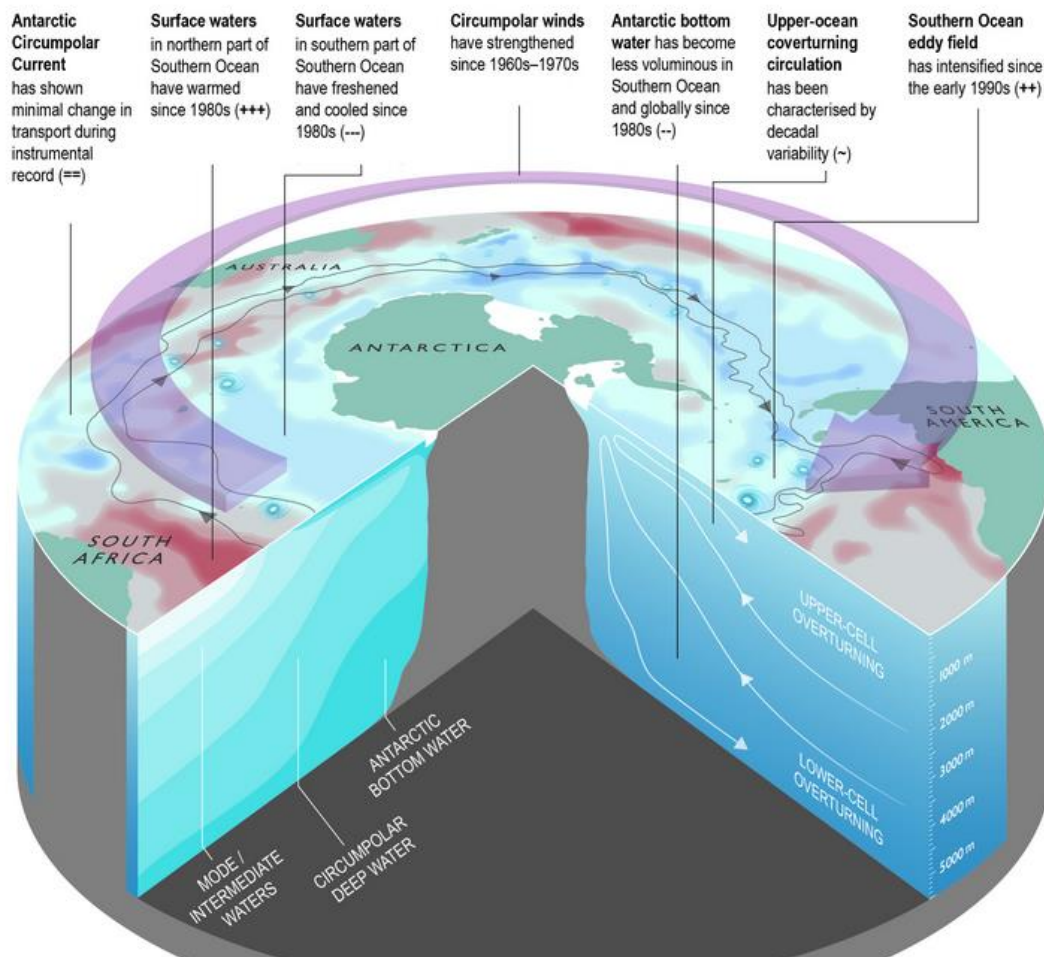
Source : Beaugrand, 2009.

## 5. Changements climatiques au sein de l'océan Austral

Contrairement à l'Arctique, l'étendue totale de la glace de mer au sein de l'océan Austral augmente depuis les années 1970, à un taux de 1,5% par décennie, correspondant à  $186\,000 \text{ km}^2$  (Turner et al., 2015). L'évolution de la glace de mer est beaucoup plus contrastée entre les différentes régions du continent Antarctique (Turner et al., 2015), avec une augmentation de l'étendue de glace de mer au niveau de la mer de Ross, et une diminution au niveau de la mer d'Amundsen-Bellinghousen (Holland et al., 2019). De plus, dans la région de la mer de Bellingshousen et de la péninsule Antarctique, la période d'eau libre a augmenté de trois mois en 2010-2011 comparé à 1979-1980 ; tandis que la durée de la période d'eau libre a diminué de plus de deux mois dans la partie ouest de la mer de Ross (Stammerjohn et al., 2012).



Les séries temporelles de données existantes, couplées à divers scénarios prédictifs, ont permis d'estimer que l'océan Austral est susceptible de subir de nombreux changements au cours des prochaines décennies (voir Constable et al., 2014 pour une synthèse bibliographique ; Figure 5). Un renforcement des vents est attendu, susceptible d'entraîner une augmentation des anomalies positives de la température de l'eau de mer d'ici 2100 (Holland et al., 2019), ainsi qu'une augmentation du nombre et de la force des upwellings (remontée d'eaux profondes riches en nutriments ; Beesley et al., 2008 ; Meredith et al., 2012). Certains auteurs prédisent également un déplacement vers le sud du système de fronts et masses d'eau de l'océan Austral (*e.g.* Bost et al., 2015 ; Gille, 2008 ; Sokolov et Rintoul, 2009) alors qu'une récente étude a mis en évidence que la variabilité latitudinale saisonnière du front polaire était supérieure à sa variabilité interannuelle sur la période 2007-2017 (Pauthenet et al., 2018).



**Figure 5 : Représentation de quelques changements environnementaux majeurs affectant l'océan Austral.**

Les changements sont qualifiés de positif (+), négatif (-), neutre (=), ou à forte variabilité (~). Le nombre de symboles reflète la confiance relative à chacun de ces changements, allant de faible (1), moyenne (2) à forte (3). Modifié d'après Meredith et al., 2019.

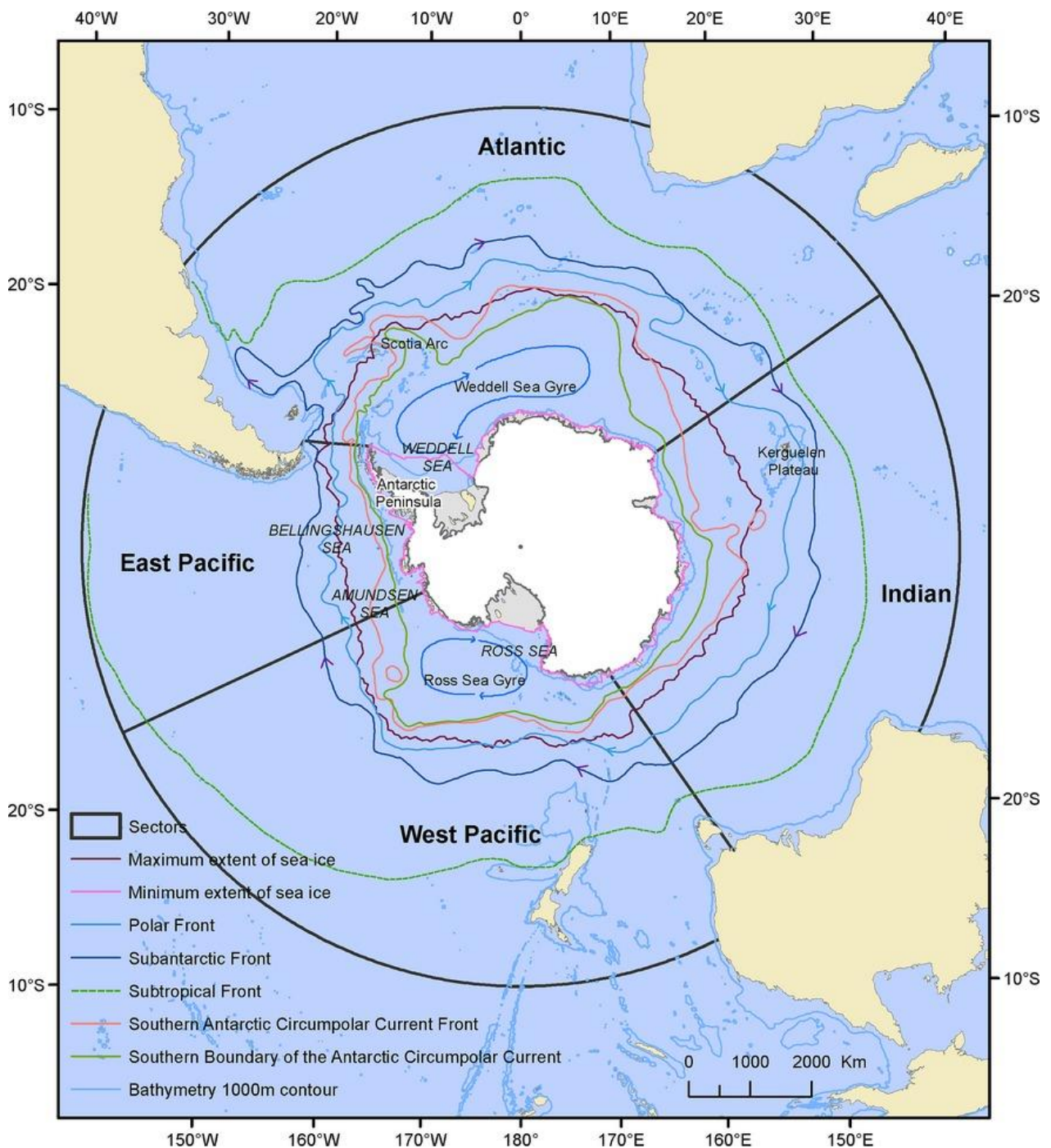


C'est sur les écosystèmes de l'océan Austral, relativement moins connus, et plus précisément sur le secteur Indien de cet océan, que se focalise le présent travail de thèse.

## **6. Principales caractéristiques de l'océan Austral**

L'océan Austral joue un rôle prépondérant dans la régulation du climat mondial. Encerclant le continent Antarctique, il est animé par le courant circumpolaire antarctique, circulant d'Ouest en Est sous l'effet des forts vents d'Ouest soufflant aux latitudes moyennes de l'océan Austral (Orsi et al., 1995). Cet océan s'étend de 40° à 65° de latitude sud, et est constitué de différentes masses d'eau séparées par des gradients physico-chimiques dynamiques, qualifiés de fronts (Orsi et al., 1995 ; Park et al., 2014). Ainsi, du Nord au Sud se succèdent le front sub-tropical (qui marque la limite nord de l'océan Austral ; Deacon, 1982), le front sub-Antarctique, le front polaire, le front du courant circumpolaire antarctique, et la divergence antarctique (Orsi et al., 1995), plus récemment qualifiée de limite sud du courant circumpolaire antarctique (« Southern Boundary of the ACC ») (Figure 6). Les différentes masses d'eau séparées par ces fronts sont classiquement caractérisées par des critères hydrographiques à partir de leurs profils de température et de salinité (*e.g.* Bestley et al., 2020), mais peuvent également être classées de manière simplifiée en fonction de leur température à 200 mètres de profondeur (Guinet et al., 2014 et références qui y sont mentionnées). Mieux adaptée à la nature des données disponibles, cette seconde classification est employée dans le cadre de cette thèse.

L'océan Austral est la zone de confluence des océans Atlantique, Pacifique et Indien (Figure 6). Il joue un rôle prépondérant dans la formation d'eaux denses et froides aux abords du continent Antarctique, véritable moteur de la circulation méridienne de retournement, parfois qualifiée de circulation thermohaline globale. En plus de conditionner la circulation océanique globale et les flux de chaleur associés, l'océan Austral joue également un rôle majeur dans la séquestration du carbone, via la pompe physique (échanges gazeux entre l'atmosphère et l'océan, et circulation océanique) et la pompe biologique de carbone (Gottschalk et al., 2016). La pompe biologique de carbone consiste en l'incorporation de CO<sub>2</sub> par les organismes de la production primaire, qui sont ensuite consommés par d'autres organismes (transfert de carbone au sein de la chaîne alimentaire) ou exportés (sédimentation de pelotes fécales, de fèces, ou d'organismes mort).



**Figure 6 : Système concentrique des principales structures frontales observées dans l’océan Austral.**

De l’intérieur (au plus proche du continent Antarctique) vers l’extérieur se trouvent la limite sud du courant circumpolaire antarctique (vert), le front du courant circumpolaire antarctique (rose clair), le front polaire (bleu ciel), le front subantarctique (bleu foncé), et le front subtropical (vert pointillé). Les limites minimale (rose) et maximale (violet) de l’étendue de glace de mer, ainsi que l’isobathe de 1000 mètres de profondeur (bleu pastel) sont également représentés aux abords du continent Antarctique. Source : Constable et al., 2014.

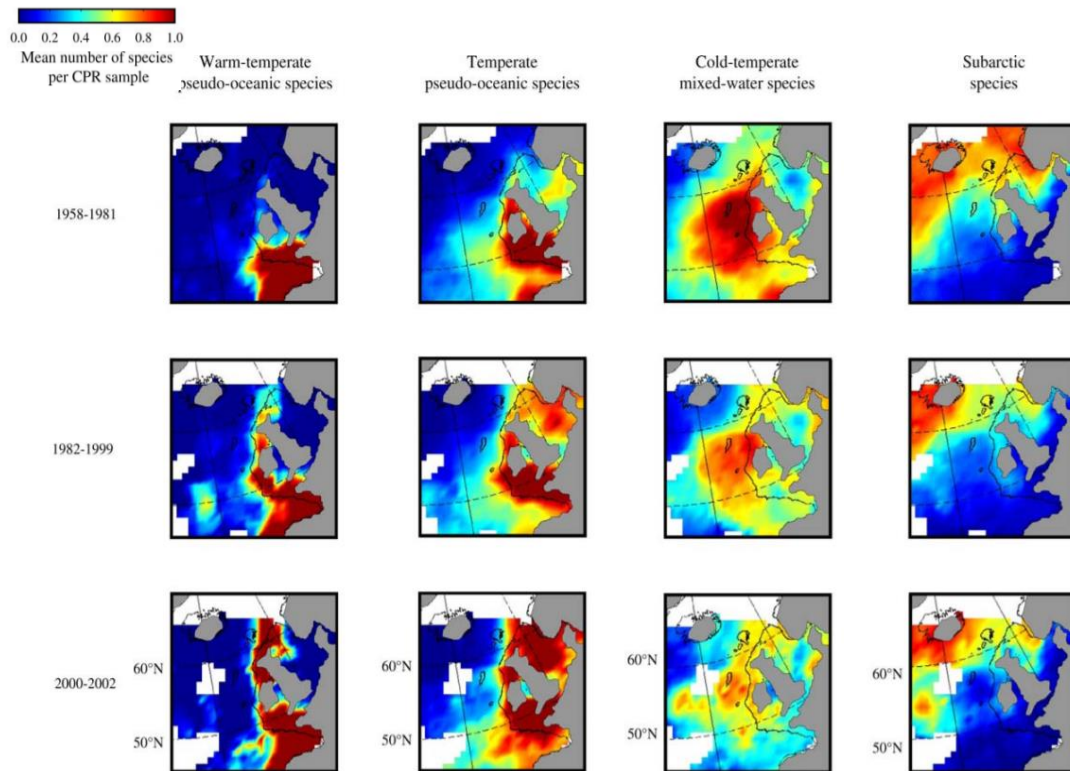
Souvent qualifié de zone de faible productivité malgré l'abondance en nutriments (HNLN, pour « high nutrients, low chlorophyl »), notamment en raison d'une limitation en élément fer (Bowie et al., 2015 ; Boyd et al., 2000 ; Quéroué et al., 2015), l'océan Austral présente cependant des zones à la remarquable productivité phytoplanctonique locale. C'est par exemple le cas des zones de plateaux—tel que le plateau de Kerguelen-Heard, fournissant du fer aux espèces phytoplanctoniques et engendrant une zone de forte productivité qualifiée de « plume » à l'Est de ces deux îles subantarctiques (Blain et al., 2007), ou la plume situé à l'Est de l'archipel Crozet (Pollard et al., 2007)—, des eaux localisées au niveau de monts sous-marins (Sergi et al., 2020), des zones frontales et structures à sous-mésoéchelle (fronts et tourbillons ; Lévy et al., 2018) ou de la zone englacée du continent Antarctique (Lizotte, 2001). Ainsi, des modifications relatives à la glace de mer, ou le déplacement des courants et structures sous-mésoéchelle, sont susceptibles d'impacter l'ensemble du réseau trophique par effet « bottom-up » via la production primaire sur laquelle il repose.

Les écosystèmes antarctiques et subantarctiques sont relativement difficiles à étudier *in situ* en raison du coût des campagnes océanographiques et de leur éloignement géographique. De nouvelles alternatives ont vu le jour afin d'améliorer les connaissances relatives aux différents écosystèmes de l'océan Austral. Par exemple, les satellites permettent l'acquisition de données longitudinales à grande couverture spatiale (« remote sensing »), qui complètent efficacement les campagnes océanographiques ponctuelles. Les satellites rendent notamment possible l'obtention de données relatives à la température de surface des océans (SST pour « sea surface temperature »), et aux anomalies de la hauteur d'eau (SSH pour « sea surface height ») qui permettent l'identification des courants océaniques et des structures mésoéchelle et sous-mésoéchelle (*e.g.* Park et al., 2014 ; Siegelman et al., 2020). Des images de couleur de l'eau acquises depuis la fin des années 1990 permettent, en l'absence de couverture nuageuse, l'estimation de la biomasse phytoplanctonique (Korb et al., 2004 ; Moore et al., 1999) ainsi que l'identification des grands groupes fonctionnels phytoplanctoniques présents à la surface des masses d'eau (Alvain et al., 2008, 2005). Les flotteurs-profileurs (« profiling floats ») et planeurs sous-marins (« gliders ») ARGO permettent quant à eux l'obtention de données océanographiques grâce à la réalisation de mesures *in situ* dans l'ensemble de la colonne d'eau (K. S. Johnson et al., 2009). L'acquisition de données *in situ* par ces instruments reste cependant limitée aux zones non englacées, et est conditionnée par la courantologie.

Le développement des études dites de « bio-logging » (Ropert-Coudert et Wilson, 2005), qui consistent à équiper des espèces d'enregistreurs dotés d'une multitude de capteurs, permet peu à peu de combler le déficit en données physico-chimiques (*e.g.* température et salinité, Piñones et al., 2019), de telle sorte que les balises utilisées dans les études de bio-logging fournissent à l'heure actuelle plus de 70% des profils océanographiques au-delà de 60° de latitude sud (Fedak, 2013). Certains enregistreurs permettent également l'acquisition de données biologiques relatives aux niveaux trophiques inférieurs (*e.g.* bioluminescence, Vacquie-Garcia et al., 2012 ; fluorescence, Jaud et al., 2012 ; microsonar, Goulet et al., 2019). Cette technique d'étude sera davantage détaillée dans une sous-section dédiée de la partie « matériels et méthodes » (p34).

## **7. De l'importance de l'étude des prédateurs supérieurs**

L'ensemble des changements environnementaux précédemment évoqués (*i.e.* pressions anthropiques et changement climatique) sont susceptibles de se répercuter sur les réseaux trophiques, et différentes observations ont déjà été menées en ce sens. Dans les gyres subtropicaux de l'Atlantique nord-est, une modification de la composition des communautés phytoplanctoniques a été détectée en lien avec une augmentation de la concentration en CO<sub>2</sub> et/ou une diminution du pH dans les zones oligotrophes (Taucher et al., 2018). Dans l'Atlantique nord, des changements de la diversité, de la taille et de la phénologie des copépodes calanoïdes ont été observés au sein de différents assemblages, déterminés en fonction de leurs préférences thermiques, depuis la fin des années 1950 jusqu'au début des années 2000 (Beaugrand, 2005). Cette étude (Figure 7) illustre que des pressions environnementales similaires peuvent affecter de manière différente des espèces en fonction de leur préférence thermique et de leur plasticité comportementale. Ceci a également été démontré chez le phoque annelé (*Pusa hispida*) et le beluga (*Delphinapterus leucas*), qui ont utilisé de manière différente les zones de bordure de glace au Svalbard au cours des 20 dernières années (Hamilton et al., 2019).



**Figure 7 : Évolution du nombre d'espèces zooplanctoniques constituant des assemblages déterminés en fonction de leurs préférences thermiques.**

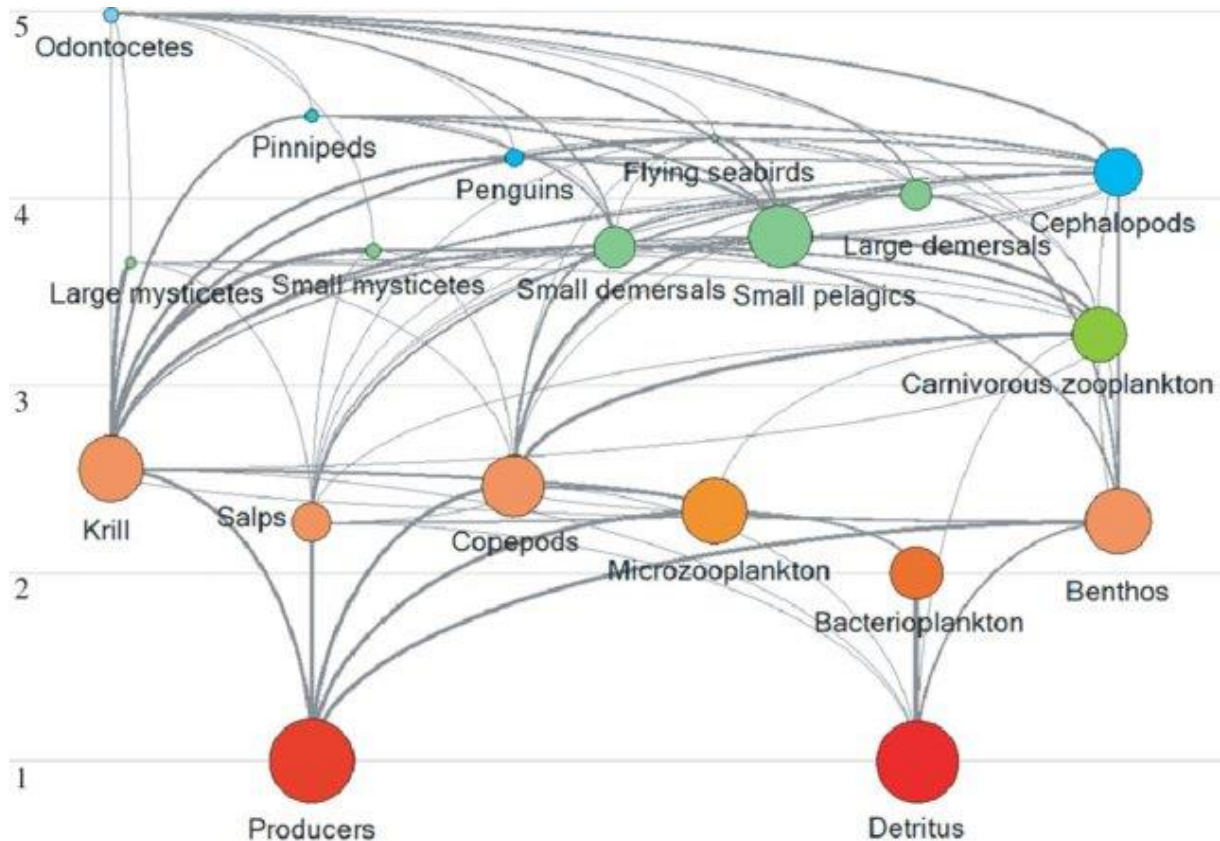
Trois périodes d'étude sont représentées : 1958-1981, 1982-1999, et 2000-2002. Source : Beaugrand, 2005.

Dans l'océan Austral sur lequel se focalise ce travail de thèse, une augmentation de la concentration en chlorophylle-a, proxy de la biomasse phytoplanctonique, a été mise en évidence au cours des deux dernières décennies à partir d'images satellite de la couleur de l'eau (Del Castillo et al., 2019). Une récente étude prédit que la distribution de la majorité des espèces de poissons lanterne va se déplacer vers le sud de l'océan Austral d'ici la fin du 21<sup>e</sup> siècle (Freer et al., 2019). L'habitat du krill antarctique (*Euphausia superba*) est également supposé se déplacer vers les hautes latitudes d'après de récentes projections (Veytia et al., 2020).

Le réseau trophique est organisé de telle sorte que les producteurs primaires, se trouvant à la base des chaînes alimentaires, présentent les biomasses les plus importantes. Ceux-ci sont ingérés par les consommateurs primaires, à leur tour ciblés par les consommateurs secondaires, et ainsi de suite jusqu'aux prédateurs supérieurs situés en sommet de chaîne alimentaire. Les flux d'énergie et de matière opèrent majoritairement des niveaux trophiques inférieurs vers les niveaux trophiques supérieurs, mais une partie de cette



énergie est dissipée au cours de chaque transfert, ce qui explique le fait qu'une espèce au niveau trophique élevé sera moins abondante dans l'environnement (Figure 8). Malgré leur rôle central au sein des réseaux trophiques, peu d'informations sont disponibles sur les niveaux trophiques intermédiaires au sein des écosystèmes reculés de l'océan Austral.



**Figure 8 : Structure du réseau trophique de l'océan Austral, établi en 2008 à partir d'un modèle Ecopath.**

La taille des points est proportionnelle à la biomasse des groupes fonctionnels, et l'épaisseur des lignes reflète l'importance des flux de biomasse. Source : Maldonado et al., 2016.

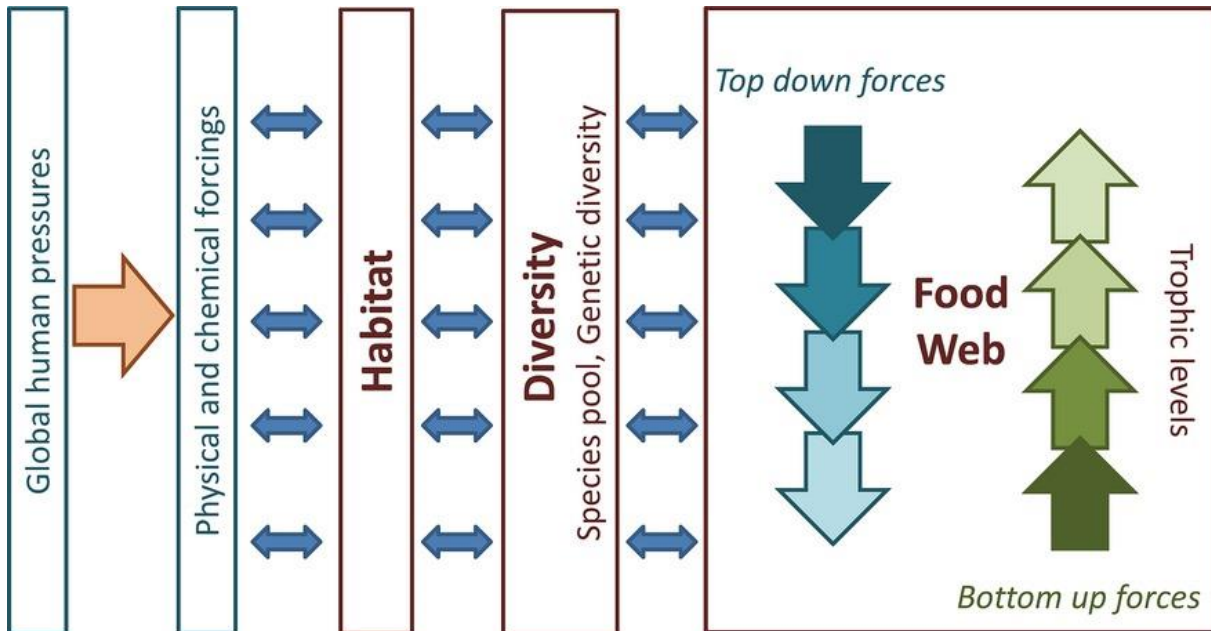
Puisqu'ils intègrent la variabilité spatio-temporelle des conditions océanographiques et de multiples processus écologiques relatifs aux niveaux trophiques inférieurs, les prédateurs supérieurs marins peuvent être considérés comme des sentinelles des écosystèmes dans lesquels ils évoluent (Durant et al., 2009 ; Hazen et al., 2019 ; Figure 9). Dans l'océan Austral, les pinnipèdes et oiseaux marins constituent des modèles d'étude de choix pour aborder des questions relatives à l'impact du changement global sur les écosystèmes marins. En effet, ces espèces sont qualifiées de prédateurs à site central (Elliott, 1988), c'est-à-dire que les individus se rassemblent en grand nombre sur les îles subantarctiques en périodes de mue et de reproduction. Cet aspect de leur écologie permet la mise en place de suivis démographiques sur le long terme (comptages, ou protocoles de capture-marquage-recapture).

Le suivi démographique de ces espèces consiste par exemple en l'acquisition de données relatives à la survie individuelle ou au succès reproducteur, et à en étudier les tendances sur le long terme. Ces données démographiques peuvent être mises en relation avec de multiples paramètres environnementaux, tels que la température de surface des océans ou la concentration en glace de mer (voir sous-section 8. de l'introduction : Les prédateurs marins, sentinelles du changement climatique).

De plus, les phases de retour à terre des prédateurs à site central permettent la réalisation de prélèvements biologiques, ainsi que la pose d'enregistreurs. En raison de la corpulence relativement importante des individus, l'impact des balises (en terme de poids et/ou d'aéro- et hydrodynamisme) est considéré comme négligeable (voir McMahon et al., 2008 ; Omeyer et al., 2019 ; Phillips et al., 2003 pour des exemples chez des phocidés, tortues marines, et oiseaux respectivement). De telles données permettent d'estimer l'habitat des individus équipés et/ou échantillonnés, ainsi que d'étudier leur activité d'alimentation. L'alimentation est le processus par lequel les espèces vont extraire des ressources de leur environnement, et l'énergie ainsi acquise est investie dans la reproduction, la croissance somatique ou la survie (Pianka, 1976 ; Stearns, 1989). Les organismes doivent donc effectuer des compromis, en allouant leur temps et énergie à ces différentes fonctions, et ces compromis seront d'autant plus importants que les apports énergétiques seront limités.

Parce que les ressources alimentaires sont limitées et distribuées de façon hétérogène dans l'environnement, et ceci est d'autant plus vrai dans le milieu océanique qui est fluide et dynamique dans les trois dimensions, les prédateurs supérieurs marins sont supposés adopter des stratégies particulières au cours de leur quête alimentaire afin d'optimiser les gains énergétiques (théorie de l'approvisionnement optimal ; MacArthur et Pianka, 1966). Ainsi, dans le cas de ressources distribuées en patches, un prédateur chassant de manière optimale devrait rechercher les patches de proies et les exploiter jusqu'à ce que l'acquisition d'énergie instantanée devienne égale au taux moyen d'acquisition d'énergie dans le cas de la capture de proies isolées.

Puisque le comportement des prédateurs supérieurs traduit des conditions biotiques et/ou abiotiques particulières, l'étude longitudinale de l'activité d'alimentation et du succès reproducteur de ces espèces semble particulièrement pertinente afin de déterminer l'impact de la variabilité à moyen terme des paramètres océanographiques sur ces espèces.



**Figure 9 : Schéma conceptuel illustrant les liens entre forçages environnementaux et dynamique des réseaux trophiques.**

Les pressions d'origine anthropiques modifient (flèche orange) les paramètres physico-chimiques de l'environnement, qui conditionnent l'habitat des espèces. Les habitats disponibles impactent à leur tour la biodiversité ; les espèces qui la composent interagissant au sein de réseaux trophiques. Les réseaux trophiques sont constitués d'espèces caractérisées par leur niveau trophique (*i.e.* position dans la chaîne alimentaire), et sont régis par deux processus majeurs : l'effet « top-down » (pression exercée par les niveaux trophiques supérieurs sur les niveaux trophiques inférieurs, *e.g.* prédation) et l'effet « bottom-up » (agissant des niveaux trophiques inférieurs vers les niveaux supérieurs, par exemple la production primaire conditionne l'existence des niveaux trophiques supérieurs). Ces relations trophiques sont représentées par les flèches verticales bleues (effets « top-down ») et vertes (effets « bottom-up »). Les flèches bleues horizontales illustrent que les modifications d'habitat, de diversité, ainsi que de structure des réseaux trophiques peuvent opérer à tous les niveaux trophiques, et induire des effets rétroactifs. Source : Constable et al., 2015.

## 8. Les prédateurs marins, sentinelles du changement climatique

De nombreuses études s'intéressent à l'impact des conditions environnementales sur le succès reproducteur de prédateurs marins. Une augmentation de la mortalité (40 % de la population) des pétrels bleus *Halobaena caerulea* de l'archipel de Kerguelen a ainsi été mise en évidence entre 1986 et 2001, au cours d'une période prolongée d'anomalie positive de la température de surface de l'océan (Barbraud et Weimerskirch, 2003). Au cours de la période 1963-2002, la survie et les performances reproductrices de fulmars argentés *Fulmarus glacialis* du site de Pointe Géologie en Terre Adélie ont diminué au cours de périodes d'augmentation de la température et de diminution de l'étendue de glace de mer (Jenouvrier et



al., 2003). Il a également été montré que la concentration de la glace de mer affecte la survie des mâles adultes de manchots empereurs *Aptenodytes forsteri* (Jenouvrier et al., 2005), ainsi que le succès reproducteur des manchots Adélie *Pygoscelis adeliae* (Barreau et al., 2019) et des pétrels des neiges *Pagodroma niveae* (Sauser et al., 2018). Il est également supposé que les différentes tendances de population observées entre plusieurs colonies d'éléphants de mer sont liées à des tendances régionales contrastées, sur le long terme, de l'étendue de glace de mer (Hindell et al., 2017, 2016). L'étendue de glace de mer impacte la masse au sevrage des jeunes éléphants de mer de l'île Macquarie (Clausius et al., 2017a), ainsi que la survie des jeunes femelles et leur recrutement au sein de la population reproductrice, ce qui se traduit par des variations de la trajectoire démographique de la population de cette île subantarctique (van den Hoff et al., 2014). La survie des jeunes au cours de leur première année de vie est également influencée par les phénomènes climatiques ENSO et SAM (McMahon et Burton, 2005). Une forte relation a également été mise en évidence entre la production primaire annuelle et le nombre de naissances au sein d'une colonie de phoques de Weddell (*Leptonychotes weddellii*) dans la polynie (zone libre de glace au milieu de la banquise) du détroit de McMurdo entre 1997 et 2012 (Paterson et al., 2015).

Parallèlement à ces études démographiques, des analyses relatives au comportement de recherche alimentaire de nombreux prédateurs marins ont été menées. Il a ainsi été montré que le comportement de recherche alimentaire des femelles éléphants de mer de Macquarie est impacté par des paramètres environnementaux aussi variés que la température de surface des océans, la bathymétrie, les anomalies de hauteur d'eau (impactant la courantologie) et la couleur de l'eau (indicateur des zones de production primaire) (Bradshaw et al., 2004). De plus, les éléphants de mer de l'archipel de Kerguelen plongent et capturent leurs proies d'autant plus profondément que la température à 200 mètres de profondeur des masses d'eau est élevée, et que l'atténuation de la lumière dans les 150 premiers mètres est faible (Guinet et al., 2014). L'utilisation d'enregistreurs embarqués sur une multitude d'espèces incluant phocidés, cétacés, oiseaux marins volants et oiseaux marins plongeurs a permis de mettre en évidence que l'activité d'alimentation de ces prédateurs supérieurs se déroule majoritairement au niveau de zones frontales, où la productivité de l'océan Austral est particulièrement élevée et/ou où leurs proies sont agrégées par les courants (voir Bost et al., 2009 et les références qui y sont mentionnées, ainsi que Cotté et al., 2015).

Les études sur l'écologie alimentaire réalisées à court terme (saisonniers, ou n'excédant pas quelques années) permettent l'amélioration des connaissances relatives à

l'écologie des espèces, ainsi qu'une meilleure caractérisation de leurs habitats. Cependant, celles-ci intègrent relativement peu de variabilité (environnementale et comportementale) et tiennent rarement compte du succès reproducteur associé. Elles restent donc peu informatives dans le contexte actuel d'augmentation et d'accélération de la variabilité des paramètres environnementaux. L'analyse de séries de données comportementales à plus long terme est nécessaire afin de déterminer l'impact du changement global sur l'écologie des espèces (Hindell et al., 2017), et de tels jeux de données demeurent relativement rares à l'heure actuelle. Ceci a néanmoins été réalisé chez les manchots royaux (*Aptenodytes patagonicus*), avec une étude menée entre 1992 et 2010 sur l'archipel de Crozet, suggérant que les zones de chasse de cette espèce vont se déplacer vers le Sud, accompagnant le déplacement du front polaire (Bost et al., 2015). Cette étude est d'ailleurs l'une des rares combinant données liées à l'activité d'alimentation et données démographiques, en lien avec les conditions environnementales. Une seconde étude, réalisée sur le même jeu de données au cours de la période 1992-2008, prédit que les zones d'alimentation les plus profitables pour les manchots royaux vont se décaler vers le sud de 25 à 40 km par décade (Péron et al., 2012). Un lien direct entre conditions environnementales, comportement de plongée et performances reproductrices a également été démontré chez les manchots Adélie, chez qui reproduction et activité d'alimentation répondent à un optimum commun de la concentration de glace de mer (Le Guen et al., 2018). Les éléphants de mer austraux de l'île Macquarie ont également fait l'objet de telles études. Ainsi, le comportement de recherche alimentaire de cette espèce a été étudié en lien avec les conditions océanographiques entre 2004 et 2016 (McMahon et al., 2019), et la relation entre démographie (1949-2015) et utilisation de l'habitat (2000-2010) a également été étudiée en tenant compte des paramètres environnementaux (Hindell et al., 2017 ; van den Hoff et al., 2014).

En outre, les stratégies individuelles peuvent potentiellement impacter la dynamique de population (Hindell et al., 2017). En effet, deux groupes d'individus issus d'une même population et utilisant des habitats différents peuvent rencontrer des conditions environnementales variées, et éventuellement contribuer de manière différente à la dynamique de population. Il est donc important d'étudier simultanément les conditions environnementales et la valeur sélective des espèces, sur le long terme, afin de déterminer leur résilience aux changements environnementaux. Peu d'études s'intéressent cependant à l'impact de l'évolution des paramètres environnementaux sur (i) le succès reproducteur et la dynamique de population, (ii) la plasticité comportementale/résilience inférée à partir de

l'habitat et du comportement de recherche alimentaire, et (iii) l'importance relative de stratégies alimentaires au sein d'une population. Les mécanismes reliant conditions océanographiques, succès alimentaire à l'échelle des trajets en mer, et succès reproducteur sont encore peu compris, notamment en raison du manque de séries temporelles associant écologie en mer, paramètres océanographiques, et trajectoires démographiques.

Fort de ce constat, le présent travail de thèse se propose d'étudier la variabilité comportementale d'une espèce emblématique du secteur Indien de l'océan Austral, l'éléphant de mer austral (*Mirounga leonina*). Cette espèce s'avère d'un intérêt particulier afin d'évaluer l'impact des variations de l'environnement marin sur différents écosystèmes de l'océan Austral. En effet, les éléphants de mer s'alimentant tant sur les plateaux continentaux que dans les différentes masses d'eau et zones frontales de l'océan Austral (Bailleul et al., 2007 ; Biuw et al., 2007 ; Labrousse et al., 2017b, 2017a, 2015). Grands migrants, ils explorent une vaste part de l'océan Austral dans les trois dimensions, exploitant les deux domaines principaux de l'océan Austral que sont l'océan ouvert de la zone sub-Antarctique et la zone englacée du plateau périantarctique (Bailleul et al., 2007). Les éléphants de mer sont donc susceptibles de capturer et d'intégrer une part significative de la variabilité climatique dans leurs performances alimentaires et reproductrices.

Cette thèse se focalise plus précisément sur la population d'éléphants de mer de l'archipel de Kerguelen, pour laquelle l'écologie en mer et les paramètres océanographiques associés sont étudiés en séries temporelles depuis une quinzaine d'années par le Centre d'Études Biologiques de Chizé. Ce jeu de données sans équivalent, constituant à notre connaissance la plus longue série temporelle sur le comportement alimentaire et les déplacements d'une espèce de mammifère marin dans l'océan Austral, permet d'aborder des questions relatives à la variabilité interannuelle et aux tendances à moyen terme. Aux données relatives à l'écologie alimentaire sont couplées des informations obtenues simultanément sur la démographie et le succès reproducteur de cette population (depuis 1956 et 2006, respectivement). Cette thèse a donc pour vocation de déterminer l'évolution de l'activité d'alimentation des éléphants de mer à l'échelle décennale, ainsi que le succès reproducteur associé, en lien avec les conditions environnementales. De plus, l'activité d'alimentation sera caractérisée au moyen de l'analyse conjointe de jeux de données complémentaires (bio-logging et prélèvements biologiques), permettant une identification plus précise des stratégies alimentaires représentées au sein de la population (Jeanniard du Dot et al., 2017a).

## 9. Structure et objectifs de la thèse

L'objectif de ce travail de thèse est d'étudier la variabilité interannuelle de l'écologie en mer et du succès reproducteur, en lien avec les conditions environnementales, d'une espèce emblématique de l'océan Austral, l'éléphant de mer du sud. La présentation du modèle d'étude, ainsi que les informations relatives aux techniques d'étude employées, sont disponibles dans une section générale « matériels et méthodes » (p25). Ce manuscrit de thèse s'articule autour de trois chapitres, ayant pour objectifs de répondre aux principales questions suivantes :

**Le régime alimentaire et les zones d'alimentation des femelles éléphants de mer ont-ils évolué au cours de la dernière décennie, et dans quelles mesures l'habitat d'alimentation des femelles influence-t-il leur succès reproducteur ?**

Le **chapitre 1** (p46) porte sur la variabilité décennale du comportement de recherche alimentaire des femelles éléphants de mer, en s'intéressant d'une part à leur régime alimentaire à travers les isotopes stables de l'azote, et d'autre part à leurs zones d'alimentation à relativement large échelle, grâce à l'analyse des isotopes stables du carbone et de la variabilité spatiale (distribution latitudinale) de leurs trajets en mer. Ce chapitre vise à une meilleure caractérisation des stratégies alimentaires des femelles éléphants de mer, ainsi qu'à une meilleure compréhension de l'importance de ces stratégies au sein de la population. Les stratégies alimentaires des femelles y sont mises en lien avec le succès reproducteur, estimé à partir de la masse au sevrage des jeunes. L'analyse conjointe de ces différents jeux de données, récoltés sur la période 2004-2018, permet de discuter des variations comportementales et des tendances démographiques observées, en lien avec les connaissances actuelles relatives à la structure et au fonctionnement des écosystèmes de l'océan Austral, disponibles dans la bibliographie.

Les analyses relatives à ce chapitre concernent l'écologie des éléphants de mer au cours de la période de reproduction, et du trajet en mer la précédant. Elles font l'objet d'un article rédigé en tant que première auteure publié en 2020 dans *Proceedings of the Royal Society B* :

Mestre, J., Authier, M., Cherel, Y., Harcourt, R., McMahon, C.R., Hindell, M.A., Charrassin, J.-B., Guinet C. 2020. Decadal changes in blood  $\delta^{13}\text{C}$  values, at-sea distribution, and weaning mass of southern elephant seals from Kerguelen Islands. *Proceedings of the Royal Society B*. 287: 2020154. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.1544>

**Le comportement de plongée et de recherche alimentaire des femelles éléphants de mer, ainsi que leur condition corporelle, ont-ils changé, en lien avec les conditions océanographiques, au cours des quatorze dernières années ? Quels sont les paramètres, environnementaux ou comportementaux, impactant le succès d'alimentation ?**

Le **chapitre 2** (p70) s'intéresse à la variabilité du comportement de plongée des femelles éléphants de mer au cours de la même période d'étude (2004-2018), au regard de paramètres environnementaux. Pour ce faire, des modèles statistiques ont été établis sur l'ensemble des données de plongée relatives aux femelles éléphants de mer au cours de la période post-mue (~ mars-septembre). Trois catégories de modèles ont été réalisées : la première visant à décrire le comportement de plongée des éléphants de mer (profondeur et durée de plongée), la seconde s'intéressant au comportement de recherche alimentaire (proportion de temps passé en chasse par rapport à la durée de plongée), et la dernière portant sur les plongées de dérive des individus (permettant d'inférer leur condition corporelle). Le but de ces modèles étant de déterminer les facteurs influençant la variabilité comportementale des éléphants de mer, différentes variables explicatives ont été considérées, telles que l'année, la bathymétrie, la masse d'eau, la période d'ensoleillement (impactant de façon nycthémérale la distribution des proies des éléphants de mer et donc le comportement de ces derniers ; *e.g.* Guinet et al., 2014), et des paramètres comportementaux. Dans un second temps, l'étude de la cinétique d'amélioration de la condition corporelle des éléphants de mer a permis la comparaison interannuelle de leur condition au départ de la colonie, ainsi que de la vitesse à laquelle ils améliorent leur condition corporelle au cours de leurs trajets en mer. Enfin, une analyse spatiale des trajets des individus a été réalisée en fonction de la cinétique d'amélioration de leur condition corporelle.

Les résultats du chapitre 2 seront valorisés dans le cadre d'un article scientifique actuellement en préparation, et rédigé en tant que première auteure :

Mestre, J., Tournier, M., Heerah, K., Picard B., Harcourt, R., McMahon, C.R., Hindell, M.A., Charrassin, J.-B., Guinet C. Habitat use, foraging behaviour and body condition monitoring in Kerguelen southern elephant seals over a decade. En préparation.

**La localisation de la colonie d'étude influence-t-elle la zone d'alimentation des mâles et femelles éléphants de mer, adultes et subadultes, et engendre-t-elle une différence du succès reproducteur ? Les différents habitats d'alimentation connus chez les éléphants de mer sont-ils utilisés dans des proportions similaires au sein de chacune des colonies ?**

Le **chapitre 3** (p101) ne s'intéresse non plus à la variabilité interannuelle du comportement des éléphants de mer, mais à l'effet de la localisation de la colonie reproductrice, au sein de l'archipel de Kerguelen, sur les déplacements alimentaires. Il fait l'objet d'une comparaison entre deux colonies d'éléphants de mer, suivies au sein de deux sites d'étude séparés d'une trentaine de kilomètres à vol d'oiseau, mais par plus de 70 km de linéaire côtier. Ce chapitre porte sur l'écologie alimentaire des mâles et femelles éléphants de mer, inférée au moyen de l'analyse d'isotopes stables et de données de bio-logging, ainsi qu'à la condition corporelle des jeunes au sevrage. Une attention particulière est portée à l'importance relative et à la structuration des stratégies alimentaires des éléphants de mer (en partie caractérisées dans le chapitre 1), entre les deux sites d'étude, et au sein de chacun d'entre eux.

Les analyses présentées dans le chapitre 3 font l'objet d'un article rédigé en tant que co-premier auteur. Actuellement en cours de correction suite à un premier échange avec la quasi-totalité des co-auteurs, cet article sera soumis d'ici la fin de l'année 2020 ou le début de l'année 2021 :

Mestre, J.\*, Allegue H.\*, Lallement, P., Cherel, Y., Patrick, S., Charrassin, J.-B., Guinet C. Breeding site predicts foraging habitat, behaviour, and success in southern elephant seals from Kerguelen Islands. En préparation.

\* Equal contributions.

Enfin, la dernière partie de ce manuscrit (p140) est dédiée à la discussion des principaux résultats de cette thèse, ainsi qu'à leur remise en contexte dans un cadre plus global. Elle abordera notamment des sujets tels que (i) l'intérêt de la combinaison de différentes techniques d'étude pour caractériser l'écologie alimentaire d'une espèce, (ii) la prise en compte de la variabilité comportementale individuelle et la représentativité des individus à l'échelle de la (sous-)population, ou encore (iii) la pertinence de l'éléphant de mer en tant que bio-indicateur à l'échelle de l'océan Austral.

## Matériels et méthodes



# 1. L'éléphant de mer austral, modèle d'étude de choix

## 1.1. Généralités

Autrefois regroupés avec les Otariidea (otaries) et Odobenidae (morses) dans le sous-ordre des Pinnipèdes (littéralement « pattes en forme de nageoires »), les Phocidae ou phoques se différencient de ces deux autres familles par l'absence ou quasi-absence de pavillons auditifs externes, leur locomotion terrestre par reptation, et la propulsion dans le milieu aquatique à l'aide des palmures postérieures. Les Phocidae sont constitués de 18 espèces réparties en plusieurs genres, dont le genre *Mirounga* auquel appartiennent les éléphants de mer.

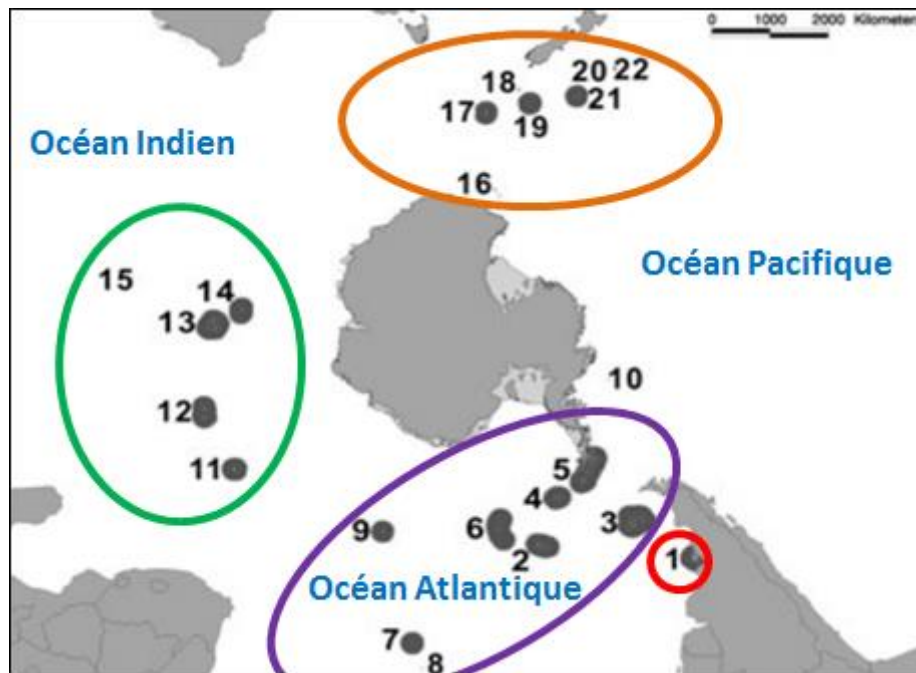
Il existe actuellement deux espèces d'éléphants de mer, l'une présente sur la côte pacifique nord-américaine (*Mirounga angustirostris*) et la seconde localisée dans l'hémisphère sud (*Mirounga leonina* ; Linnaeus, 1758). Les individus de cette seconde espèce sont classiquement qualifiés d'éléphants de mer austraux ou éléphants de mer du sud, mais la dénomination simplifiée « éléphants de mer » sera employée dans le présent manuscrit afin de faire référence au modèle d'étude.

Les éléphants de mer possèdent une répartition circumpolaire (Ling et Bryden, 1992), et sont distribués au sein de quatre populations majeures génétiquement distinctes (Rus Hoelzel et al., 2001 ; Slade et al., 1998 ; Figure 10). L'une regroupe les îles de Kerguelen, Crozet et Marion dans le secteur Indien de l'océan Austral, la population de l'île Macquarie se situe dans le secteur Pacifique, la Péninsule Valdés se trouve en Argentine, tandis que la Géorgie du Sud se situe dans le secteur Atlantique. Ces populations d'éléphants de mer présentent différentes tendances populationnelles, ainsi que des comportements variables, à travers leur aire de répartition (Hindell et al., 2017, 2016).

Les éléphants de mer parcourent chaque année des milliers de kilomètres dans les eaux de l'océan Austral, où ils effectuent pendant plusieurs mois consécutifs une soixantaine de plongées par jour afin de s'alimenter (voir sous-section 1.2. Biologie de l'espèce, p28). Ils intègrent de ce fait la variabilité spatio-temporelle de conditions océanographiques variées, et peuvent être considérés comme des sentinelles de l'océan Austral (Hindell et al., 2016). De plus, l'étude de leur comportement à fine échelle est susceptible de révéler des informations relatives à l'abondance et à la distribution de leurs proies (Thums et al., 2011). De par leur taille et leur abondance, ainsi que leur statut de prédateur supérieur, les éléphants de mer sont



parmi les principaux consommateurs de ressources de l'océan Austral, et constituent donc une espèce clé de ces écosystèmes.



**Figure 10 : Distribution circumpolaire des éléphants de mer austraux, les quatre principales populations étant localisées au sein de la partie australe des océans Indien (vert), Pacifique (orange), Atlantique (violet), et en Amérique du Sud (rouge).**

Les éléphants de mer sont répartis au sein de différentes populations : 1, Péninsule Valdés ; 2, Géorgie du Sud ; 3, Îles Falkland ; 4, Îles Orkney du Sud ; 5, Îles Shetland du Sud ; 6, Îles Sandwich du Sud ; 7, Île Gough ; 8, Tristan da Cunha ; 9, Île Bouvet ; 10, Île Peter I ; 11, Îles du Prince Edouard ; 12, Îles Crozet ; 13, Îles Kerguelen ; 14, Île Heard ; 15, Îles St. Paul et Amsterdam ; 16, Îles Balleny ; 17, Île Macquarie ; 18, Île Auckland ; 19, Île Campbell ; 20, Île Bounty ; 21, Antipodes ; 22, Île Chatham. Modifié d'après McMahon et al., 2005a.

Après avoir connu un déclin majeur entre les années 1960 et 1990 (Authier et al., 2011 ; Guinet et al., 1999 ; McMahon et al., 2005b), la population d'éléphants de mer de l'archipel de Kerguelen est de nouveau en augmentation avec un taux de croissance toutefois modeste de 1% par an (Joris Laborie, communication personnelle). Ceci suggère que les conditions environnementales, et en particulier celles liées à l'activité d'alimentation des éléphants de mer de cette population, sont redevenues plus favorable au cours des deux dernières décennies dans le secteur Indien de l'océan Austral. Par ailleurs, les travaux de recensement des plages inaccessibles de Kerguelen au moyen d'images satellites révèlent que l'effectif total de la population d'éléphant de mer de Kerguelen dépasserait 300 000 individus, soit le double des effectifs couramment dénombré sur la péninsule Courbet (Joris Laborie,

communication personnelle). L'impact écologique de cette population sur les écosystèmes marins du secteur Indien de l'océan Austral est par conséquent beaucoup plus important qu'initialement supposé. C'est essentiellement sur la population d'éléphants de mer de l'archipel de Kerguelen que se focalise le présent travail de thèse.

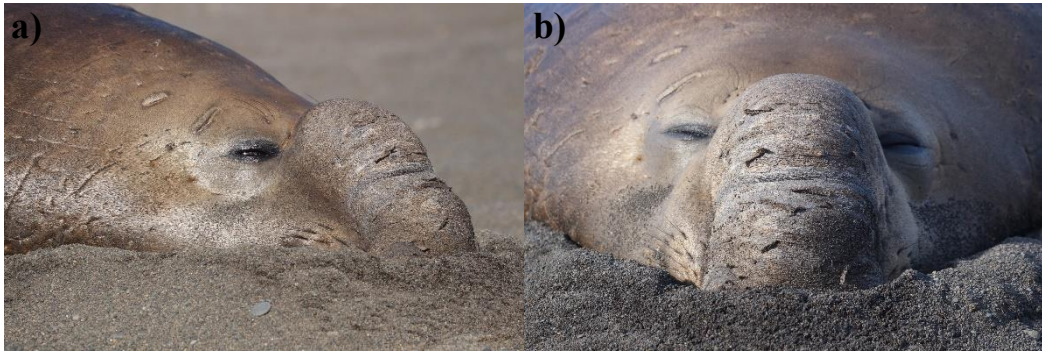
## 1.2. Biologie de l'espèce

L'éléphant de mer est le plus grand représentant de la famille des Phocidae. C'est également l'espèce de mammifères présentant le plus important dimorphisme sexuel (Figure 11). Les mâles adultes mesurent entre 4,5 et 6,5 mètres pour un poids moyen de 3,7 tonnes, tandis que les femelles mesurent entre 2,5 et 4 mètres pour un poids compris entre 350 et 800 kg (Shirihai, 2007).



**Figure 11 : Dimorphisme sexuel chez les éléphants de mer du sud.**  
Photographie : Julie Mestre.

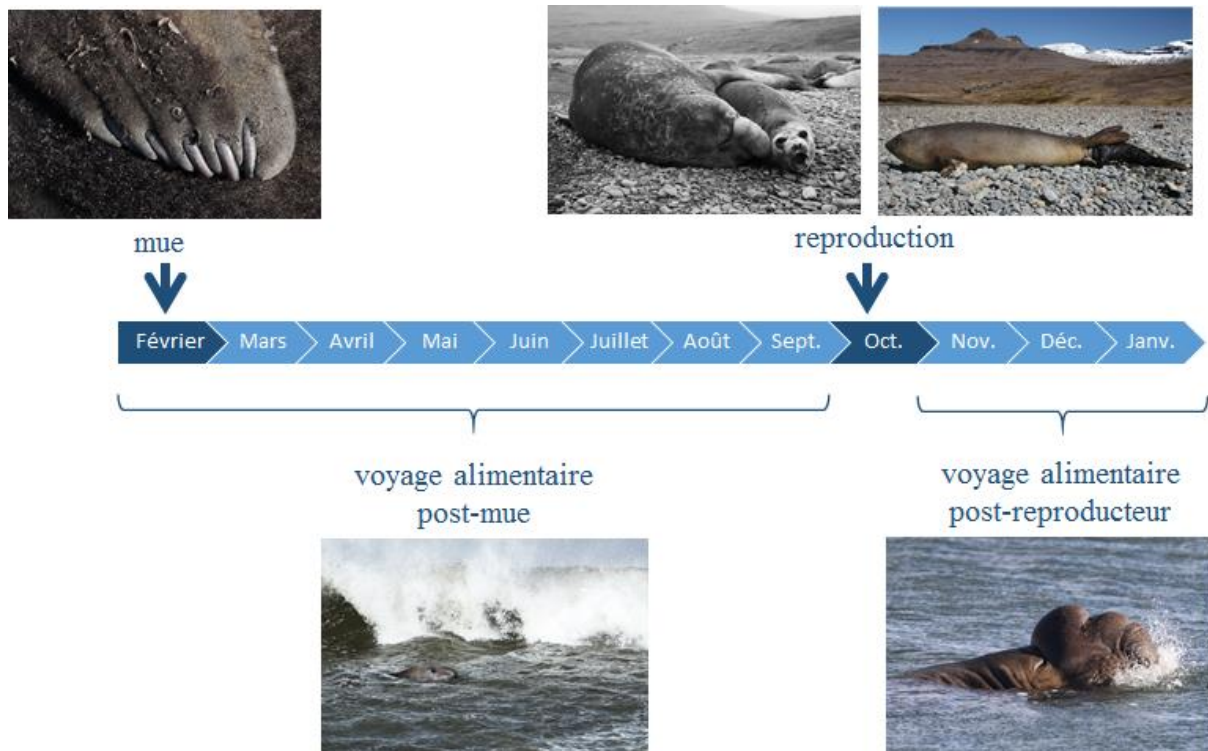
Espèce polygyne, les éléphants de mer austraux se regroupent en harems au cours de la période de reproduction. En plus de leur corpulence, les mâles se distinguent des femelles de par leur proboscis (Figure 12), protubérance nasale jouant le rôle de caisse de résonance pour intimider les mâles rivaux. Les mâles vainqueurs des combats, qualifiés de « pachas », sont à la tête de harems constitués de 30 femelles en moyenne, mais pouvant aller jusqu'à une centaine d'individus, tandis que les mâles périphériques tentent de se reproduire de façon opportuniste (de Bruyn et al., 2011).



**Figure 12 : Vues de face (a) et de profil (b) du proboscis d'un éléphant de mer mâle adulte reproducteur.**

Photographies : Julie Mestre.

Les individus adultes passent 85 à 90% de leur temps en mer (Hindell et al., 1991 ; McIntyre et al., 2010), le cycle biologique annuel des éléphants de mer (Figure 13) étant ponctué de deux séjours à terre d'environ un mois chacun, en septembre pour la période de reproduction, et en janvier afin d'effectuer une mue intégrale de leur pelage (Chaise et al., 2019 ; Stewart et DeLong, 1995). Reproducteurs sur capital, les éléphants de mer jeûnent pendant leurs séjours à terre (Berta et al., 2005). Ils s'alimentent au cours de leurs déplacements en mer, plongeant de façon quasi continue et ne passant que deux à trois minutes en surface entre chaque plongée (Leboeuf et al., 1986). Ils réalisent des plongées d'une profondeur moyenne de 400 à 600 mètres, pour une durée allant de 20 à 30 minutes en moyenne. Le record de plongée enregistré chez cette espèce est de plus de 2000 mètres de profondeur, pour une durée maximale de plus de 120 minutes (Hindell et al., 1992). Ils possèdent donc les capacités de plongée les plus importantes de tous les Pinnipèdes (Hindell et al., 1991). Au cours de leurs migrations bisannuelles, les éléphants de mer parcourent des milliers de kilomètres dans les eaux de l'océan Austral (Biuw et al., 2007 ; Hindell et McMahon, 2000 ; McConnell et al., 1992). L'acquisition des ressources alimentaires au cours de ces trajets est donc d'une importance majeure dans le cycle biologique de l'espèce.



**Figure 13 : Cycle de vie annuel des éléphants de mer australiens.**

Les individus passent l'essentiel de leur vie en mer lors de deux voyages alimentaires, entrecoupés de deux mois sur la terre ferme lors des périodes de mue et de reproduction. Photographies Julie Mestre.

### 1.3. Écologie alimentaire

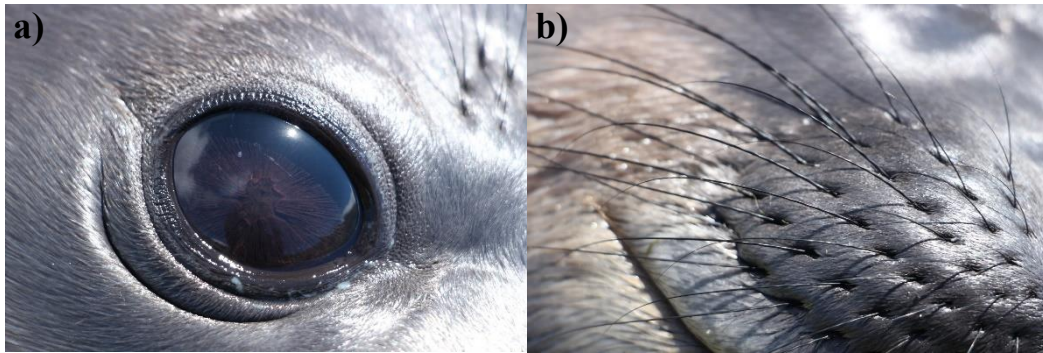
Les premières études d'écologie alimentaire menées sur les éléphants de mer étaient basées sur l'analyse de contenus stomacaux suite au lavage du système digestif (Daneri et Carlini, 2002 ; Slip, 1995). La première étude, réalisée sur l'île Heard - localisée proche de l'archipel de Kerguelen - a permis de mettre en évidence que les estomacs de 86 % des individus étudiés contenaient des restes de 17 espèces de céphalopodes, suggérant que les céphalopodes constituent les proies principales des éléphants de mer. Cependant, les becs de céphalopodes, constitués essentiellement de chitine, ne sont pas dégradés par les sucs digestifs et ne sont donc pas digérés par les éléphants de mer. Ils ont par conséquent tendance à s'accumuler dans l'estomac de ces phocidés, et induisent de ce fait une vision biaisée du régime alimentaire de cette espèce en faveur des céphalopodes. Des restes de 4 espèces de poissons de la famille des Myctophidae (*Dissostichus eleginoides*, *Electrona carlsbergi*, *Electrona antarctica* et *Gymnoscopelus nicholsi*), identifiés à partir de leurs otolithes (concrétions calcaires localisées dans l'oreille interne des vertébrés, et dont la forme varie en fonction de l'espèce considérée), avaient également été retrouvés dans 66 % des estomacs. La seconde étude, conduite sur l'île du roi Georges (située à l'extrémité de la péninsule

Antarctique), a permis l'identification de poissons de la familles des Myctophidae, Nototheniidae (dont la calandre antarctique *Pleurogramma antarcticum*) et des Channichthyidae ; la première représentant plus de 76 % des otolithes identifiés.

Une étude plus récente et moins invasive, réalisée à partir de l'analyse de la valeur isotopique en  $\delta^{15}\text{N}$  de prélèvements sanguins d'éléphants de mer de l'archipel de Kerguelen (voir sous-section relative aux isotopes stables, p39), a permis d'affirmer que les myctophidés constituent les proies principales des femelles éléphants de mer (Cherel et al., 2008). Par ailleurs, des analyses isotopiques réalisées sur les dents d'éléphants de mer ont permis d'établir que le régime alimentaire des mâles et des femelles éléphants de mer diverge entre 2 et 4 ans. Vers cet âge, les mâles abandonnent un mode de prospection océanique pour concentrer leur activité de recherche alimentaire au niveau des plateaux péri-insulaires ou périantarctique (Bailleul et al., 2010 ; Martin et al., 2011). L'augmentation avec l'âge de la valeur en  $\delta^{15}\text{N}$  des mâles, alors qu'ils restent fidèles à leur habitat de pêche, révèle qu'il consomment alors des proies situées à des niveaux trophiques plus élevés, et probablement de plus grande taille (Bailleul et al., 2010 ; Chaigne et al., 2012 ; Martin et al., 2011).

Les myctophidés sont de petits poissons mésopélagiques plus communément dénommés « poissons lanternes ». Une de leurs principales caractéristiques est leur capacité à utiliser le phénomène de bioluminescence à des fins de communication, attraction des proies, ou distraction des prédateurs (voir Catul et al., 2011 pour une synthèse bibliographique). Ils émettent de la lumière sous forme de flashes à partir de photophores à émission glandulaire (e.g. *E. antarctica* et *E. carlsbergi*), ou une lueur diffuse grâce à des photophores à émission intracellulaire (e.g. *G. nicholsi*). L'activité d'alimentation des éléphants de mer étant influencée par le nombre de pulses bioluminescents (Vacquié-Garcia et al., 2012), il est supposé que les éléphants de mer utilisent le signal de bioluminescence afin de détecter leurs proies (Goulet et al., 2020 ; Vacquié-Garcia et al., 2012). En effet, les myctophidés émettent des signaux lumineux à des longueurs d'ondes comprises entre 450 et 480 nm (Herring, 1983 ; Widder et al., 1983), qui appartiennent au spectre visible des éléphants de mer (Lythgoe et Dartnall, 1970 ; Figure 14a). Il est également supposé que les éléphants de mer utilisent leurs vibrisses afin de localiser leurs proies (McGovern et al., 2015 ; Figure 14b).





**Figure 14 : Gros plan de l'œil et des vibrisses d'un juvénile d'éléphant de mer.**

Photographies : Julie Mestre.

Les myctophidés représentent une proportion importante de la biomasse abyssale, et jouent un rôle essentiel au sein des réseaux trophiques pélagiques, constituant le lien essentiel entre organismes zooplanctoniques et prédateurs supérieurs (Saunders et al., 2019). Les myctophidés sont retrouvés dans des profondeurs moyennes comprises entre 200 et 1000 mètres, et effectuent des migrations verticales circadiennes qualifiées de « nycthémerales » (Auster et al., 1992). Ce comportement de migration verticale leur permettrait de limiter le risque de prédation en étant davantage dissimulés dans les profondeurs de jour, mais aussi de suivre la migration du zooplancton, dont ils se nourrissent, vers la surface de nuit (Robison, 2003). Le phénomène de migration nycthémerale est également observé chez les éléphants de mer, dont la profondeur des plongées pélagiques varie de façon diurne (Biuw et al., 2007 ; McIntyre et al., 2010).

#### **1.4. Comportement de plongée et utilisation d'habitat**

Le comportement des éléphants de mer, ainsi que l'habitat qu'ils utilisent, varie en fonction du sexe des individus (Hindell et al., 1991). Les femelles réalisent principalement des plongées pélagiques dans l'océan ouvert de la zone subantarctique, ou en bordure de glace autour du continent Antarctique (Hindell et al., 2016 ; Labrousse et al., 2017, 2015). Les mâles réalisent quant à eux à la fois des plongées benthiques et pélagiques, et utilisent principalement les zones de plateau localisées autour de l'archipel de Kerguelen (plateau de Kerguelen-Heard), ou le plateau périantarctique (Hindell et al., 2016 ; O'Toole et al., 2014). Contrairement aux femelles qui suivent la bordure de glace au fur et à mesure de sa formation, les mâles adultes peuvent s'aventurer jusque dans certaines polynies de la banquise antarctique (Labrousse et al., 2017a, 2017b, 2015 ; Ohshima et al., 2013).

De nombreux facteurs physiques, tels que la température des masses d'eau, impactent le comportement de plongée des éléphants de mer. En effet, ceux-ci plongent d'autant plus profondément que la température de l'eau est élevée (Bailleul et al., 2007 ; Guinet et al., 2014 ; McIntyre et al., 2010). Ils effectuent également des plongées moins profondes lorsque la lumière est fortement atténuée dans la colonne d'eau (Jaud et al., 2012). En outre, ces deux facteurs impactent le nombre de tentatives de captures de proies des éléphants de mer (Guinet et al., 2014). À une échelle plus fine, l'impact de l'hydrodynamisme et des structures sous-méso-échelle a également été démontré sur le comportement des éléphants de mer, qui tendent à privilégier la bordure des structures tourbillonnaires pour s'alimenter activement (Cotté et al., 2015 ; Della Penna et al., 2015). Ces structures hydrodynamiques agrègent les organismes (d'Ovidio et al., 2013) et sont de plus des zones de forte productivité (Uchida et al., 2020). Au cours de leurs phases de recherche alimentaire au sein de ces structures, les éléphants de mer peuvent limiter leurs déplacements actifs horizontaux, et deviennent alors lagrangiens, c'est-à-dire qu'ils sont advectés (*i.e.* se laissent transporter passivement) par les courants marins (Della Penna et al., 2015). De plus, les éléphants de mer se déplacent dans des eaux riches en chlorophylle au cours de leurs trajets post-reproducteurs (Cotté et al., 2015).

Chacune des études précédemment citées a permis de mettre en évidence, de manière directe ou indirecte, des liens entre les éléphants de mer et les niveaux trophiques sous-jacents. Ces études constituent une étape importante dans la compréhension de la structure des écosystèmes de l'océan Austral. Les éléphants de mer peuvent donc être utilisés en tant qu'espèce bio-indicatrice des changements environnementaux affectant l'océan Austral (Guinet et al., 1996 ; Hindell et al., 2003).

## 2. L'étude d'une espèce cryptique en milieu naturel

### 2.1. Bio-logging

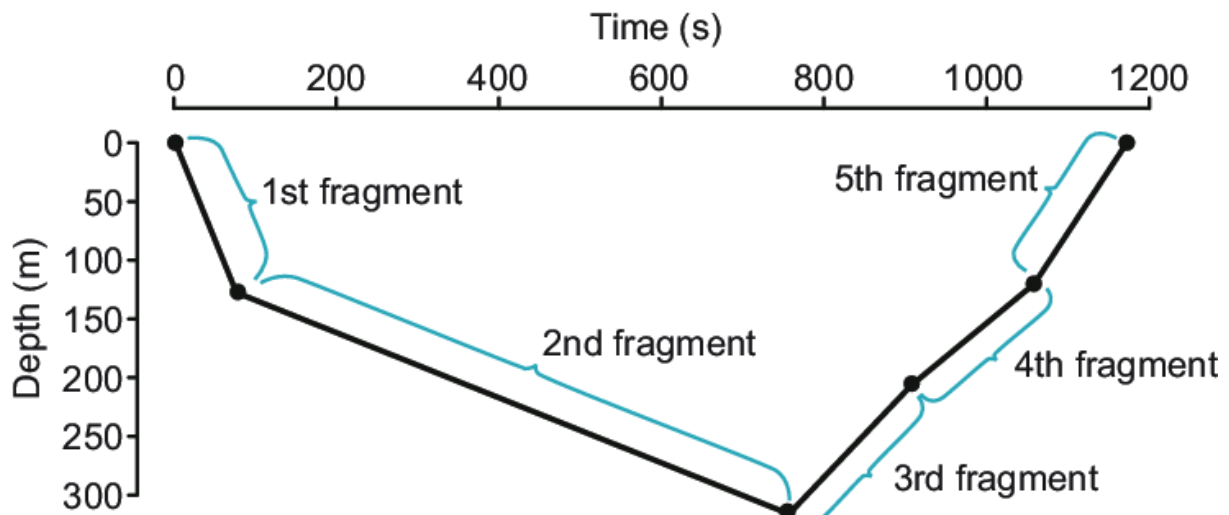
#### 2.1.1. Généralités

Les études dites de « bio-logging » consistent en la pose d'enregistreurs autonomes sur des espèces sauvages évoluant librement dans le milieu naturel. Depuis le début des années 1990, le développement des méthodes de suivi télémétrique (Evans et al., 2013 ; Kooyman, 2004 ; Ropert-Coudert et Wilson, 2005) permet une meilleure compréhension de la biologie et de l'écologie des prédateurs marins.

Les balises permettent la géolocalisation des individus par différentes méthodes en fonction du type de balise considéré. Ainsi, certaines balises comme les balises GPS-GSM vont permettre de localiser l'animal à partir du géo-positionnement par satellite (GPS), et envoyer régulièrement leurs positions géographiques via le réseau de téléphonie GSM. Ce type de balises est classiquement employé en zone côtière, et a par exemple été déployé sur des phoques veaux-marins (*Phoca vitulina vitulina*) et phoques gris (*Halichoerus grypus*) dans les estuaires du nord de la France (Planque et al., 2020 ; Vincent et al., 2010). L'exercice est plus complexe pour des espèces ne se rendant pas régulièrement en surface, comme c'est par exemple le cas des poissons lune (*Mola mola* ; Sousa et al., 2016), des requins baleines (*Rhincodon typus* ; Hueter et al., 2013), ou encore des espadons (*Xiphias gladius* ; Takahashi et al., 2003). Afin d'étudier leurs trajets, ces espèces sont équipées de PSAT (Pop-up Satellite Archival Tags). Ces balises géo-localisent l'animal au moyen de la mesure de la lumière ambiante, couplée à des données de champs magnétique ou autres données physico-chimiques. Ces balises enregistrent et stockent les données lorsqu'elles sont immergées, et se retrouvent en surface à la fin de la période d'étude, grâce à un flotteur et à un système de relargage automatique. Enfin, dans le cas d'espèces retournant régulièrement à la surface mais évoluent dans des milieux reculés, comme les éléphants de mer, les balises classiquement utilisées sont les balises Argos. Celles-ci permettent la localisation de l'animal lors de son retour en surface, par triangulation à partir du réseau de satellites Argos (<http://www.argos-system.org/>), et les données sont alors archivées dans la balise et/ou transmises par ce même réseau satellite.



Il est important de préciser que les données enregistrées par les balises Argos peuvent être obtenues en haute résolution lors de la récupération de la balise - ceci n'étant pas toujours réalisable - et/ou en basse résolution. Dans le second cas, les profils de plongée sont résumés à bord de la balise à partir d'un algorithme broken-stick, avant d'être transmises par le réseau de satellites Argos (Fedak et al., 2001). Une plongée est alors résumée en six points (les points en surface correspondant au début et à la fin de la plongée, la profondeur maximale, et deux points d'inflexion intermédiaires ; Figure 15).



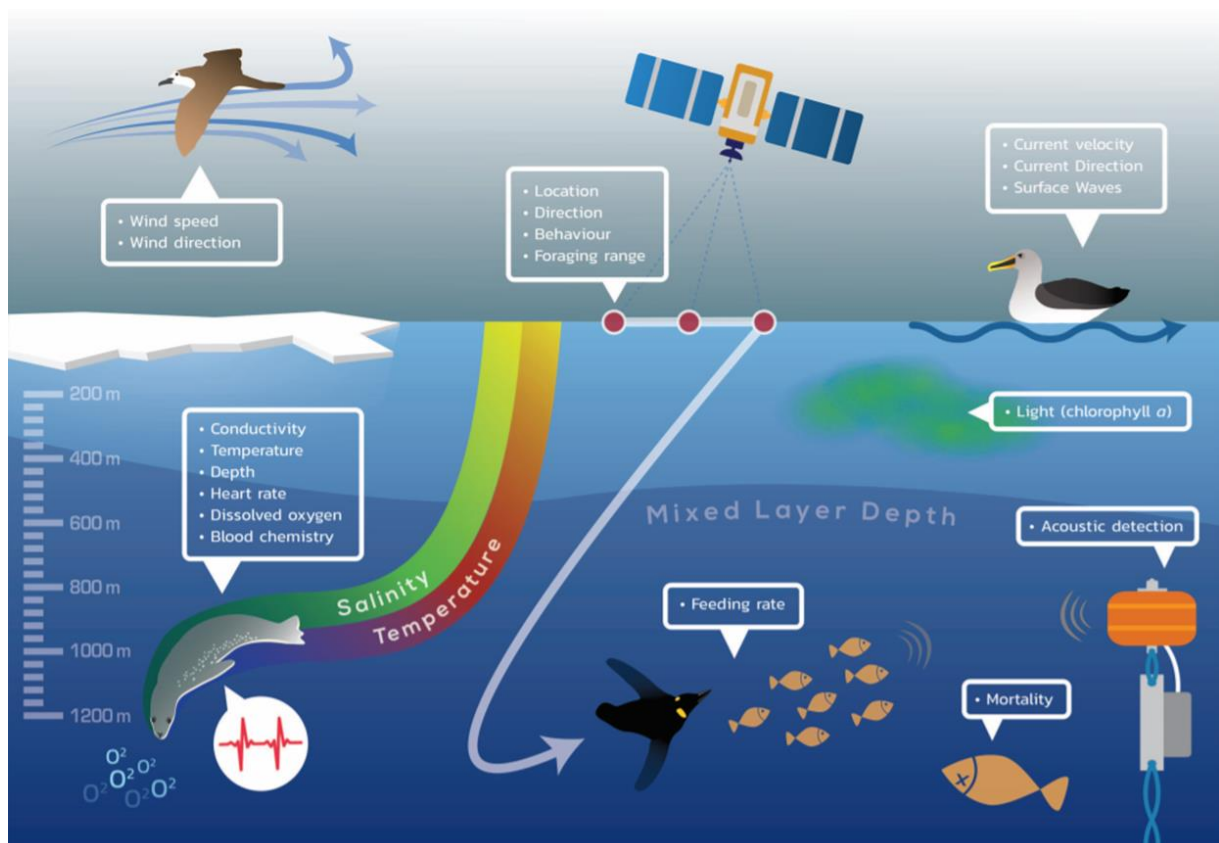
**Figure 15 : Représentation d'un profil de plongée en basse résolution.**

L'algorithme broken-stick détermine quatre points d'inflexion en profondeur (dont la profondeur maximale), qui cumulés avec les deux points en surface (*i.e.* début et fin de la plongée) permettent de découper une plongée en 5 segments. Source : Gordine et al., 2015.

Parmi les balises Argos, les balises CTD, pour « Conductivity Temperature Depth », sont largement utilisées dans le milieu marin (Harcourt et al., 2019). Le capteur de pression permet de déterminer la profondeur de l'animal, et donc de reconstituer son profil de plongée, tandis que la température et la salinité sont les deux variables abiotiques les plus utilisées en océanographie afin de caractériser les masses d'eau (Roquet et al., 2014). Ces balises permettent donc l'obtention de profils de plongée en deux dimensions (*i.e.* profondeur en fonction du temps), localisés à la surface de l'océan, conjointement à la mesure de paramètres physico-chimiques au cours de la plongée. Des capteurs supplémentaires peuvent être utilisés afin d'obtenir des informations sur les variables abiotiques et/ou biotiques de l'environnement, ainsi que sur les paramètres comportementaux des individus équipés. Une

liste non exhaustive de ces capteurs comprend les accéléromètres (Viviant et al., 2010), les magnétomètres (Wilson et al., 2008), les capteurs de lumière (Guinet et al., 2014), les capteurs de fluorescence (Jaud et al., 2012), les capteurs d'oxygène dissous (Coffey et Holland, 2015), et les enregistreurs sonores passifs (Johnson et Tyack, 2003) et actifs (*i.e.* micro-sonars ; Goulet et al., 2019).

Le domaine du bio-logging est en pleine expansion, le nombre de capteurs et la diversité des balises étant en constante évolution (Ropert-Coudert et Wilson, 2005). De plus, la miniaturisation des balises ainsi que les améliorations technologiques permettent l'augmentation de la durée de vie des batteries, et donc de la fréquence et de la durée d'enregistrement, à l'origine de jeux de données toujours plus nombreux et complexes. Les jeux de données contemporains permettent désormais de s'intéresser à des questions très précises (Figure 16), relatives au comportement des modèles d'étude (Ropert-Coudert et Wilson, 2005) comme aux environnements dans lesquels ils évoluent (Boehlert et al., 2001; Weimerskirch et al., 1995).



**Figure 16 : Représentation schématique de la multitude de paramètres environnementaux, physiologiques, et écologiques pouvant être mesurés par différentes balises.**

Ces balises permettent le stockage et/ou la transmission des données, et peuvent être employées sur de nombreux taxons (*e.g.* oiseaux volants, phocidés, oiseaux plongeurs, poissons). Source : Harcourt et al., 2019.

### 2.1.2. Données disponibles dans le cadre de la thèse

Un programme de suivi télémétrique à long terme des éléphants de mer de l'archipel de Kerguelen a été mis en place depuis 2003 par le Centre d'Études Biologiques de Chizé, en collaboration avec des collègues australiens de l'université d'Hobart et de Sydney dans le cadre du Programme IMOS (Integrated Marine Observing System). Différents modèles de balises, et différentes versions de ces balises, ont été déployés au cours du temps. Néanmoins, des individus sont équipés chaque année de CTD-SRDL (CTD - Satellite-Relayed Data Loggers ; Figure 17), enregistrant systématiquement la localisation des individus, leurs profils de plongée en deux dimensions, ainsi que la température ambiante ; variables sur lesquelles se base le présent travail de thèse.



**Figure 17 : Balise Conductivity-Temperature-Depth Satellite-Relayed Data Loggers (CTD-SRDL).**

© Lars Boehme.

Cette thèse a pour vocation de revisiter la série temporelle, sur la période 2004-2018, de données relatives à l'utilisation de l'espace dans les trois dimensions par les éléphants de mer (*i.e.* analyse spatiale des trajets, ainsi que du comportement de plongée). Les travaux réalisés dans le cadre de cette thèse se basent ainsi sur un jeu de données sans précédent de plus de 300 individus équipés de balises. Afin d'obtenir le jeu de données le plus complet possible, et d'uniformiser les analyses statistiques sur toute la période d'étude, le choix a été fait de travailler sur des données en basse résolution. Lorsque, suite à des soucis de transmission satellitaire, seule la version archivée des données en haute résolution était disponible après récupération de la balise, les données ont été dégradées volontairement à l'aide d'un l'algorithme broken-stick (identique à celui implémenté dans les balises et utilisé lors de la transmission satellitaire des données basse résolution), afin d'uniformiser le jeu de données.

Les étapes de nettoyage des données de télémétrie, le calcul de variables environnementales et comportementales, ainsi que la réalisation des analyses statistiques sont détaillés spécifiquement dans chacun des chapitres de cette thèse.

### **2.1.3. Pose des balises sur le terrain**

Avant toute chose, les individus sélectionnés sur le terrain pour être équipés de balises doivent remplir un certain nombre de critères. Ils s'avèrent être de bons candidats à la manipulation dès lors qu'ils présentent une bonne condition corporelle et l'absence de blessures et malformations apparentes. Dans le cas de la capture d'une femelle en période de reproduction, la condition corporelle de son petit est également évaluée visuellement au préalable. La capture d'individus sur le terrain nécessite également que ceux-ci soient assez facilement accessibles, afin d'assurer leur sécurité comme celle des expérimentateurs.

Dans un premier temps, l'individu sélectionné est anesthésié. L'anesthésie est réalisée au moyen d'une injection de zoletil 100 (1:1 tilétamine et zolazépam) en intramusculaire (Figure 18-a1) ou en intraveineux (Geraci et Smith, 1975 ; Figure 18-a2) dans le sinus veineux dorsal (0,6 à 0,8 mL pour 100 kg). Dans le second cas, l'anesthésie nécessite au préalable la capture et l'immobilisation de l'animal. La capture d'un éléphant de mer est réalisée au moyen d'une capuche reliée à des cordes tenues par deux manipulateurs, permettant d'entraver les mouvements de l'animal (Stirling, 1966 ; Figure 18-a2).

Une fois que l'anesthésie a fait effet, l'animal est mesuré au centimètre près (Figure 18b), pesé à 0,5 kg près (Figure 18c), et une prise de sang est effectuée. Le poil de la tête de l'animal est dégraissé en le frottant avec un tissu imbibé d'acétone (Figure 18d), et la colle (Araldite et durcisseur) est préparée. La balise est ensuite positionnée sur la tête de l'animal (Figure 18e). Afin d'assurer une bonne fixation de la balise, le dessous de celle-ci repose sur un filet incrusté dans de la pâte marine, et dans lequel passent des colliers de serrage, ou serflex, enserrant la balise. En plus de permettre une fixation optimale des balises, cette technique facilite leur récupération lors de la recapture des animaux au retour de leurs séjours en mer. En effet, lors de la recapture, il suffit de couper les serflex et de retirer la balise, la pâte marine se décollant/coupant aisément. Les résidus de colle tombent avec le poil mort et la couche supérieure de l'épiderme lors de la prochaine mue.



**Figure 18 : Étapes des manipulations de pose/récupération de balise.**  
 Anesthésie par la réalisation a1) d’une injection intramusculaire ou a2) intraveineuse. b) Mesure de la longueur totale. c) Filet, trépied et peson utilisés pour la pesée. d) Nettoyage du poil à l’acétone. e) Collage de la balise.

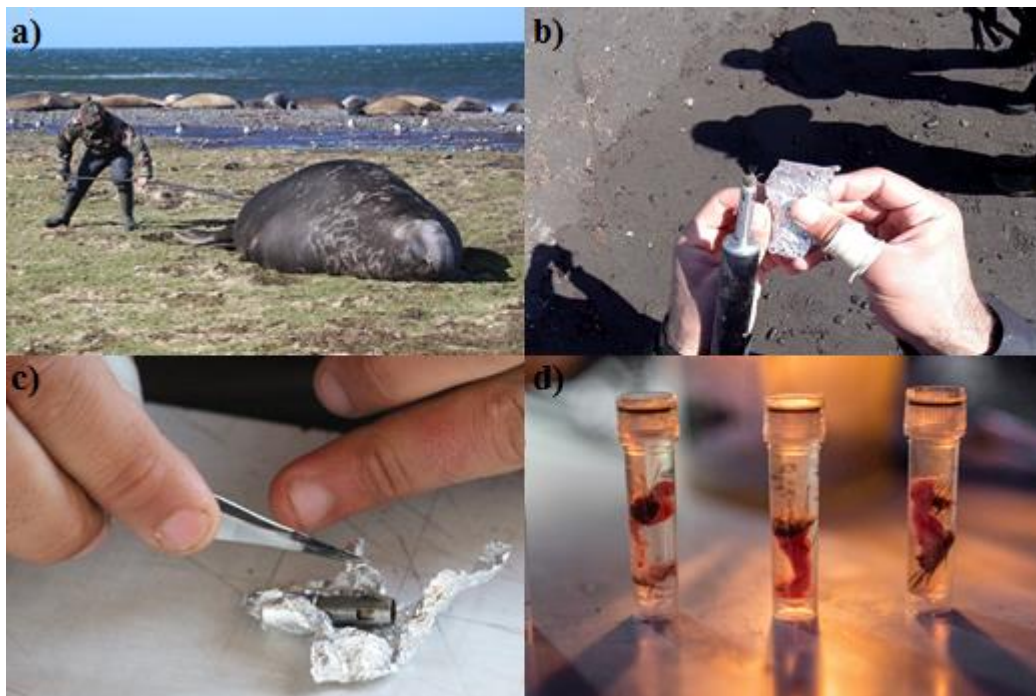
Photographies : Hassen Allegue (a1) et (b), Guillaume Tron (a2), Julie Mestre (c), Armand Patoir (d, e).

## 2.2. Étude des isotopes stables du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) et de l’azote ( $\delta^{15}\text{N}$ )

La notion d’ « isotopes » qualifie plusieurs versions d’un même atome possédant le même nombre de protons et d’électrons, mais qui diffèrent par leur nombre de neutrons. Les isotopes qualifiés de « stables » sont des isotopes ne possédant pas d’activité radioactive, et qui sont donc pérennes dans l’environnement. Cette stabilité permet leur utilisation en écologie afin d’aborder des questions relatives à l’écologie alimentaire, en particulier à l’habitat d’alimentation ( $\delta^{13}\text{C}$ ) et au régime alimentaire ( $\delta^{15}\text{N}$ ). Le principe général de cette technique repose sur la détermination des proportions relatives d’isotopes stables, dosés dans



des tissus dits biologiquement actifs (*e.g.* sang total, globules rouges, plasma, peau, muscle), ou dans des tissus inertes ou archives (*e.g.* plumes, vibrisses, dents, os). Chaque tissu possède un temps de renouvellement qui lui est propre, et l'utilisation de différents tissus renseigne donc sur des périodes temporelles différentes (Hobson et Clark, 1992). Dans le cadre de cette thèse, les isotopes stables ont été mesurés à partir d'échantillons de sang total chez les femelles éléphants de mer et les jeunes, et dans des biopsies (peau + poils, ou lard) chez les mâles adultes. Les prises de sang ont été réalisées dans le sinus veineux dorsal (Geraci et Smith, 1975), après une courte immobilisation pour les jeunes, et après capture et anesthésie pour les femelles adultes. Chez les mâles adultes, les biopsies ont été réalisées à l'aide d'une perche munie d'un embout à biopsie stérile (Figure 19).



**Figure 19 : Processus de réalisation d'une biopsie sur un mâle éléphant de mer.**

a) Réalisation d'une biopsie à l'aide d'une perche surmontée d'un embout stérile. b) et c) Zoom sur l'embout à biopsie d) Biopsies conservées dans l'éthanol jusqu'à leur analyse en laboratoire.

Photographies : Julie Mestre (a) et (c), Hassen Allegue (b), et Jean-Baptiste Truffaut (d).

Deux isotopes classiquement utilisés dans les études de régime alimentaire sont les isotopes du carbone (en particulier  $^{12}\text{C}$  et  $^{13}\text{C}$ ) et de l'azote ( $^{14}\text{N}$  et  $^{15}\text{N}$ ). Les isotopes légers de ces atomes ( $^{12}\text{C}$  et  $^{14}\text{N}$ ) sont présents en proportions plus importantes que les isotopes lourds ( $^{13}\text{C}$  et  $^{15}\text{N}$ ) dans l'environnement. Pour un élément chimique donné, l'abondance relative des isotopes stables s'exprime selon l'équation suivante :

$$\delta^{13}\text{C} \text{ ou } \delta^{15}\text{N} = \left( \frac{R_{\text{échantillon}}}{R_{\text{standard}}} - 1 \right) \times 10^3$$

dans laquelle R correspond respectivement aux rapports  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  pour le carbone, et  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  pour l'azote. L'abondance relative en isotopes stables ( $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$ ) est exprimée en pour mille (‰), et est déterminée par rapport à un standard international ( $R_{\text{standard}}$ ). Ce standard est la Vienna Pee Dee Belemnite pour le carbone, et l'azote atmosphérique ( $\text{N}_2$ ) pour l'azote. Du fait des valeurs de R de ces standards, les valeurs en  $\delta^{13}\text{C}$  sont négatives alors que celles en  $\delta^{15}\text{N}$  sont généralement positives.

Le phénomène de fractionnement isotopique se caractérise par le fait qu'un isotope stable plus léger sera également plus réactif chimiquement (Peterson et Fry, 1987). Ainsi, l'isotope lourd de l'azote ( $^{15}\text{N}$ ) sera généralement incorporé dans les tissus du consommateur, tandis que l'isotope léger de l'azote ( $^{14}\text{N}$ ) sera majoritairement excrété. Cette réactivité différentielle engendre un enrichissement biologique en  $^{15}\text{N}$  d'une molécule donnée, et donc une augmentation systématique du ratio  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  entre une proie et son prédateur (Kelly, 2000). Les valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  sont donc classiquement utilisées en écologie alimentaire comme index du niveau trophique et du régime alimentaire des organismes au sein d'un réseau trophique donné (Cherel et Hobson, 2007 ; McCutchan et al., 2003). La reconstitution des flux de matière organique nécessite la connaissance des facteurs d'enrichissement trophique entre proies et prédateurs (McCutchan et al., 2003). Estimé à 3,3 pour mille au début des années 2000 (McCutchan et al., 2003), cette valeur est désormais reconnue comme variant en fonction de nombreux facteurs, et en particulier des types de tissus étudiés (Kelly, 2000).

Les isotopes stables du carbone sont quant à eux utilisés afin d'inférer la source de production primaire au sein des réseaux trophiques. Étant donné que les valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  sont conservées d'un niveau trophique à l'autre (Kelly, 2000 ; McCutchan et al., 2003), les isotopes du carbone permettent de retracer les flux de carbone au sein du réseau trophique. Ils renseignent plus particulièrement sur la localisation de l'activité d'alimentation, puisqu'il existe dans l'océan Austral trois gradients en  $\delta^{13}\text{C}$ . En milieu océanique, il existe un gradient

latitudinal des valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$ , mais il n'y a à l'inverse pas de gradient longitudinal (Cherel et Hobson, 2007). Il existe cependant un gradient entre la côte et le large (les valeurs en milieu océanique étant inférieures aux valeurs en milieu côtier ; France, 1995) et un gradient vertical au sein de la colonne d'eau : les réseaux trophiques benthiques possèdent des valeurs en  $\delta^{13}\text{C}$  supérieures à celles des réseaux trophiques pélagiques (France, 1995). Dans l'océan Austral, le gradient benthique-pélagique est bien plus prononcé que le gradient côte-large (environ 10‰ contre 1‰ respectivement ; Cherel et Hobson, 2007).

Le gradient isotopique qui nous intéresse dans le cadre de cette thèse, qui porte principalement sur l'écologie des femelles éléphants de mer réalisant des plongées pélagiques dans les eaux océaniques, est donc le seul gradient latitudinal (Cherel et Hobson, 2007). L'organisation latitudinale des masses d'eau évoquée en introduction (6. Principales caractéristiques de l'océan Austral, p11) s'accompagne d'un gradient latitudinal en isotopes stables du carbone  $\delta^{13}\text{C}$ , avec les valeurs les plus négatives aux abords du continent Antarctique, et les valeurs les plus élevées (*i.e.* moins négatives) dans les eaux subtropicales. L'organisation des valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  à l'échelle de l'océan Austral, qualifiée d'« isoscapes », a été mise en évidence grâce à la réalisation d'échantillonnages à différentes localisations, ainsi qu'à l'étude concomitante de données de télémétrie. Les études ayant mis en évidence ce gradient latitudinal ont été conduites sur un vaste panel de prédateurs marins tels que des poussins de sept espèces de manchots (Cherel et Hobson, 2007), des albatros hurleurs (*Diomedea exulans* ; Jaeger et al., 2010), et plus récemment des orques (*Orcinus orca* ; Tixier et al., 2019), trois espèces d'albatros, deux espèces de pétrels géants, et trois espèces de manchots (Carpenter-Kling et al., 2020), ou encore des otaries à fourrure antarctiques (*Arctocephalus gazella*, Walters et al., 2020).

A cette variabilité environnementale naturelle s'ajoute un phénomène de diminution des valeurs en  $\delta^{13}\text{C}$  induite par les activités anthropiques, qualifiée d'« effet Suess » (Quay et al., 1992). En effet, la combustion des énergies fossiles, enrichies en  $^{12}\text{C}$ , provoque une dilution du ratio atmosphérique  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ . Ce phénomène se répercute dans le milieu océanique (Gruber et al., 2019), et impacte à terme les valeurs en  $\delta^{13}\text{C}$  au sein des réseaux trophiques (*e.g.* De La Vega et al., 2019). La magnitude de l'effet Suess varie en fonction de la latitude et des bassins océaniques (Tagliabue et Bopp, 2008).



### 2.3. Suivi du succès reproducteur et biométries

Parallèlement aux études de régime alimentaire et d'utilisation de l'espace, le succès reproducteur de la population d'éléphants de mer de l'archipel de Kerguelen est suivi depuis le printemps austral 2006. Ainsi, chaque année, une centaine de jeunes éléphants de mer sont bagués le jour de leur naissance. La bague, en plastique et numérotée, est posée dans l'espace interdigital d'une des palmures arrières (Figure 20), et permet l'identification ultérieure de l'animal.



**Figure 20 : Bagueage d'un jeune éléphant de mer.**

a) Action de pose de bague sur un jeune éléphant de mer. b) Plan rapproché d'une palmure arrière et d'une bague. Photographies Julie Mestre, encart Gwendolyne Chalm.

Lors du sevrage, les jeunes éléphants de mer sortent du harem. Les individus bagués sont alors ré-identifiés et capturés. Ils sont sexés et leur longueur totale est mesurée du bout du museau à l'extrémité de la queue (Figure 21a). Ils sont également pesés à 0.1 kilogramme près à l'aide d'un filet suspendu à un trépied et un peson (Figure 21b). Une prise de sang est enfin effectuée dans le sinus veineux dorsal (Geraci et Smith, 1975), avant de retirer la bague de l'individu. Cela limite l'impact de l'homme sur les animaux, les études de capture-marquage-recapture n'étant pas possibles sur l'archipel de Kerguelen, en raison de sa configuration ainsi que du nombre important d'individus rendant la recapture quasiment impossible.

Si le sexe et la longueur totale de l'individu sont des paramètres pouvant être intégrés dans les modèles statistiques, la masse au sevrage des individus constitue une des variables les plus intéressantes de ce suivi reproducteur. En effet, plus un jeune est lourd au sevrage, plus celui-ci possède de réserves lipidiques. Un jeune pesant 5 kg de plus au sevrage (proportionnellement à sa taille) sera capable de jeûner 10 jours supplémentaires en mer par rapport à ses congénères, lui conférant un avantage lors de son apprentissage de la plongée et de la chasse au cours de son premier trajet en mer (McMahon et al., 2000b).



**Figure 21 : Biométries d'un jeune éléphant de mer au sevrage.**

a) Mesure de la longueur totale d'un jeune éléphant de mer. b) Pesée d'un éléphant de mer au sevrage.

Photographies Laurent Jaunatre (a) et Armand Patoir (b).

La prise de sang sert quant à elle à la réalisation d'analyses isotopiques. Le dosage des isotopes stables du carbone et de l'azote d'un jeune éléphant de mer permet d'estimer les valeurs isotopiques de sa mère (Ducatez et al., 2008). Ainsi, il est possible de déterminer si l'habitat d'alimentation et le régime alimentaire d'une femelle éléphant de mer conditionnent la masse au sevrage de son jeune, utilisée en tant que proxy du succès reproducteur.

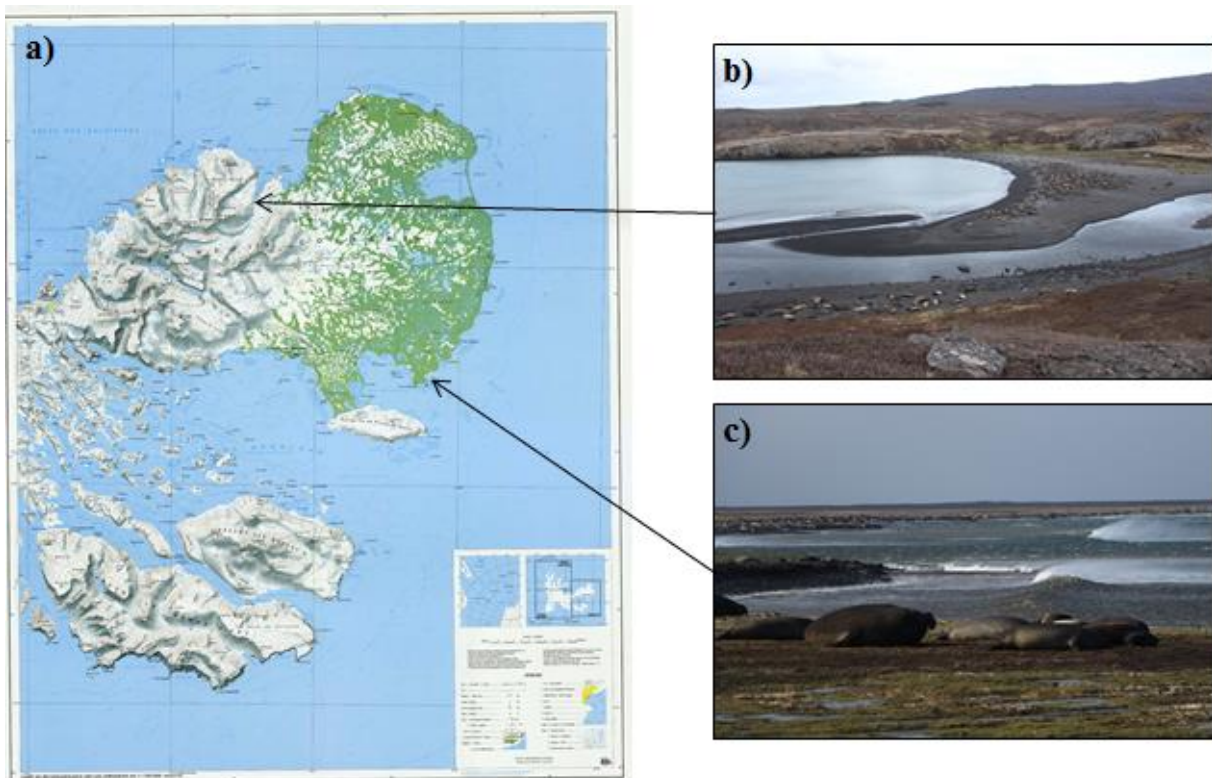
## **2.4. Données disponibles et analyses statistiques**

L'ensemble des données précédemment citées (données de suivi télémétrique, données d'isotopes stables du carbone et de l'azote, et données de biométrie/condition corporelle) est acquis en séries temporelles sur l'archipel de Kerguelen, et a été analysé dans le cadre de cette thèse.

Le suivi télémétrique est réalisé depuis 2004 en période post-mue (ou pré-reproductrice), et 2008 en période post-reproductrice. Les données de télémétrie de femelles éléphants de mer ont été analysées dans le chapitre 1 (distribution latitudinale, accompagnée de dosages d'isotopes stables) ainsi que dans le chapitre 2 (analyses spatiales et étude du comportement de plongée à l'échelle décennale).

Le suivi reproducteur (condition corporelle des jeunes au sevrage) est quant à lui effectué depuis 2006, et a été étudié dans les chapitres 1 et 3. Les prises de sang réalisées sur ces mêmes petits permettent d'estimer la zone d'alimentation de leurs mères (Ducatez et al., 2008).

Les suivis télémétrique et reproducteur sont classiquement réalisés sur le site de Pointe Morne, localisé au sud-est de la péninsule Courbet au sein de l'archipel de Kerguelen (Figure 22). Cependant, le suivi reproducteur et la pose de balises en période reproductrice ont été réalisés sur le site de Rivière du Nord au cours de l'été austral 2017. Les données acquises en 2017 ont donc été exclues des analyses des chapitres 1 et 2, mais font l'objet d'une comparaison inter-sites dans le chapitre 3.



**Figure 22 : Localisation des sites d'étude.**

a) Localisation des deux sites d'étude sur la péninsule Courbet. b) Embouchure de Rivière du Nord. c) Pointe Morne. Source cartographie : Institut Géographique National. Photographies Julie Mestre.

Les analyses statistiques relatives à ces différents jeux de données sont détaillées spécifiquement dans chacun des chapitres

# Chapitre 1



### **Citation.**

Mestre, J., Authier, M., Cherel, Y., Harcourt, R., McMahon, C.R., Hindell, M.A., Charrassin, J.-B., Guinet C. 2020. Decadal changes in blood  $\delta^{13}\text{C}$  values, at-sea distribution, and weaning mass of southern elephant seals from Kerguelen Islands. *Proceedings of the Royal Society B*. 287: 2020154. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.1544>

### **Authors' contributions.**

C.G., M.A.H., and R.H. designed data collection and provided the dataset. J.M. and C.G. conceived the study. J.M. and M.A. performed SIA and Y.C. helped with data validation. J.M. performed data analysis with substantial contributions from M.A. and C.G. J.M. wrote the paper and all authors contributed to the paper review, read and approved the final manuscript.

### **Acknowledgements.**

We thank all the fieldworkers who collected data in Kerguelen Islands since 2002, and Adélie Krellenstein and numerous students who prepared blood samples in the laboratory from 2006 to 2013. We are very grateful to Gaël Guillou from the Plateforme Analyses Isotopiques of LIENSs (La Rochelle Université) for running the stable isotope analyses. We thank Baptiste Picard for his help with the database, and Karine Heerah for her advice on the cleaning of low resolution tracking data. We also thank Nicolas Metzl for information on  $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$  vertical distribution in the Indian sector of the Southern Ocean. We finally thank two anonymous reviewers and the associate editor, Daniel Costa, for constructive comments that improved the manuscript.

### **Funding.**

This study contributes to SENTinels of the SEa Ice program funded by the BNP Paribas Foundation. It benefited from a discussion held in the framework of the KER-TREND project supported by the French National program LEFE (Les Enveloppes Fluides et l'Environnement). The marine mammal data were sourced from the International MEOP Consortium and the national programs that contribute to it (<http://meop.net>), including the French National Observatory Mammals as samplers of the Ocean Environment (SNO-MEMO) data and the Integrated Marine Observing System (IMOS) for the Australian data. The French satellite tagging program was financially supported by the program Terre, Océan, Surfaces Continentales, Atmosphère (TOSCA) of the Centre National d'Études Spatiales - over the whole study period -, the Agence Nationale de la Recherche and the Total Foundation. IMOS is a national collaborative research infrastructure, supported by the Australian Government. It is operated by a consortium of institutions as an unincorporated joint venture, with the University of Tasmania as lead agent. We finally thank the Institut Polaire Français Paul Emile Victor (IPEV programs 109, H. Weimerskirch, and 1201, C. Gilbert) for providing logistical and financial support.



## 1. Summary

Changes in the foraging environment and at-sea distribution of southern elephant seals from Kerguelen Islands were investigated over a decade (2004-2018) using tracking, weaning mass, and blood  $\delta^{13}\text{C}$  values. Females showed either a sub-Antarctic or an Antarctic foraging strategy, and no significant shift in their at-sea distribution was detected between 2004 and 2017. The proportion of females foraging in sub-Antarctic versus Antarctic habitats did not change over the 2006-2018 period. Pup weaning mass varied according to the foraging habitat of their mothers. The weaning mass of sub-Antarctic foraging mothers' pups decreased by 11.7 kg over the study period, but they were on average 5.8 kg heavier than pups from Antarctic foraging mothers. Pup blood  $\delta^{13}\text{C}$  values decreased by 1.1 ‰ over the study period regardless of their sex and the presumed foraging habitat of their mothers. Together, these results suggest an ecological change is occurring within the Indian sector of the Southern Ocean with possible consequences on the foraging performance of southern elephant seals. We hypothesise that this shift in  $\delta^{13}\text{C}$  is related to a change in primary production and/or in the composition of phytoplankton communities, but this requires further multidisciplinary investigations.

## 2. Introduction

Global climate change triggers deep modifications in a broad range of terrestrial and marine ecosystems, and across a great variety of species (Kowalczyk et al., 2014; Sadykova et al., 2020). Of particular concern are polar environments as climate change models predict that ocean warming should be especially intense at high latitudes with some likely large-scale consequences on the related marine ecosystems (Constable et al., 2014; De La Mare, 1997; Meijers et al., 2012). In the Southern Ocean (water masses south of the Subtropical Front), these predictions are supported by an increasing number of empirical observations, related to the melting of coastal glaciers (Holland et al., 2019; Williams et al., 2016), a reinforced wind regime modifying nutrient vertical advection and therefore influencing primary production (Constable et al., 2014; Gregg et al., 2003), and an increase in surface chlorophyll-a biomass (Del Castillo et al., 2019). Quantifying and integrating the behaviour of top and wide-ranging predators is an especially informative way to monitor ecosystem changes. Due to their upper trophic position, their vital rates integrate spatial and temporal variation of the underlying trophic levels - from phytoplankton to their prey that are generally difficult to monitor -

across broad ocean basins (Hindell et al., 2016). Consequently, these animals can act as environmental sentinels by providing critical information about ongoing changes in components of the ecosystem that cannot otherwise be measured (Harcourt et al., 2019; Heylen and Nachtsheim, 2018; Hindell et al., 2016) and this is particularly true for the remote and poorly sampled Southern Ocean (Barreau et al., 2019; Bost et al., 2015; Le Guen et al., 2018; Siniff et al., 2008).

Among such upper predators, southern elephant seals (*Mirounga leonina*, hereafter SES) have been extensively studied. Adult females haul-out twice a year for approximately one month each time (Condy, 1979), to breed during the austral spring (September-October), and again to moult during summer (December-January). They can be monitored and sampled during these two terrestrial phases to quantify their at-sea performance by measuring mass and equipped with instruments to study their at-sea behaviour including distribution, foraging behaviour, and success. Because of their large body mass and abundant populations, SES are important consumers of resources in the Southern Ocean (McConnell et al., 1992). Therefore, variations in their vital rates and demography are likely to reflect large-scale changes in food availability. In that context, the Kerguelen, Crozet, and Marion Islands populations from the Indian sector of the Southern Ocean are now recovering following a marked decrease in numbers between the 1960s and early 1990s (Authier et al., 2011; Guinet et al., 1999; McMahon et al., 2005a; Pistorius et al., 2011), suggesting that foraging conditions have been improving over the last decades. On the other hand, the population on Macquarie Island from the Pacific sector of the Southern Ocean is still decreasing, presumably because of a lack of available resources (Hindell et al., 2016; McMahon et al., 2005a). The status of the largest population on South Georgia is currently unknown (Hindell et al., 2016). Poor foraging efficiency by a female results in a decrease in pup weaning mass and first-year survival (McMahon et al., 2017; Oosthuizen et al., 2018), ultimately leading to lower recruitment into the reproductive population (Arnbom et al., 1997; McMahon et al., 2003). Therefore, monitoring simple parameters such as pup weaning mass provides information on the foraging performance of their mother (Arnbom et al., 1997; Fedak et al., 1996).

Biotelemetry tags provide critical information for monitoring animals' at-sea movements and identifying foraging habitats (Harcourt et al., 2019; Heylen and Nachtsheim, 2018; Ropert-Coudert and Wilson, 2005), but are generally deployed on a small number of individuals due to their cost. They enable the detection of possible changes over time in the at-sea distribution of marine predators. Complementary to biotelemetry, stable isotope

analysis from individual tissues provide an indication of diet/trophic levels ( $\delta^{15}\text{N}$  (Cherel and Hobson, 2007; McCutchan et al., 2003)) and foraging habitat ( $\delta^{13}\text{C}$ ), and can be easily conducted on a large number of individuals. A Southern Ocean latitudinal gradient in  $\delta^{13}\text{C}$  values (Cherel and Hobson, 2007; Jaeger et al., 2010) enables the delineation of broad-scale latitudinal foraging habitats of female SES according to their blood  $\delta^{13}\text{C}$  values (Authier et al., 2012b; Bailleul et al., 2010a). Long-term monitoring of the  $\delta^{13}\text{C}$  values can be a powerful way to quantify longitudinal foraging distribution and/or environmental conditions. If changes in  $\delta^{13}\text{C}$  values take place over time without a change in where individuals are distributed at-sea, this suggests that physical, biogeochemical, and/or ecological changes are taking place at the ecosystem scale.

Earlier studies revealed temporal variation in the  $\delta^{13}\text{C}$  values of metabolically inert tissues in a range of Arctic marine mammals including Steller sea lions (Hirons et al., 2001), bowhead whales (Schell, 2001), northern fur seals (Newsome et al., 2007), beluga whales and killer whales (Matthews and Ferguson, 2018). The lack of  $\delta^{13}\text{C}$  baseline information and animal movement data prevented these authors from disentangling the driving mechanisms of trends in  $\delta^{13}\text{C}$  values. However, they suggested that  $\delta^{13}\text{C}$  variations were linked to changes in primary productivity, combined with the release of anthropogenic  $\text{CO}_2$  (De La Vega et al., 2019; Quay et al., 1992). Isotopically light  $\text{CO}_2$  released during anthropogenic fossil fuel burning causes a dilution of atmospheric  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  and ultimately decreases marine  $\delta^{13}\text{C}$  values. This process is referred to as the “Suess effect”.

As adult SES display fidelity to their foraging sites (Authier et al., 2012a; Bradshaw et al., 2004; McConnell et al., 2002; McIntyre et al., 2017), SES are likely to be affected by ongoing environmental changes at their foraging grounds propagated through the food web. This will be reflected in population-level demographic responses to environmental variations (Hindell et al., 2017; McMahan et al., 2019, 2017). As part of a long-term study, the Kerguelen SES population has been censused annually since the late 1950s, and recent analyses reveal a 20% increase in the size of the Kerguelen SES population (J. Laborie et al., 2019, unpublished data). At-sea movement data are available from satellite tracking studies since 2004 as well as the blood  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values of tracked individuals. In addition, weaning mass of pups and their  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values have been monitored every year since 2006. Because pups exclusively feed on their mother’s milk until weaning, pup blood isotopic values indicate the isotopic values of their mothers (Ducatez et al., 2008). The concomitant study of foraging performance indices (such as pup weaning mass) and isotopic values may



highlight regional differences in foraging performances with potential demographic consequences.

The first and main objective of this study was to investigate if a change in seal  $\delta^{13}\text{C}$  values took place over the study period and whether this variation reflects a change in the at-sea foraging distribution of female SES or changing  $\delta^{13}\text{C}$  isoscapes in the Indian sector of the Southern Ocean. We assessed whether this shift in  $\delta^{13}\text{C}$  values reflects environmental changes such as the Suess effect and/or other broad-scale ecological mechanisms (De La Vega et al., 2019). The second objective of this study was to determine if pup weaning mass varied according to the estimated foraging habitat of their mothers and over the study period. Such changes could be used as an index of female breeding success and have implications for population size and growth at Kerguelen Islands. Finally, we discuss the observed changes in the Kerguelen SES population over the last 15 years and the underlying potential environmental drivers of such changes.

### **3. Material and methods**

Fieldwork took place on Kerguelen Islands from 2004 to 2018, as part of long-term scientific programs led by CEBC. All animals used were cared for in accordance with the French Polar Institute Paul Emile Victor (IPEV) ethics committee guidelines. Data processing and statistical analyses were performed under the R v. 3.6.1 software (R Core Team, 2019), and `ggplot2` package was used for graphical representations (Wickham, 2016).

#### **3.1. Satellite telemetry**

From 2004 to 2017, 154 post-moult adult female elephant seals were captured and anesthetized with an intravenous injection of Zoletil100 (1:1 combination of tiletamine and zolazepam; (Field et al., 2002; McMahon et al., 2000a)). They were equipped with a glued head-mounted satellite-relayed-data-logger (CTD-SRDL,  $10.5 \times 7 \times 4$  cm, Sea Mammal Research Unit, St Andrews, UK). Individual seals were measured from snout to tail and tagged on land during the breeding- (austral spring) or moulting period (austral summer). Seals carrying such devices were not affected in either the short-term (growth rates) or long-term (survival)(McMahon et al., 2008). Seals at-sea movements were determined using the ARGOS satellite tracking system (<http://www.argos-system.org>).

The raw tracking data were filtered by first removing class Z locations (the lowest location quality index provided by the Argos service). Then the McConnell et al. (1992) speed filter was applied to remove successive locations implying an unrealistic speed (20 km h<sup>-1</sup>; Heerah et al., 2016). The resulting tracks were mapped to identify the main foraging habitats and used to investigate changes in mean latitudinal distribution. A mixture model set up on the density of satellite locations with respect to latitude using the `Rmixmod` R package (Langrognet et al., 2019) was used to determine the main latitudinal foraging habitats. Only locations for the months of May, June, and July were retained to calculate the trip's mean latitude of each individual and allow for inter-annual comparisons. Those three months were chosen as they are included in the core foraging area of SES during their post-moult trip, and are the best correlated to the blood  $\delta^{13}\text{C}$  isotopic values of SES sampled during the breeding period (Authier et al., 2012b). Linear models of the mean latitude of each individual trip (for May, June, and July) according to the year were performed for each foraging habitat.

### **3.2. Pup weaning mass**

Each year from 2006 to 2018, between 57 and 275 pups were tagged at birth with a flipper-tag set in the interdigital space of the hind-flipper. This tag allowed pup identification for recapture at weaning approximately three weeks later, when it moved out of the harem. These known-age pups were weighed to the nearest 0.1 kg before removing the flipper-tags. Pup data collected in 2017 were excluded from the analyses to remove spatial variability because they were sampled at another sub-colony. Females from that sub-colony foraged in a different location compared to females from the east Courbet sub-colony (C. Guinet, 2019, unpublished data).

### **3.3. Stable isotope analyses**

Blood samples were taken from the extradural intervertebral venous sinus for all elephant seals regardless of their age and sex. All pups were sampled at weaning, whereas adult females were sampled when satellite tags were deployed and recovered. Whole blood samples (hereafter blood) were stored in 70% ethanol until laboratory analyses. Females were considered sexually mature if they were longer than 1.89 m (i.e. the length of the smallest female observed with a pup within our dataset). Female seals of unknown length or those smaller than 1.89 m were excluded from stable isotope analyses.

Prior to isotopic analyses, blood samples were stored in a fume hood to evaporate ethanol, and then freeze-dried for 48 hr. The resulting blood powder was weighed (0.3-0.5 mg) into tin cups before combustion in an elemental analyser (Flash 2000, Thermo Scientific, Milan, Italy) coupled to a continuous flow mass spectrometer (Conflo IV, Thermo Scientific, Bremen, Germany). Isotopic analyses were conducted in LIENSs Stable Isotope Facility (La Rochelle, France). Carbon to nitrogen (C:N) mass ratios were carefully checked because lipids are depleted in  $^{13}\text{C}$  relative to proteins and carbohydrates (DeNiro and Epstein, 1977). When C:N ratios were above 3.7, lipids were extracted from blood using cyclohexane and new stable isotope analyses were conducted. Stable isotope values are presented in the usual  $\delta$  notation with units expressed as parts per thousand (‰) relative to Vienna Pee Dee Belemnite and atmospheric  $\text{N}_2$  for  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$ , respectively. Precisions for isotopic measurement were 0.15 ‰ for  $\delta^{13}\text{C}$ , and 0.20 ‰ for  $\delta^{15}\text{N}$ , respectively. In addition to C:N mass ratios, replicate measurements of laboratory standards (USGS-61 and USGS-62) were checked to ensure that inter-annual comparisons of stable isotopes measurements would not be skewed.

Stable isotope values were compared inter-annually for monitored pups and tagged adults in order to detect any trends in foraging habits over the study period. Proportions of individuals using either the Antarctic or sub-Antarctic habitats were studied using mixture models, which are typically used to determine hidden groups of individuals inside a population of some known parameters. SES blood  $\delta^{13}\text{C}$  values follow a bimodal distribution (Bailleul et al., 2010a). We thus assumed that a  $\delta^{13}\text{C}$  bimodal distribution reflects the two foraging strategies of female SES (i.e. lower blood  $\delta^{13}\text{C}$  values in the Antarctic zone versus higher  $\delta^{13}\text{C}$  values in the sub-Antarctic zone). Mixture models were run for  $\delta^{13}\text{C}$  values of blood-sampled pups, taking into account the effect of year and a potential trend in  $\delta^{13}\text{C}$  to avoid any bias in the formation of groups through time. We modelled  $\delta^{13}\text{C}$  as a mixture of two Gaussian distributions:

$$\delta^{13}\text{C} = p(\delta^{13}\text{C}_{\text{sub-Antarctic}} + \varepsilon_{\text{sub-Antarctic}}) + (1-p)(\delta^{13}\text{C}_{\text{Antarctic}} + \varepsilon_{\text{Antarctic}})$$

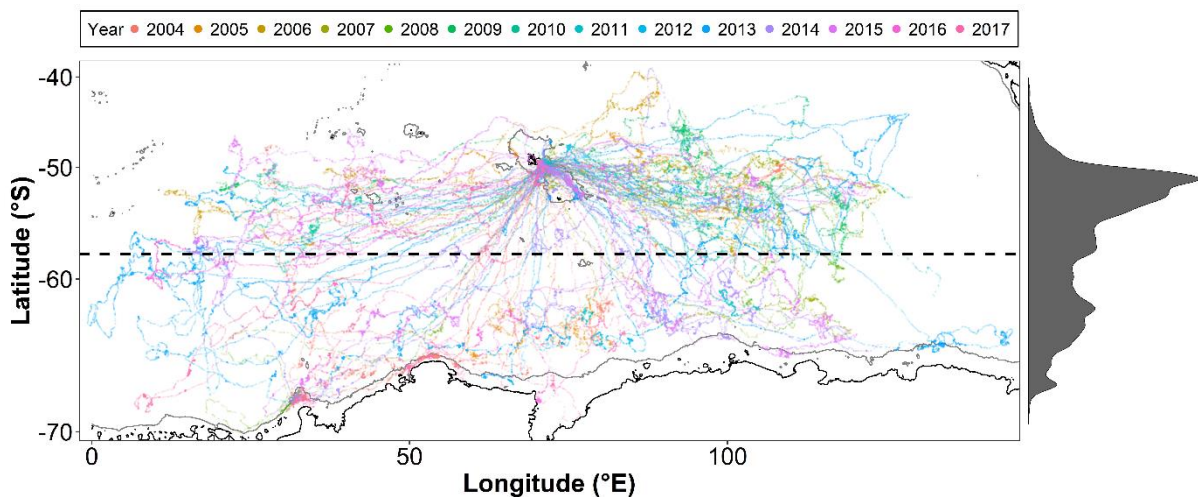
where  $p$  is the probability of seals having foraged in the sub-Antarctic zone,  $\varepsilon$  the residuals, and  $\delta^{13}\text{C}_{\text{sub-Antarctic}} > \delta^{13}\text{C}_{\text{Antarctic}}$ . Models were fitted in a Bayesian framework (see electronic supplementary material S3 for model specification) with the R package `rstan` (Stan Development Team, 2019), which runs Stan software (Carpenter et al., 2017) through R. Unless specified, blood isotopic values were raw values of pups. Because pup stable isotope values reflect those of their mothers (Ducatez et al., 2008, updated in electronic

supplementary material S2), the two groups of pups assigned according to their  $\delta^{13}\text{C}$  value enabled a comparison of weaning mass according to the estimated foraging habitat targeted by their mother (i.e. sub-Antarctic versus Antarctic). Those two habitats relate to broad-scale foraging zones, and do not correspond to the water masses the SES passed through.

## 4. Results

### 4.1. Satellite telemetry to investigate at-sea distribution

From 2004 to 2017, 64 complete post-moult foraging trips (approx. 180 days) were collected from the 154 equipped adult females. Most females travelled southeast of Kerguelen Islands (Figure 23). A mixture model of the number of latitudinal satellite locations suggested that a threshold at  $58^\circ\text{S}$  could be used to split individuals according to their foraging habitat (sub-Antarctic north of  $58^\circ\text{S}$ , and Antarctic south of  $58^\circ\text{S}$ ; Supplementary material 1, Figure 27). No significant shifts in the latitudinal distribution of female SES was found for any of the foraging habitats (lm: mean latitude<sub>[May-July]</sub>, sub-Antarctic habitat =  $-0.21 \times \text{year} + 363.83$ ,  $n = 38$ ,  $p\text{-value} = 0.12$ ,  $R^2 = 0.07$ ; lm: mean latitude<sub>[May-July]</sub>, Antarctic habitat =  $0.10 \times \text{year} - 271.26$ ,  $n = 22$ ,  $p\text{-value} = 0.37$ ,  $R^2 = 0.04$ ).



**Figure 23: Satellite tracking of 64 complete post-moult foraging trips of adult female southern elephant seals from Kerguelen Islands.**

Trip colours represent the year of tracking. Black lines indicate the coastline of adjacent landmasses (Antarctica, Kerguelen Islands, and Australia), and grey lines the 1000 m isobath. The marginal plot depicts the density of satellite locations, and the dashed black line the  $58^\circ\text{S}$  latitudinal threshold.

## 4.2. Insights into the foraging habitat through stable isotopes

Linear models were established for adult females that were blood-sampled during tag deployment or on retrieval (during either the moult,  $n = 244$  or breeding period,  $n = 153$ ). The blood  $\delta^{13}\text{C}$  values of adult females decreased significantly with time ( $\delta^{13}\text{C} = -0.11 \times \text{year} + 206$ ;  $n = 396$ ,  $p\text{-value} < 0.001$ ,  $R^2 = 0.12$ ), highlighting a mean overall decrease of  $-1.4 \text{ ‰}$  over the 2004-2017 period.

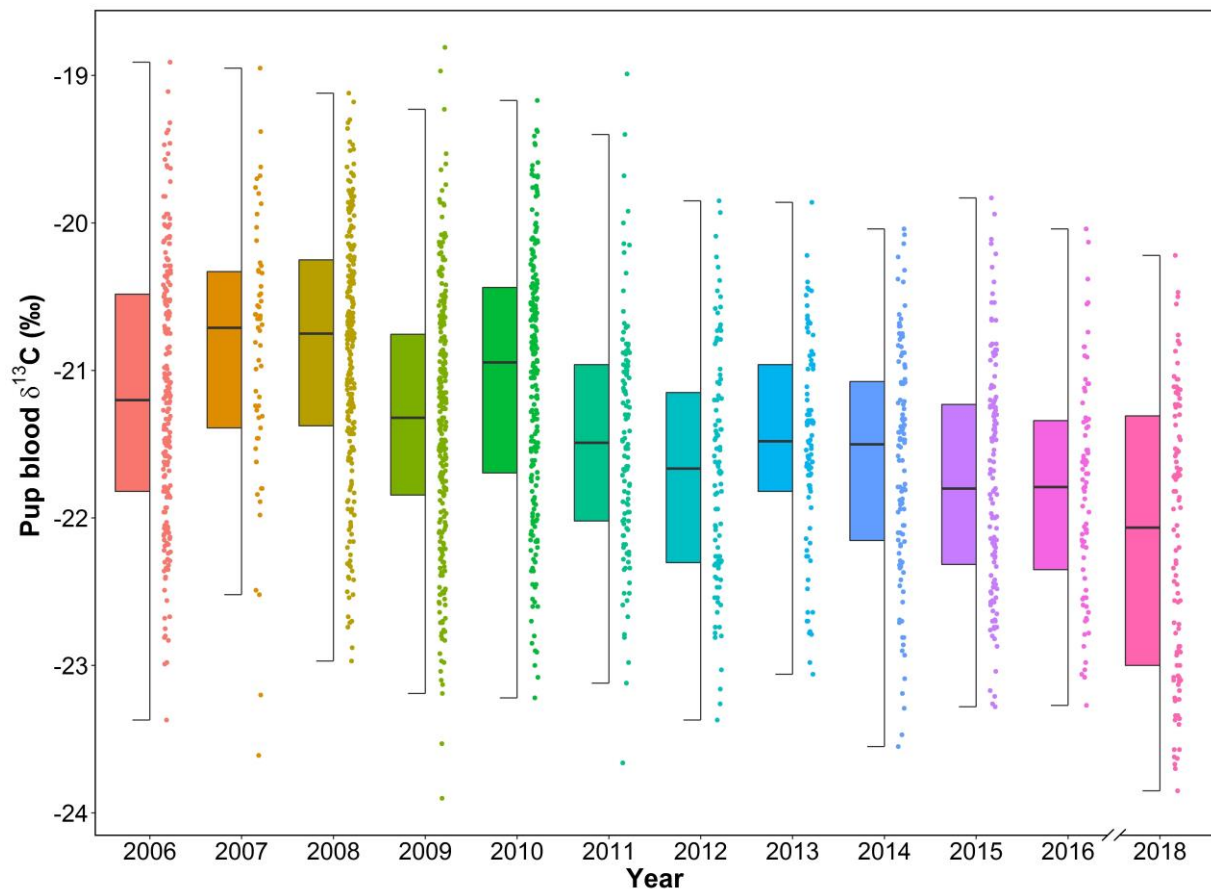
A multiple linear model on females which were fitted with satellite tags and blood-sampled on their return ashore following their post-moulting trip ( $\delta^{13}\text{C} = 0.13 \times \text{mean latitude} - 0.09 \times \text{year} + 181.10$ ;  $n = 60$ ,  $p\text{-value} < 0.001$ ,  $R^2 = 0.59$ ) revealed a significant effect of year (negative effect) and mean latitude of trips from May to July (positive effect) on the blood  $\delta^{13}\text{C}$  values of female SES. As expected, the  $\delta^{13}\text{C}$  value of a female was also strongly correlated to the mean latitude of its trip for the months of May, June, and July ( $\rho = 0.69$ ,  $p\text{-value} < 0.0001$ , Spearman's rank correlation). Importantly, blood  $\delta^{13}\text{C}$  values decreased over the study period for a given latitude visited by female SES.

Pup blood  $\delta^{13}\text{C}$  values range from  $-18.8 \text{ ‰}$  to  $-23.9 \text{ ‰}$ , with annual means between  $-20.9 \text{ ‰}$  and  $-22.1 \text{ ‰}$ . Pup blood  $\delta^{15}\text{N}$  values are less scattered, ranging from  $9.4 \text{ ‰}$  to  $12.8 \text{ ‰}$  with average annual means between  $11.1 \text{ ‰}$  and  $11.5 \text{ ‰}$  (Table I).

**Table I: Blood  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values of southern elephant seal pups from 2006-2018 at Kerguelen Islands. Female predicted values after Ducatez et al., 2008 are displayed in the last row.**

	year	n	blood $\delta^{13}\text{C}$ (‰)			blood $\delta^{15}\text{N}$ (‰)		
			min	mean $\pm$ s.d.	max	min	mean $\pm$ s.d.	max
pup raw values	2006	214	-23.4	-21.2 $\pm$ 0.9	-18.9	10.3	11.3 $\pm$ 0.4	12.6
	2007	57	-23.6	-20.9 $\pm$ 0.9	-19.0	10.4	11.1 $\pm$ 0.4	12.3
	2008	231	-23.0	-20.9 $\pm$ 0.8	-19.1	10.2	11.5 $\pm$ 0.5	12.8
	2009	275	-23.9	-21.3 $\pm$ 0.9	-18.8	10.1	11.4 $\pm$ 0.4	12.7
	2010	204	-23.2	-21.1 $\pm$ 0.9	-19.2	10.5	11.4 $\pm$ 0.4	12.8
	2011	110	-23.7	-21.5 $\pm$ 0.8	-19.0	10.7	11.4 $\pm$ 0.3	12.6
	2012	96	-23.4	-21.7 $\pm$ 0.8	-19.9	10.8	11.5 $\pm$ 0.4	12.7
	2013	85	-23.1	-21.5 $\pm$ 0.7	-19.9	11.0	11.5 $\pm$ 0.3	12.6
	2014	112	-23.6	-21.6 $\pm$ 0.8	-20.0	10.8	11.5 $\pm$ 0.3	12.6
	2015	123	-23.3	-21.7 $\pm$ 0.8	-19.8	9.4	11.3 $\pm$ 0.5	12.8
	2016	77	-23.3	-21.8 $\pm$ 0.7	-20.0	9.7	11.3 $\pm$ 0.4	12.0
	2018	100	-23.9	-22.1 $\pm$ 0.9	-20.2	10.5	11.2 $\pm$ 0.3	12.2
	2006–2018	1684	-23.9	-21.4 $\pm$ 0.9	-18.8	9.4	11.4 $\pm$ 0.4	12.8
female estimated values	2006–2018	1684	-24.4	-21.8 $\pm$ 0.9	-19.2	9.2	10.2 $\pm$ 0.2	10.9

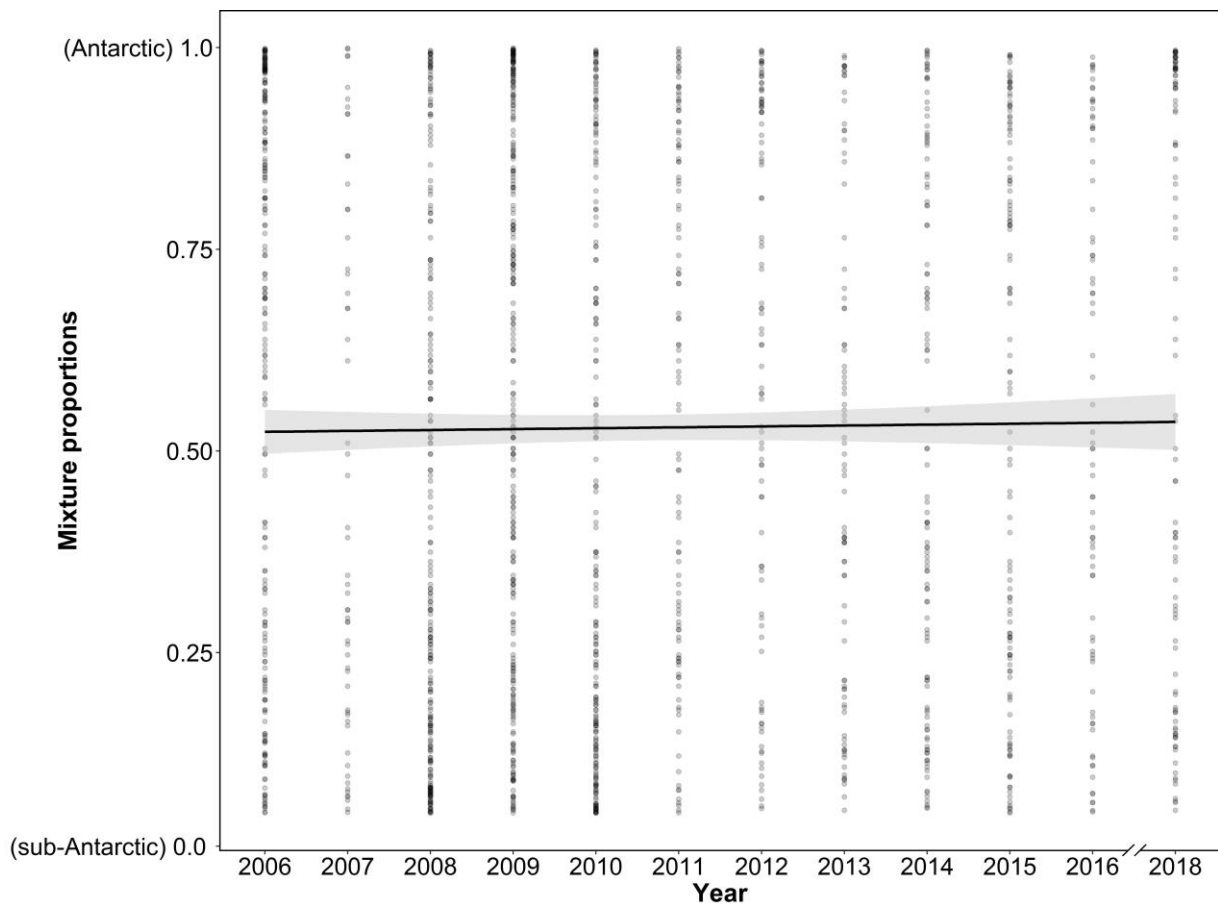
From 2006 to 2018, an annual decrease in  $\delta^{13}\text{C}$  was found (linear model:  $\delta^{13}\text{C} = -0.09 \times \text{year} + 160$ ;  $n = 1684$ ,  $p\text{-value} < 0.001$ ,  $R^2 = 0.11$ ) resulting in an overall 1.08 ‰ decrease in the mean  $\delta^{13}\text{C}$  value of pups (Figure 24). A second linear model applied on  $\delta^{15}\text{N}$  values suggested a decrease over time ( $\delta^{15}\text{N} = -0.006 \times \text{year} + 23$ ;  $n = 1684$ ,  $p\text{-value} = 0.04$ ,  $R^2 = 0.002$ ). Considering the poor significance of the linear model for  $\delta^{15}\text{N}$ , and because a  $\beta$  coefficient of -0.006 is irrelevant regarding precision of isotopic measurements and biological meaning, only  $\delta^{13}\text{C}$  values were kept for further analyses (see electronic supplementary material S2, Figure 28).



**Figure 24: Hybrid box- and scatterplot of inter-annual blood  $\delta^{13}\text{C}$  values of southern elephant seal pups at Kerguelen Islands.**

The probability that a pup was born from a mother which foraged in sub-Antarctic or Antarctic waters was estimated using a mixture model on pup  $\delta^{13}\text{C}$  values between 2006 and 2018. The  $\delta^{13}\text{C}$  trend of -0.09 ‰ per year was included in the model (Supplementary material S3, §§ 1 and 2). No change in the distribution of probability to belong to either group (sub-Antarctic versus Antarctic) was detected over the study period (linear model,  $p\text{-value} > 0.05$ ; electronic supplementary material S3, Figure 31), suggesting that the balance between the two

foraging habitats remained stable from 2006 to 2018 (Figure 25). From 40.2 to 63.1% of individuals were attributed to the Antarctic strategy, whereas 36.5 to 61.5% were assigned to the sub-Antarctic one (electronic supplementary material S3, Figure 32).



**Figure 25: Marginal probabilities of southern elephant seal pups to be assigned to the Antarctic or sub-Antarctic group.**

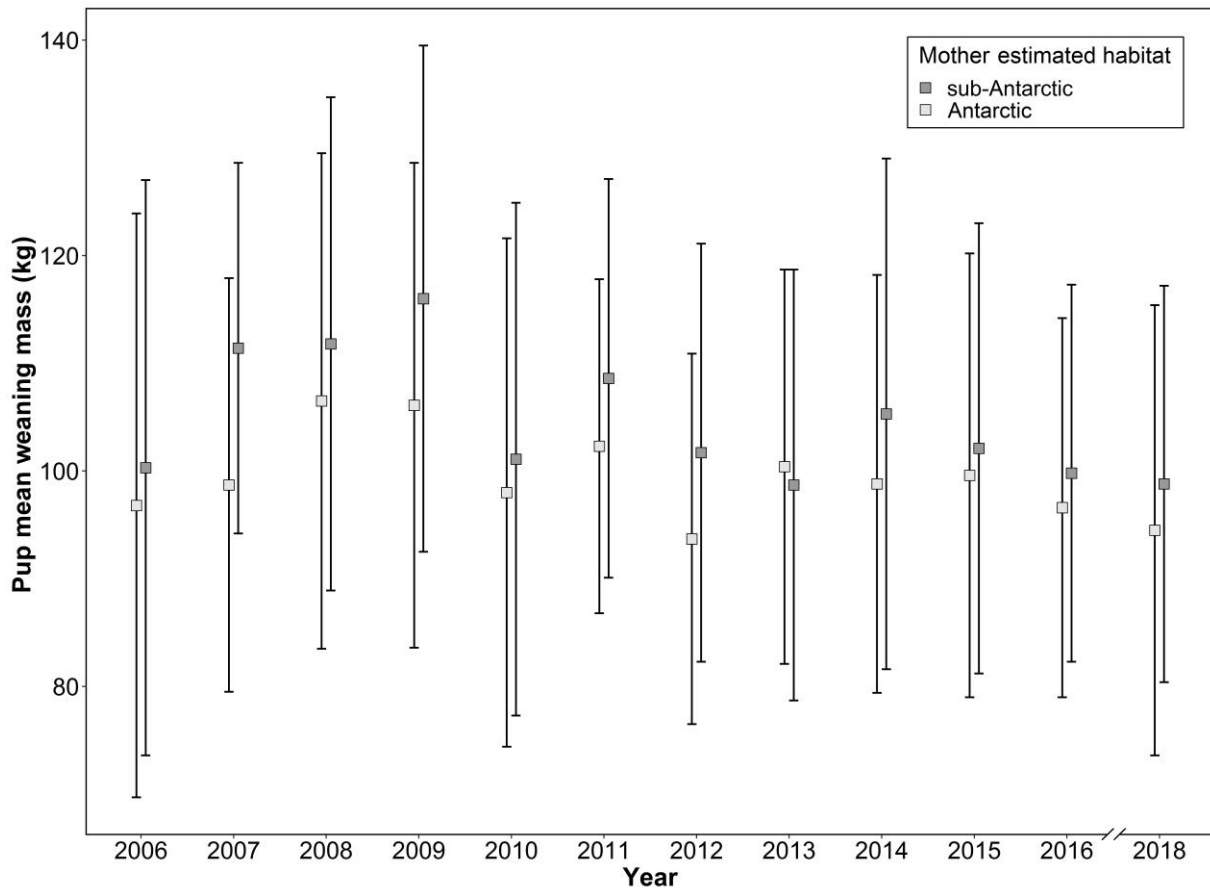
Each dot represents a pup. A pup with a posterior mean of 1 is assigned to the Antarctic habitat with a 100% confidence, whereas a posterior mean of 0 means that the pup belongs to the sub-Antarctic group. Pups whose probability is higher than 0.5 were assigned to the Antarctic group, whereas those with a probability lower than 0.5 were assigned to the sub-Antarctic group. The straight line represents the linear regression of the mixture proportions through years, and the shaded area highlights the 0.95% confidence interval.

### 4.3. Pup weaning mass

Of the 1684 pups in the study, 1550 were weighed and of these, 1543 were sexed. The mixture model based on pup  $\delta^{13}\text{C}$  value indicated a sub-Antarctic group of 826 individuals whose mean weaning mass was  $105.9 \pm 23.0$  kg. By contrast, the mean weaning mass of the 858 pups assigned to the Antarctic group was  $100.1 \pm 22.3$  kg. Pups assigned to the sub-Antarctic group (i.e. with less negative  $\delta^{13}\text{C}$  values) were significantly heavier (+ 5.8 kg) at weaning than their conspecifics (linear model: weaning mass =  $100.1 + 5.8 \times$  foraging habitat;



n = 1550, p-value < 0.0001, R<sup>2</sup> = 0.016; Figure 26). A linear model revealed a decrease in pup weaning mass with time (weaning mass =  $-0.9 \times \text{year} + 1821$ ; n = 826, p-value < 0.0005, R<sup>2</sup> = 0.015) in the sub-Antarctic habitat, corresponding to a mean decrease of 11.7 kg over the 2006-2018 period. No significant trend was detected in the Antarctic group.



**Figure 26: Mean ± standard deviation of pup weaning mass through time.**

Dark grey squares correspond to mean weaning mass of pups assigned to the sub-Antarctic group, and light grey ones represent pups assigned to the Antarctic group.

Those results were confirmed by a multiple linear model (p < 0.0001, R<sup>2</sup> = 0.04, n = 1543) revealing that pup weaning mass was significantly influenced by their birth year (p < 0.0001; negative effect), the probability of being assigned to a foraging group (p < 0.0001; pups assigned to the sub-Antarctic group being on average heavier at weaning) and sex (p < 0.0005; with male pups being on average heavier than females).

## 5. Discussion

### 5.1. Towards shifting foraging strategies or environmental-driven changes?



This study aimed to investigate female SES foraging strategies over 14 years, in order to detect any changes in behaviour. A mean annual decrease of  $-0.09\text{‰}$  in the blood  $\delta^{13}\text{C}$  values of pups was detected over the 2006-2018 period, corresponding to  $-1.2\text{‰}$  in 13 years. Smaller datasets obtained from blood-sampled adult females at moulting and breeding corroborated the values from pups with a mean blood  $\delta^{13}\text{C}$  decrease of  $-1.4\text{‰}$  over the 2004-2017 period. We explore several possible hypotheses to explain this decrease in seal blood  $\delta^{13}\text{C}$  values.

First, and perhaps most obviously, this decrease could have been related to an increase in the proportion of female SES using the Antarctic habitat compared to the sub-Antarctic one, and/or a global southward shift of their at-sea distribution. However, our findings do not support this hypothesis. A decrease in  $\delta^{13}\text{C}$  values with increasing latitude is well-documented in the Southern Ocean (Cherel and Hobson, 2007; Jaeger et al., 2010). If females travelled further south to forage, this would lead to a decrease in their  $\delta^{13}\text{C}$  values and those of their pups. The latitudinal distribution of adult females suggests two main habitats during their post-moult foraging trip (i.e. the Antarctic and the sub-Antarctic habitats), confirming earlier observations (Authier et al., 2012b; Bailleul et al., 2010a). We found no change in the proportion of individuals foraging in the Antarctic versus the sub-Antarctic habitat over the study period. Inter-annual comparisons of the mean latitude of females' post-moulting tracks for the months of May, June, and July revealed a non-significant annually  $-0.21^\circ$  trend in the distribution of sub-Antarctic foraging females which corresponds to a 300 km southward shift in 13 years. However, a minor latitudinal shift such as this would not be sufficient to explain the decrease in the  $\delta^{13}\text{C}$  values (see electronic supplementary material S1, section §2).

As the clear decrease in blood  $\delta^{13}\text{C}$  values cannot be explained by a change in SES at-sea distribution, it may be due to changes in abiotic conditions and/or other biotic components in the Indian sector of the Southern Ocean. Blood  $\delta^{15}\text{N}$  values strongly suggest that adult female SES from the Kerguelen Islands feed primarily on mesopelagic fish, including myctophids (Cherel et al., 2008) with no indication of significant dietary shifts over the study period. Hence, the decrease in blood  $\delta^{13}\text{C}$  values is most likely unrelated to a change in SES foraging ecology, but rather to changes in the environment itself.

An alternative explanation of the observed  $\delta^{13}\text{C}$  decrease is a depletion in  $^{13}\text{C}$  at the base of the food web ( $\delta^{13}\text{C}$  baseline). Oceanic dissolved inorganic carbon (DIC)  $\delta^{13}\text{C}$  relies on atmospheric  $\text{CO}_2$  composition (Gruber et al., 2019) and may be influenced by the Suess effect (Quay et al., 1992), whose magnitude varies with latitude and ocean basins (Tagliabue and

Bopp, 2008). Previous studies investigating metabolically inert tissues in Arctic marine mammals and seabirds, and in coral species in tropical ecosystems imputed a decrease in  $\delta^{13}\text{C}$  values to the Suess effect (Matthews and Ferguson, 2018; Pereira et al., 2018) at times combined with changes in primary productivity (De La Vega et al., 2019; Hobson et al., 2004; Quay et al., 1992; Schell, 2001). However, the Southern Ocean's Suess effect accounts for only approximately  $-0.01\text{ ‰ per decade}$  (Racapé et al., 2010; Tagliabue and Bopp, 2008), whereas our dataset showed a hundredfold greater decrease in blood  $\delta^{13}\text{C}$  values (i.e.  $-1\text{ ‰ per decade}$ ). DIC  $\delta^{13}\text{C}$  may also be influenced by remobilization of deep  $^{12}\text{C}$  because of the benthic-pelagic  $\delta^{13}\text{C}$  gradient (France, 1995), implying processes such as wind strengthening or upwelling. However, no changes in the vertical distribution of abiotic carbon have been detected south of the Polar Front over the last decade in the Indian sector of the Southern Ocean (N. Metzl, 2019, pers.comm.).

Population declines in a number of top predator species across several oceans, including the Southern Ocean and over the past few decades have been attributed to decreases in primary productivity of these ecosystems (e.g. Steller sea lions (Hirons et al., 2001); rockhopper penguins (Hilton et al., 2006)). It was recently revealed that primary productivity has increased over the past 20 years in the Southern Ocean (Del Castillo et al., 2019) and is supported by a change in phenology with blooms starting earlier in spring (Henson et al., 2018). Changes in Southern Ocean productivity and/or in the composition of phytoplankton communities could contribute to the observed decrease in seal  $\delta^{13}\text{C}$  values. Photosynthesis drives  $\delta^{13}\text{C}$  baseline fluctuation for a given location through many biotic processes, and  $\delta^{13}\text{C}$  values then vary little throughout the food web (Jaeger et al., 2010; McCutchan et al., 2003). The food chain  $\delta^{13}\text{C}$  value is mostly affected by primary producers through the rate of C incorporation (Goericke, 1994), cell surface/volume ratio and cell growth rate (Bidigare et al., 1997; Laws et al., 1995; Popp et al., 1998), the timing of phytoplankton blooms, and phytoplankton types (Deuser, 1970; Hansman and Sessions, 2016). A change in the proportion of  $^{13}\text{C}$ -rich phytoplankton species such as diatoms versus  $^{13}\text{C}$ -depleted nano- and picophytoplankton could for example lead to a decrease in the observed  $\delta^{13}\text{C}$  values in our study (Deuser, 1970). Changes in diatom species composition can induce an approximately 10 ‰ isotopic shift in particulate organic carbon  $\delta^{13}\text{C}$  values (Fischer, 1991; Henley et al., 2012), hence investigating the evolution of phytoplankton biomass and composition of the communities seems a promising line of investigation.

Interestingly, a recent study using scenario modelling and investigating  $\delta^{13}\text{C}$  trends and their causal links in three tuna species also supports the hypothesis of a global shift in the structure of pelagic phytoplankton communities (Lorrain et al., 2019). Our study suggests that investigating changes in primary productivity and the composition of phytoplankton communities should be a research priority to help understand the functional links between physical oceanography and primary producers in the Indian sector of the Southern Ocean. Moreover, further multidisciplinary investigation across multiple species is needed to assess to what extent a decrease in food web  $\delta^{13}\text{C}$  baseline and associated changes may impact upper trophic levels in the context of global change.

## **5.2. From foraging habitat to reproductive success**

Linking foraging behaviour to reproductive success in wide-ranging species, including SES, remains challenging. Between 1970 and 1987, the Kerguelen SES population underwent a significant decrease in the number of breeding females of 3.6% *per annum* (Guinet et al., 1999). Earlier studies suggested that this decline was due to poor female foraging conditions (Guinet et al., 1999), implying a drop in maternal fitness and investment, leading to an overall decrease in pup weaning mass, survival, and subsequent recruitment (Authier et al., 2012b; McMahan et al., 2005a). It did identify that female foraging strategies (i.e. Antarctic versus sub-Antarctic habitat) are of critical importance for their pups' survival rate, and ultimately for the future of the population (Burton et al., 1997; Hindell et al., 2017; McMahan et al., 2005b). The influence of some abiotic factors such as sea ice extent and chlorophyll-a concentration on pup weaning mass has been suggested for SES breeding on Kerguelen, Macquarie, and Marion Islands (Authier et al., 2012b; Clausius et al., 2017a; McMahan et al., 2017; McMahan and Burton, 2005; Oosthuizen et al., 2015). A similar strong positive relationship was found between annual primary production in an Antarctic polynya and pup production in Weddell seals (*Leptonychotes weddellii*) (Paterson et al., 2015). This raises the question of the viability of SES foraging strategies in the context of global change, and the potential consequences for the SES population from Kerguelen Islands (McIntyre et al., 2017).

Numerous studies have revealed the existence of distinct foraging strategies among individuals from the same population (e.g. loggerhead turtles, Zanden et al., 2014; Antarctic fur seals, Arthur et al., 2016; northern fur seals, Jeanniard du Dot et al., 2018). Adult SES display fidelity to their foraging site (Authier et al., 2012a; Bradshaw et al., 2004), and no

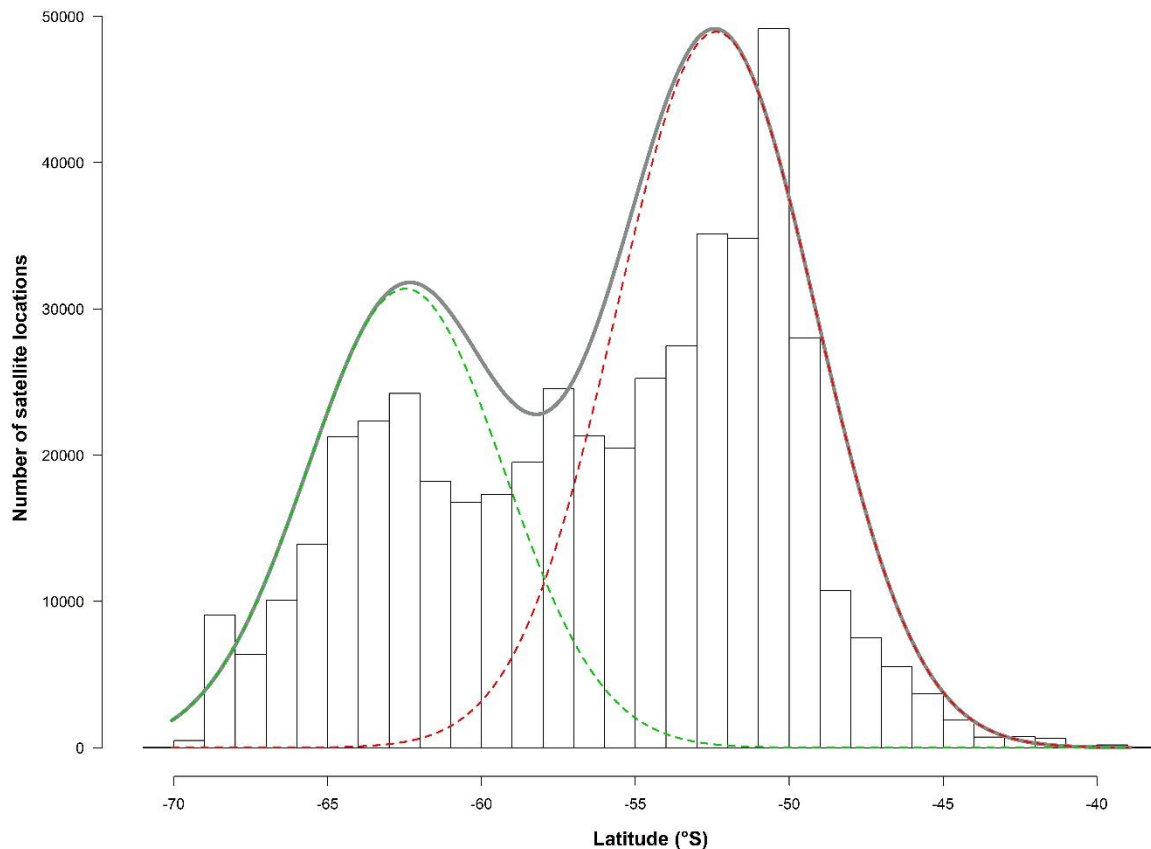
significant change in the annual proportion of seals assigned to the two foraging strategies was detected over the study period. We suggest that both strategies may persist in the population because current environmental conditions in sub-Antarctic and Antarctic habitats provide sustainable foraging grounds. However, SES foraging success varies between individuals and with environmental conditions for a given foraging zone (Jonsen et al., 2019), hence generalizing the relationship between pup weaning mass and the foraging habitat of their mothers may be overly simplistic.

We found that pups born from mothers foraging in the sub-Antarctic habitat were on average 5.8 kg heavier than their conspecifics at weaning. Weaners that are 5 kg heavier could spend 10 more days fasting at-sea during their first foraging trip due to their higher energy stores (McMahon et al., 2000b; Postma et al., 2013), suggesting a benefit to sub-Antarctic foraging. However, we observed a decrease in pup weaning mass only in the sub-Antarctic group (-11.7 kg over the study period). A continuous decrease in pup weaning mass should impact population recruitment through reduced survival (McMahon et al., 2005a, 2003, 2000b; Postma et al., 2013) and lead to a differing recruitment age (Oosthuizen et al., 2018). However, density dependence predicts that weaning mass should decrease in growing populations inhabiting rich foraging areas, as individuals should breed at a younger age and thus be smaller (Arnbom et al., 1997). A strong link between demographic trends and pup weaning mass has been found in multiple studies (Burton et al., 1997; Clausius et al., 2017a; Oosthuizen et al., 2015), and a link between pup weaning mass, the number and size of females ashore and even harem size was demonstrated for SES at Marion (Oosthuizen et al., 2015) and Macquarie Islands (Clausius et al., 2017a). The Kerguelen SES population is now increasing (J. Laborie et al., 2019, unpublished data) raising the question of the consequences of increased intraspecific competition.

The present work does not allow partitioning the variance to explain whether the decrease in weaning mass (only observed in pups from the sub-Antarctic group) is a consequence of a density dependence mechanism alone, or a density dependence mechanism combined with ecosystem changes. Hence, it is important to explore further the relationships between foraging strategies and reproductive success by maintaining this monitoring over a longer time scale.

## 6. Supplementary material 1: Female southern elephant seals tracking

### 6.1. Female southern elephant seals latitudinal distribution

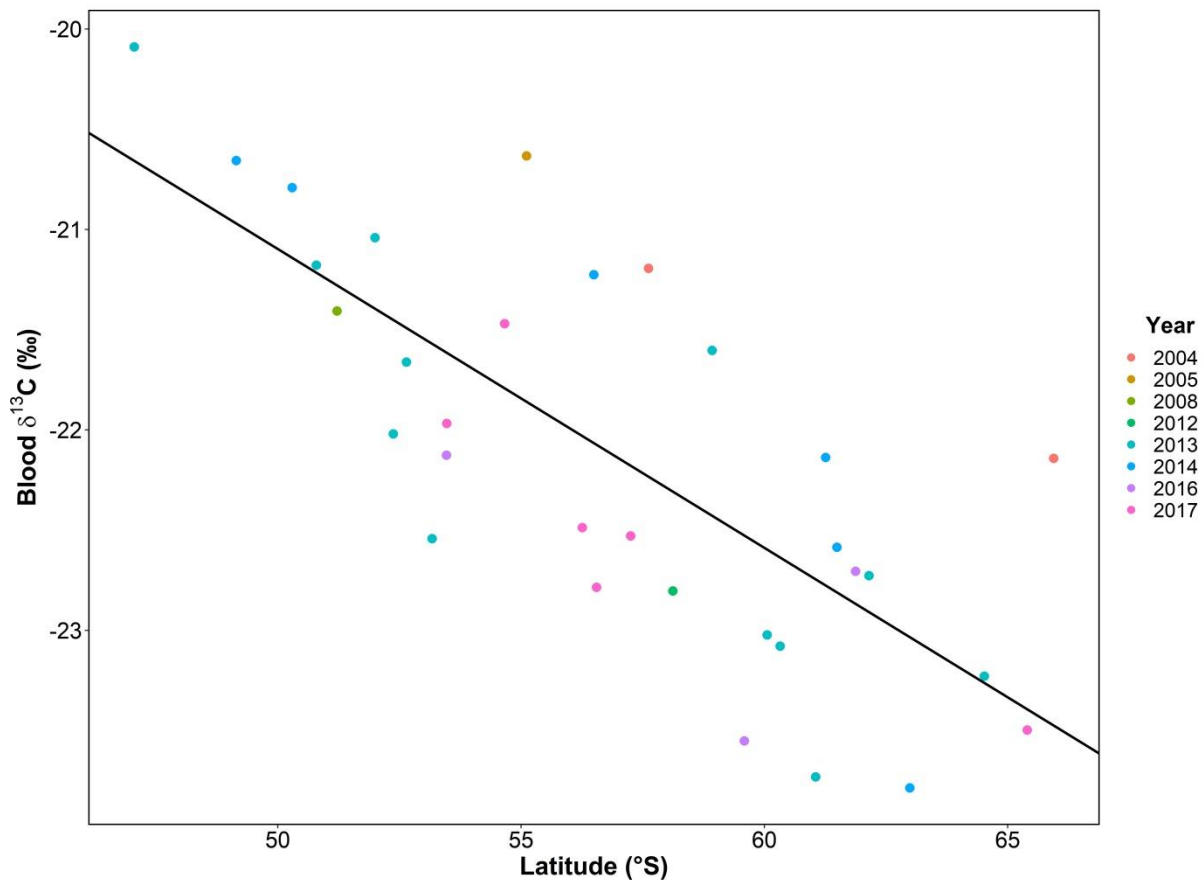


**Figure 27: Latitudinal distribution of female southern elephant seals satellite locations during their post-moult trips.**

Density plot of all locations is represented in solid line, and underlying distributions of the two females' foraging habitats are shown in dotted lines. The two distributions are obtained thanks to a mixture model run by Rmixmod package. The red curve represents the distribution of females' locations in the sub-Antarctic zone, whereas the green distribution corresponds to females foraging in Antarctic waters. The latitudinal threshold at  $-58^{\circ}\text{S}$  separates both distributions.

### 6.2. Relationship between female latitudinal distribution and blood $\delta^{13}\text{C}$ values

The mean latitude of female post-moult foraging trips (for the months of May-July) was plotted against the blood  $\delta^{13}\text{C}$  values for females whose trip was fully recorded and which were blood-sampled at tag retrieval. A linear model was fitted to the 32 available observations.



**Figure 28: Relationship between blood  $\delta^{13}\text{C}$  values of female elephant seals and the mean latitude (May-July) of their post-moult trips.**  
The black line represents the linear model applied for all years.

First, a strong relationship does exist between the mean latitude (May-July) of female post-moult trip and their blood  $\delta^{13}\text{C}$  values when their return ashore. This was confirmed with Spearman’s rank correlation test ( $\rho = -0.76$ ).

The second noteworthy information is the equation of the linear model, which enables inferring the link between the latitudinal distribution of females and their blood  $\delta^{13}\text{C}$  values. The linear regression equation is displayed as follow:

$$\text{blood } \delta^{13}\text{C value} = -0.15 * \text{latitude}_{[\text{May-Jul}]} - 13.64$$

This equation suggests that if a female seal moves  $1^\circ$  southward, its blood  $\delta^{13}\text{C}$  value will decrease with the extent of  $-0.15 \text{ ‰}$ . This means that to fully explain a  $-1.4 \text{ ‰}$  blood  $\delta^{13}\text{C}$  decrease over the study period (2004-2017), female seals should have moved  $\sim 9.33^\circ$  (corresponding to 1036 km) southward, which is not the case.

## 7. Supplementary material 2: Additional information on SIA data

### 7.1. Temporal evolution of $\delta^{15}\text{N}$ values

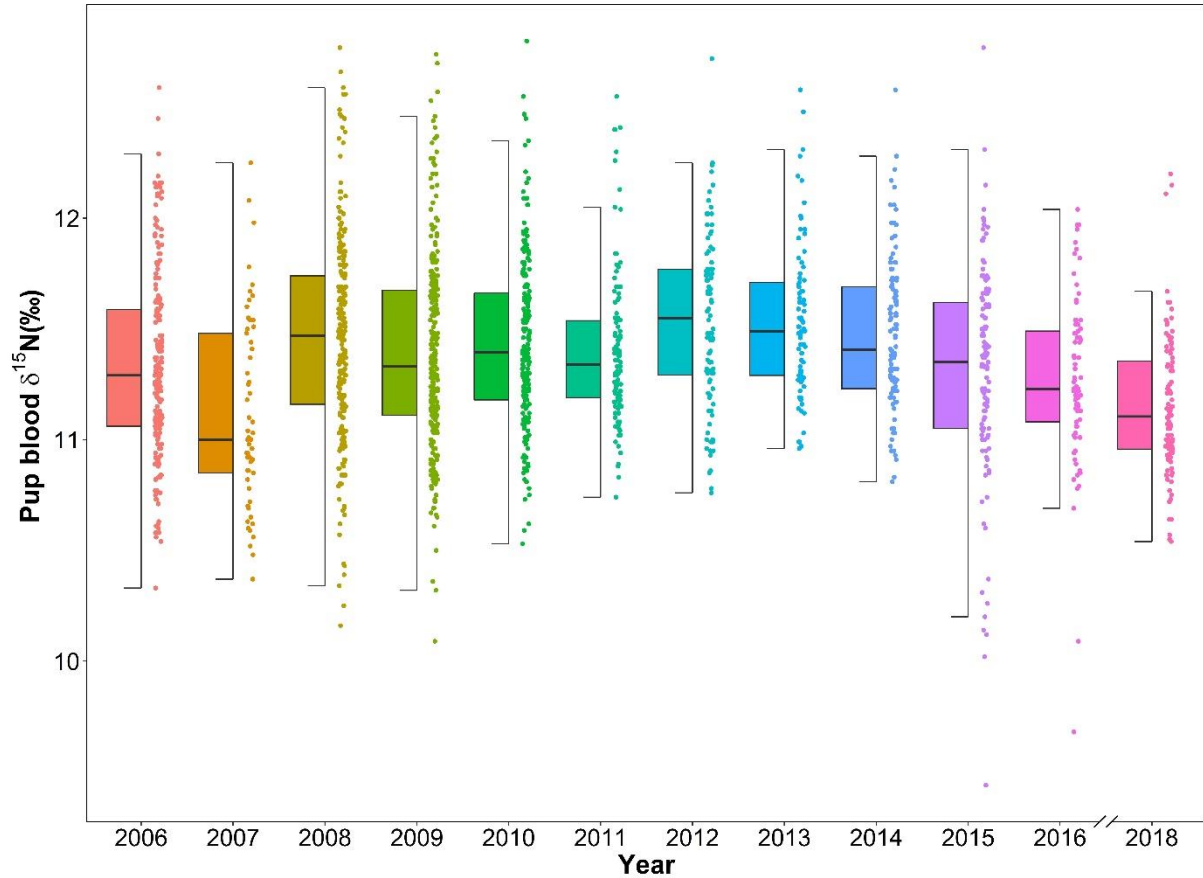
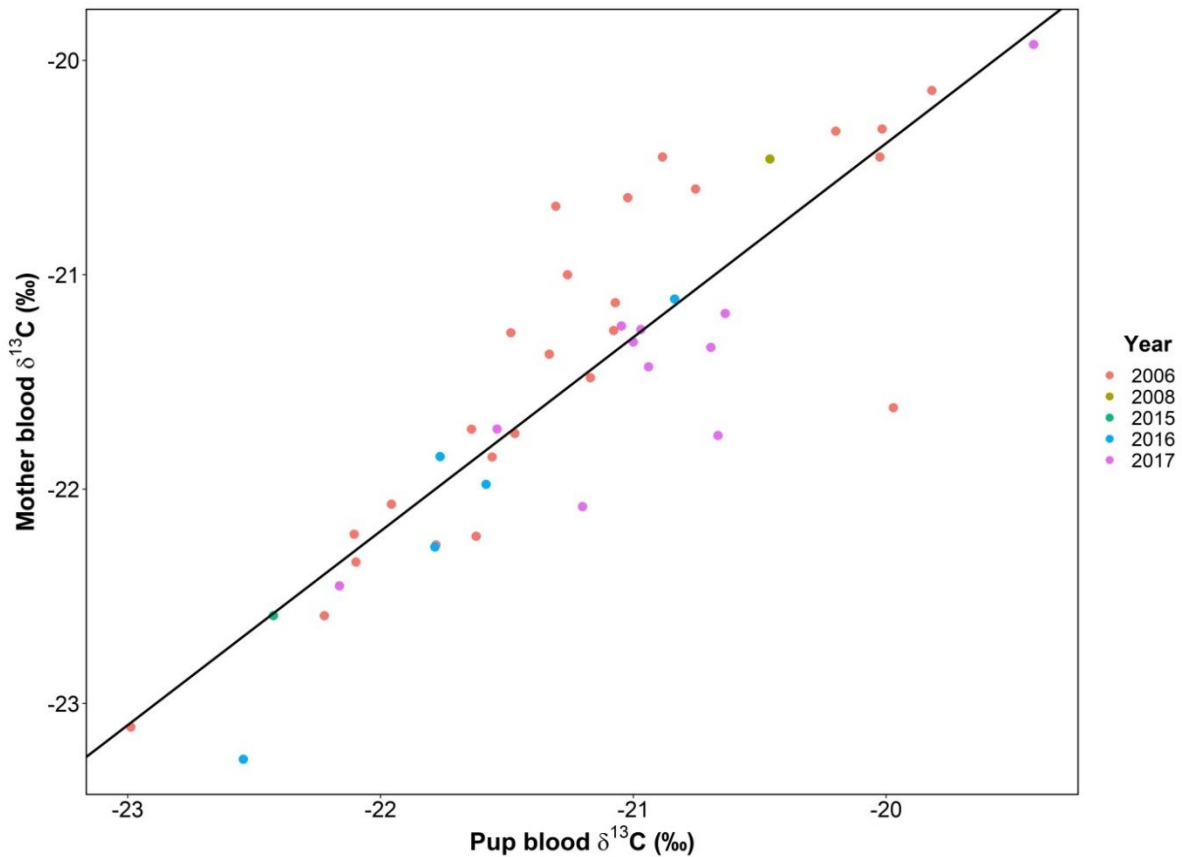


Figure 29: Hybrid box- and scatterplot of interannual blood  $\delta^{15}\text{N}$  values of southern elephant seal pups at Kerguelen Islands.

## 7.2. Relationship between blood $\delta^{13}\text{C}$ values of female elephant seals and their pups' at weaning



**Figure 30: Relationship between blood  $\delta^{13}\text{C}$  values of female elephant seals and their pups' at weaning.**

The black line represents a linear model applied for all years. Spearman's rank correlation test revealed a strong correlation between mother and pup blood  $\delta^{13}\text{C}$  values ( $\rho = 0.86$ ).

**Table II: Linear models establishing the relationship between female elephant seals blood  $\delta^{13}\text{C}$  values (y) and the value of their pups (x).**

Year	Number of mother-pup pairs	Linear model	Adjusted $R^2$	p-value
2006	25	$y = 0.9x - 2.6$	0.72	< 0.0001
2008	1	-	-	-
2015	1	-	-	-
2016	5	$y = 1.2x + 4.9$	0.93	< 0.01
2017	11	$y = 0.9x - 3.4$	0.80	< 0.0005
All years	42	$y = 0.9x - 2.3$	0.76	< 0.0001



## 8. Supplementary material 3: Mixture model set up on pup blood $\delta^{13}\text{C}$ values

### 8.1. Code of mixture model taking into account $\delta^{13}\text{C}$ trend

```
data {
  int<lower = 1> n_obs;           // n_obs = number of data points
  int<lower = 1> n_year;          // n_year = number of years
  vector[n_obs] DELTA13C;        // DELTA13C = observations
  int<lower = 1, upper = n_year> YEAR[n_obs];
                                 // YEAR[n_obs] = indicator of year

  vector[n_year] STDYEAR;
}

parameters {
  ordered[2] unscaled_mu;
  vector<lower = 0.0>[2] sigma;
  real<lower = 0.0> sigma_year;
  real unscaled_intercept; // intercept of logistic regression
  real unscaled_slope; // slope of logistic regression
  vector[n_year] unscaled_epsilon; // residuals for year effect
}
// mu = locations of mixture components
// sigma = scales of mixture components

transformed parameters {
  real intercept;
  real slope;
  vector[2] mu;
  vector[n_year] epsilon;
  vector[n_obs] theta;
  vector[2] mu_year[n_year];
  vector[2] prop[n_year];
  vector[2] log_npdf[n_obs];
  vector[2] marginal_proba[n_obs];
  real R_sq;
  mu = rep_vector(-20, 2) + 5.0 * unscaled_mu;
  intercept = 1.5 * unscaled_intercept;
  slope = log(2) / 2 * unscaled_slope;
  epsilon = rep_vector(intercept, n_year) + slope * STDYEAR + sigma_year *
unscaled_epsilon;
  theta = inv_logit(epsilon[YEAR]);
  for(j in 1:n_year) {
    prop[j, 2] = inv_logit(epsilon[j]);
    prop[j, 1] = 1 - inv_logit(epsilon[j]);
    mu_year[j, 1] = mu[1] - 0.09 * (j - 1);
    mu_year[j, 2] = mu[2] - 0.09 * (j - 1);
  }
  for (i in 1:n_obs) {
    // decrease of 0.09 permill per year
    for (k in 1:2) {
      log_npdf[i, k] = normal_lpdf(DELTA13C[i] | mu_year[YEAR[i], k], sigma[k]);
      marginal_proba[i, k] = exp(log_npdf[i, k]);
    }
    marginal_proba[i] = marginal_proba[i] / sum(marginal_proba[i]);
  }
  R_sq = 1 - square(sigma_year) * variance(unscaled_epsilon) /
variance(epsilon);
}
// mu_year = year specific d13C value (per strategy, per year)
// prop = proportion of mixtures (per mu, per year)
```

```

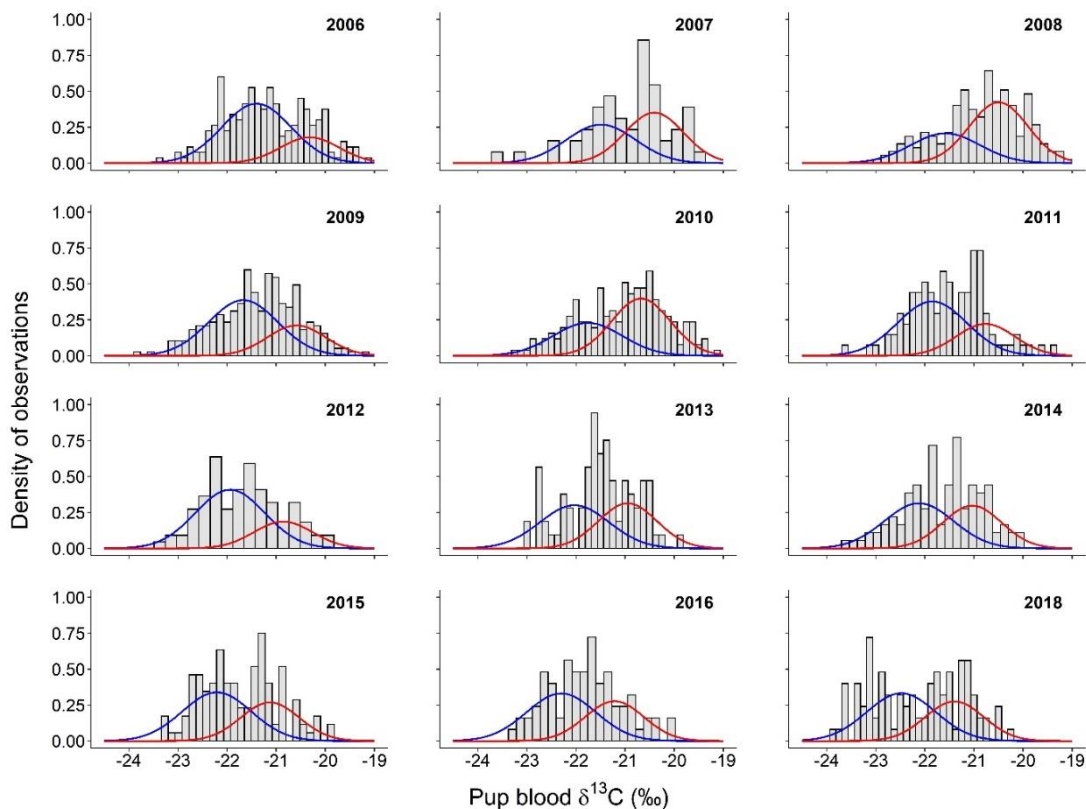
// R_sq = R2 of a linear regression adjusted on probability to belong to a
foraging strategy

model {
  unscaled_mu ~ normal(0.0, 1.0);
  sigma ~ normal(0.0, 1.0);
  sigma_year ~ normal(0.0, 1.0);
  unscaled_intercept ~ normal(0.0, 1.0);
  unscaled_slope ~ normal(0.0, 1.0);
  unscaled_epsilon ~ normal(0.0, 1.0);
  // individual likelihoods, as sum of component contributions
  for (i in 1:n_obs) {
    target += log_mix(theta[i], log_npdf[i, 2], log_npdf[i, 1]);
  }
}

generated quantities {
  vector[n_obs] log_lik;
  int G[n_obs];
  vector[n_obs] y_rep;
  for(i in 1:n_obs) {
    log_lik[i] = log_mix(theta[i], log_npdf[i, 2], log_npdf[i, 1]);
    G[i] = categorical_rng(marginal_proba[i]);
    y_rep[i] = normal_rng(mu_year[YEAR[i], G[i]], sigma[G[i]]);
  }
}

```

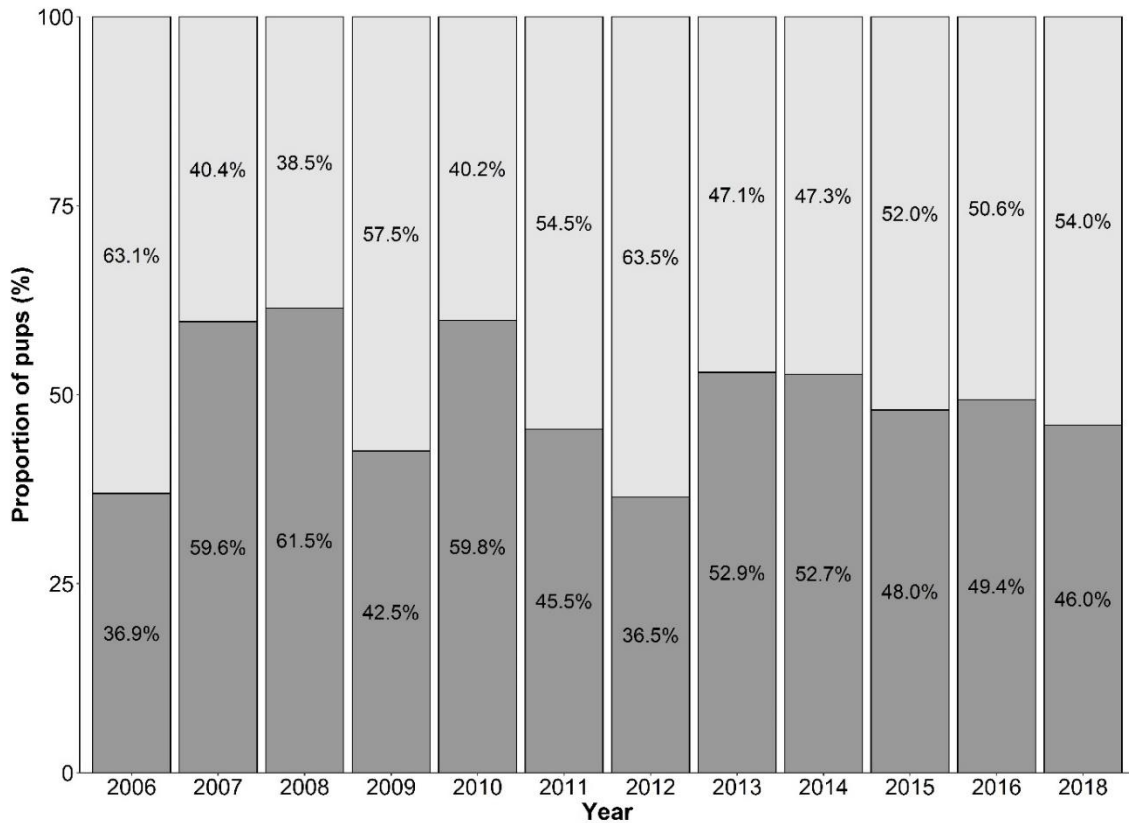
## 8.2. Distribution of raw data and the fitted model



**Figure 31: Empirical distribution of the blood  $\delta^{13}\text{C}$  values of pups superimposed with the probability density functions of the mixture model.**

The blue curve represents the probability density function of pups assigned to the Antarctic habitat, whereas the red one corresponds to individuals assigned to the sub-Antarctic habitat.

### 8.3. Annual proportions of the two estimated groups



**Figure 32: Annual percentages of pups presumably born from female southern elephant seals that foraged either in the Antarctic (light grey) or in sub-Antarctic (dark grey) zones.**

Groups of pups were established based on a mixture model taking into account the temporal trend in blood  $\delta^{13}\text{C}$ .

No significant change has been detected in the annual proportion of females' foraging strategies, suggesting that the balance between the two foraging habitats remained unchanged over the study period. We should however be cautious with this interpretation, as our results suggest that the two foraging strategies displayed by females whose pups were blood-sampled on southeast Kerguelen Island are of similar importance within the population. Tracking data at the opposite suggest that more females forage in the sub-Antarctic habitat. This is subjective and "data-biased", depending on thresholds set up to split the two foraging strategies. Datasets thus do not have the same sample sizes, and we have to keep in mind that sampled individuals are not necessarily representative of the whole population. We therefore tried to get rid of subjectivity by implementing non-informative priors in our mixture models. However, and regardless of the relative importance of the two foraging habitats, our mixture models showed that the percentage of individuals assigned to a given foraging strategy stays relatively stable over time.

## Chapitre 2



**Article in preparation.**

Mestre, J., Tournier, M., Heerah, K., Picard B., Harcourt, R., McMahon, C.R., Hindell, M.A., Charrassin, J.-B., Guinet C. Habitat use, foraging behaviour and body condition monitoring in Kerguelen southern elephant seals over a decade.

**The current version has only been read by J.Mestre, C.Guinet and J.-B.Charrassin.**

**Authors' contributions.**

C.G., M.A.H., and R.H. designed data collection and provided the dataset. J.M. conceived the study. J.M. performed data analysis with substantial contributions from M.T. and K.H. J.M. wrote the paper.

**Acknowledgements.**

We thank all the fieldworkers who collected data in Kerguelen Islands since 2004, and David Pinaud for constructive discussions on spatial and statistical analyses.

**Funding.**

This study contributes to the SENtinels of the SEa Ice program funded by the BNP Paribas Foundation. The marine mammal data were sourced from the International MEOP Consortium and the national programs that contribute to it (<http://meop.net>), including the French National Observatory Mammals as samplers of the Ocean Environment (SNO-MEMO) data and the Integrated Marine Observing System (IMOS) for the Australian data. The French satellite tagging program was financially supported by the program Terre, Océan, Surfaces Continentales, Atmosphère (TOSCA) of the Centre National d'Études Spatiales - over the whole study period -, the Agence Nationale de la Recherche and the Total Foundation. IMOS is a national collaborative research infrastructure, supported by the Australian Government. It is operated by a consortium of institutions as an unincorporated joint venture, with the University of Tasmania as lead agent. We finally thank the Institut Polaire Français Paul Emile Victor (IPEV programs 109, H. Weimerskirch, and 1201, C. Gilbert) for providing logistical and financial support.

# 1. Summary

Marine top predators are keystone species often used as bio-indicators of oceanographical conditions and of the distribution of their prey. Changes in dive depth, duration, foraging behaviour and success of female southern elephant seals were investigated during their post-moult trip at sea, over the period 2004-2018, using a tracking-diving dataset. No inter-annual differences were identified in the diving behaviour (*i.e.* diving depth and duration) of female seals over the study period. However, a trend in the drift rate was detected, with a decrease of  $0.07 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  over the 14-year study period, highlighting an overall improvement of the body condition. Moreover, the body condition of seals tended to be higher when they foraged in the sub-Antarctic habitat than in the Antarctic habitat. No inter-annual differences were identified in the drift rate of seals when they left the colony, but inter-annual variability was observed in the drift rate of seals after 100 days spent at sea, and in the number of days they needed to reach neutral buoyancy (*i.e.* restore their energetic reserves after haul-out fasting during the moult). The kinetic of the body condition improvement of seals was then spatially investigated. It revealed that seals foraging West of Kerguelen Islands depart with a poorer body condition, but reach faster neutral buoyancy and have a better body condition after 100 days at sea than females which foraged East. No environmental or behavioural differences were detected between the first 100 days females spent at sea according to their foraging habitat. Despite previous studies conducted on species habitat use in the Southern Ocean mostly focused on latitudinally distributed fronts and water masses, this work reveals the importance of the habitats located East and West of Kerguelen Islands in conditioning the foraging success of southern elephant seals. It furthermore suggests that the foraging success of seals depends on their habitat more than on their behaviour. Southern elephant seals enable the identification of habitats presenting contrasted prey distribution and/or food web structure over time.

# 2. Introduction

Global change triggers extensive abiotic modifications in the ecosystems, impacting a broad range of species (Beaugrand, 2015; Sequeira et al., 2019a). In the oceans, current and predicted non-exhaustively modifications include eutrophication (Vasas et al., 2007), acidification (Cao et al., 2007), rising temperatures (Beaugrand, 2009) and a change in the meridional overturning circulation (Zickfeld et al., 2007). Polar ecosystems are especially

vulnerable (Clarke et al., 2007; Constable et al., 2014; Parkinson, 2004), with some substantial consistent changes occurring in the Arctic (Comiso et al., 2008; Johannessen et al., 2004; Lewis et al., 2020; Nghiem et al., 2007), and modifications with contrasted trends occurring in the remote Southern Ocean (Holland et al., 2019; Stammerjohn et al., 2012; Turner et al., 2015). While sea ice thickness, seasonality and extent differ between the Amundsen-Bellinghousen and the Ross Sea sectors of the Antarctic continent (Holland et al., 2019), the primary production increases in the open ocean (Del Castillo et al., 2019), the carbon uptake of the biological pump increases (Hauck et al., 2015), and a change in the latitudinal  $\delta^{13}\text{C}$  isoscapes is occurring in the Southern Ocean (Mestre et al., 2020). Water masses and fronts were suspected to shift further south (*e.g.* Bost et al., 2015), however, no significant shift of the polar front was detected over the 2007-2017 period, and the seasonal magnitude of the polar front latitudinal movement was larger than the inter-annual one (Pauthenet et al., 2018).

Such environmental variations may be reflected in individual habitat use and foraging behaviour of marine top predators (Durant et al., 2009; Hazen et al., 2019; Hindell et al., 2016), and trigger population-level demographic responses (Barbraud and Weimerskirch, 2003; Jenouvrier et al., 2005; Sauser et al., 2018). In capital breeders and central place foragers, at-sea food intake is a key factor to replenish energy reserves, enabling somatic maintenance, growth, and breeding (*e.g.* Berta et al., 2005). Developing thorough knowledge of wide-ranging species is challenging, and this is especially true for cryptic species inhabiting the remote and dynamic Southern Ocean. In that context, habitat use and foraging ecology are most of the time inferred through bio-logging, and longitudinal monitoring of at-sea foraging distribution and performances is valuable to detect intra- and inter-annual variability in the behaviour of species and environmental conditions (Bost et al., 2015).

Southern elephant seals (hereafter SES) are key species of the Southern Ocean, and hence of particular interest to address such questions. Their populations are among the biggest consumers of the Southern Ocean because of their top-predator status, high energetic requirements and great numbers (*e.g.* Guinet et al., 2014; Hindell et al., 2016; McMahon et al., 2019). These wide-ranging animals display a circumpolar distribution and are split into populations located across several sub-Antarctic islands, including (*i*) the Kerguelen, Crozet and Marion Islands in the Indian sector of the Southern Ocean, (*ii*) the Macquarie population in the Pacific sector of the Southern Ocean, (*iii*) the South Georgia population in the Atlantic sector, and (*iv*) the Valdés Peninsula in South America (McMahon et al., 2005a). Earlier

studies revealed that SES populations display varying behaviours and different population trends across their range (Hindell et al., 2017, 2016). Hence, SESs integrate spatiotemporal variability of environmental conditions and are considered as sentinel species of the Southern Ocean.

After undergoing a dramatic decrease between the 1960s and early 1990s (Guinet et al., 1999; McMahon et al., 2005a), the SES population from the Kerguelen Islands is now recovering (Authier et al., 2011; J.Laborie, personal communication), suggesting that foraging conditions have been improving and/or that predation pressure from killer whales/sleeper sharks may have relaxed over the last decades in the Indian sector of the Southern Ocean (Authier et al., 2011). Most juvenile SESs exhibit large inter-annual variation in their  $\delta^{13}\text{C}$  values reflecting a large scale exploration of the marine environment, before becoming faithful to their foraging sites after few years and thus stabilizing their  $\delta^{13}\text{C}$  values (Authier et al., 2012a; Chaigne et al., 2012; Martin et al., 2011). Such observations question the behavioural plasticity of subadult and adult SESs in a possibly changing environment (McIntyre et al., 2017).

To investigate the question of decadal change in habitat use and foraging performances of adult female SESs, we revisited the existing tracking-diving dataset collected on the SESs from the Kerguelen population over the last fourteen years (2004-2018). The aim was to detect any trend in the horizontal and vertical distribution, and the foraging success, of female SESs from Kerguelen Islands at the population level. We first explored the inter-annual variability in their distribution and diving behaviour (*i.e.* diving depth and duration), and investigated a proxy of their foraging activity (hunting time; Heerah et al., 2014). We then examined the variability in the body condition of seals, and the kinetic of its improvement in light of proxies of environmental parameters, foraging behaviour, and energy expenditure (horizontal distance travelled). Finally, we try to link observed behavioural patterns with environmental parameters, monitored reproductive success and population trend.

## **3. Material and methods**

### **3.1. Fieldwork**



Fieldwork took place at Kerguelen Islands from 2004 to 2018, as part of long-term scientific programs led by CEBC. All animals used were cared for in accordance with the French Polar Institute Paul Emile Victor (IPEV) ethics committee guidelines.

From 2004 to 2018, 144 adult female elephant seals were captured on land and anaesthetized with an intravenous injection of Zoletil100 (1:1 combination of tiletamine and zolazepam; Field et al., 2002; McMahan et al., 2000a). They were equipped with a glued head-mounted satellite-relayed-data-logger (CTD-SRDL,  $10.5 \times 7 \times 4$  cm, Sea Mammal Research Unit, St Andrews, UK). Seals carrying such devices are not affected in either the short-term (growth rates) or long-term (survival) (McMahan et al., 2008). At-sea, seals movements were determined using the ARGOS satellite tracking system (<http://www.argos-system.org>).

### 3.2. Data processing

Data processing and statistical analyses were carried out under the R v. 3.6.1 software (R Core Team, 2019), and `ggplot2` package was used for graphical representations (Wickham, 2016). All descriptive statistics are presented as means  $\pm$  S.D. unless otherwise stated.

The satellite-transmitted dives recorded by the CTD-SRDL (*i.e.* low-resolution dataset), are summed up in six points (including the surface at the beginning and the end of the dive, the maximum depth, and three intermediate depths points identified with a broken stick algorithm, Fedak et al., 2001). At the opposite, some tags were successfully recovered and high-resolution data were retrieved, as time-depth recorders usually record at 0.5 Hz. Low-resolution dives were hence generated from these high-resolution dives using a broken stick algorithm in order to get the most complete and standardized dataset.

The tracking data were filtered by first removing class Z locations (the lowest location quality index provided by the Argos service). Then the McConnell et al., (1992) speed filter was applied to remove locations implying an unrealistic speed of motion ( $20 \text{ km.hr}^{-1}$ ; Heerah et al., 2016). The individuals for which tags recording duration was lower than one month were excluded from the dataset, as well as dives with at least one segment with speed  $> 0.7 \text{ m.s}^{-1}$ .

Several intrinsic and extrinsic covariates were computed in order to model the behaviour of seals. The time period (*i.e.* day or night) was defined based on the solar angle and the geographical location of the seal, using the `is_day` function from the `rbl` R package

(Le Bras, 2016). Each dive was attributed to *day* when the sun was more than 6° above the horizon, whereas *night* corresponded to dives occurring when the sun was 6° below the horizon. The time period was defined as a categorical variable, with the day as reference, in order to account for the diel variation (Guinet et al., 2014; Vacquié-Garcia et al., 2015). The dives shallower than 20 m were excluded from the dataset, and a bathymetric depth (absolute value) was allocated to each dive based on the ETOPO1 bedrock bathymetric data set (<http://www.ngdc.noaa.gov/mgg/global>). When available, the water temperature (°C) at 200 m depth ( $T_{200}$ ) was extracted for each dive (a higher number of dives than temperature profiles are satellite-transmitted). The dives without temperature records were excluded from further analyses, except in the study of the kinetic of the body condition.  $T_{200}$  corresponds to the temperature estimated at 200 m depth after interpolation of measured temperature values for low-resolution dives, and the mean of temperature values recorded between 190 and 210 m depth for high-resolution dives. Each dive was assigned to a water mass of the Southern Ocean based on its  $T_{200}$ , following Guinet et al., (2014) and references therein. The water mass was defined as a categorical variable with the water mass the most frequented by seals (*i.e.* located between the Polar Front and the Southern Antarctic Circumpolar Current Front) as reference.

SEs perform some dives, supposed to be resting or food processing dives, during which they drift passively in the water column (Biuw et al., 2003; Mitani et al., 2010). Their body condition, reflected by their energetic reserves (*i.e.* lipid content), influences their buoyancy and ultimately their sinking rate (Biuw et al., 2003). The drift dives of seals were hence identified and the corresponding drift rate was assessed following Arce et al., 2019. Generalized Additive Models (GAM) were fitted to each individual to estimate the drift rate when the seal leaves the colony and to predict the drift rate for each dive of the entire trip at sea (see electronic supplementary 1 for calculation details). This enabled (*i*) extracting the predicted drift rate after 100 days at sea, (*ii*) assessing the improvement of the body condition between 100 days and the departure from the colony, (*iii*) as well as estimating the number of days needed by an individual to reach the neutral buoyancy. The drift rate, or sinking/floating rate, is considered as a speed and hence reported in terms of absolute value. In negatively buoyant seal, an increase in the absolute value of drift rate reflects a decrease in seal buoyancy and therefore a deterioration of its body condition (Biuw et al., 2003). At the opposite, a decrease in the absolute value of the drift rate reveals an improvement of the body condition.

A proxy of foraging activity corresponding to within-dive foraging periods (hunting time; Heerah et al., 2015, 2014) and the proportion of hunting time versus dive duration (`prop_hunting_vs_dive_dur`, %) were then determined for non-drifting dives. The cumulative sums of the hunting time (seconds), dive duration (seconds) and the proportion of hunting time versus dive duration (%) were computed. The number of days elapsed since the seals departed from the colony and the corresponding horizontal distance travelled (m) were finally computed.

### **3.3. Statistical analyses**

#### **3.3.1. Generalized Linear Mixed Effects Models to investigate the influence of year and the effects of a range of environmental and behavioural parameters**

One may criticize the sampling design of the present study as seals were only fitted once with tracking devices. To partition the variance inherent to individuals versus years, models residuals were plotted against individuals while taking the year into account (electronic supplementary material 2). Residuals were evenly distributed between individuals, so the effect of year was further investigated.

A series of Generalized Linear Mixed-effect Models (GLMM) was used to assess the effect of year on a range of behavioural parameters using the `lme` function implemented in the `nlme` package (Pinheiro and Bates, 2020). Individual seal was coded as a random effect to account for the correlation between multiple observations from the same individual, and all the models included a first-order auto-regressive (AR1) structure to take the temporal correlation into account. Except for the year, all numerical explanatory variables were scaled to enable the comparison of estimates. For each model, a full model that included all environmental and behavioural explanatory variables was fitted, and a stepwise procedure was then implemented to remove nonsignificant variables (threshold set at  $p\text{-value} < 0.05$ , using the `stepAIC` function from the `MASS` package; Venables and Ripley, 2002).

First, the effects of the year, the water mass, the time period (*i.e.* day and night) and the bathymetry were investigated on the diving depth. A second model with the same structure was fitted to explain the dive duration. A third model was performed to explain the proportion of time spent in “hunting time” behaviour according to the dive duration. These models were hence only fitted on a subset of dives during which foraging activity was

detected (*i.e.* hunting time > 0 sec). They included the year, the diving depth, the water mass, the time period, the bathymetry, and the number of days elapsed since the departure from the colony as explanatory variables. The last GLMM was fitted with the aim to examine the impact of the year, the bathymetry, the water mass, and the cumulative sums of (i) the proportion of time spent in hunting time behaviour according to the dive duration and (ii) the travelled horizontal distance on the predicted drift rate.

### 3.3.2. Kinetic of the body condition improvement

Further analyses were conducted on the predicted drift rate of seals. The Kruskal-Wallis nonparametric statistical test was used to assess the inter-annual differences among (i) the predicted drift rate when seals departed from the colony, (ii) the predicted drift rate after 100 days at sea, (iii) the change in drift rate between the departure from the colony and 100 days and (iv) the number of days elapsed, since the departure from the colony, to reach a drift rate < 0.15 m.s<sup>-1</sup> (this threshold value corresponds to seals reaching neutral buoyancy, when a small change in buoyancy will induce a major change in drift rate values, Biuw et al., 2003).

The distribution of the change in drift rate between the departure and 100 days was represented for all individuals, and two groups of seals were assessed according to the median value (*i.e.* “quick” versus “slow” individuals). The 50% and 95% kernel utilization distributions (hereafter KUD) were calculated using the `adehabitathr` package (Calenge, 2006) to compare the home ranges of the two groups of individuals (data were projected in Albers equal-area). The KUDs were calculated over a grid with a resolution of 500 × 500 pixels using the `kernelUD` function, and the smoothing parameter ( $h$ ) was arbitrarily set up at 200 km as corresponding to approx. the mean geolocation error as determined in previous studies (see Phillips et al., 2004 for a review on northern elephant seals, and diving and flying seabirds in the Southern Ocean, and Jonsen et al., 2020 for an example including SESs). The `kernel.area` function was used to estimate the surface of the KUD50% and KUD95% for each group, and the overlap of KUDs of the two groups for a given home range (50 and 95%). Finally, t-test or Mann-Whitney test (according to the distribution of the variables) were used to compare the means of the two groups of individuals for a range of parameters: the latitude (mode), the longitude (mode), the T<sub>200</sub> (mean), the dive duration (mean), the dive depth (mean), the hunting time (cumulative sum), the horizontal distance travelled (cum. sum.), the number of days needed to reach a drift rate of 0.15 m.s<sup>-1</sup> (*i.e.* neutral buoyancy), and the change in drift rate between 0 and 100 days (m.s<sup>-1</sup>).

## 4. Results

Among the 144 adult females which were tagged after the moult from 2004 to 2018, 81 seals for which tags didn't fail—and transmitted longer than one month—were available for analyses. The tags recorded for  $202 \pm 59$  [43-290] days and seals cumulated 301 382 dives. All dives except 69 835 for which  $T_{200}$  was not available (and which were hence excluded from the GLMM analyses) were attributed to distinct water masses of the Southern Ocean (Table III). Among the 231 547 remaining dives, 68 992 occurred during the day, and 130 436 during the night.

**Table III: Number of dives performed by female seals in each water mass.**

Water masses were assigned to dives based on their temperature at 200 m depth. AD stands for Antarctic divergence, SACCF for Southern Antarctic Circumpolar Current Front, PF for Polar Front, SAF for SubAntarctic Front and STF corresponds to SubTropical Front. Those fronts are latitudinally distributed for a given longitude, reflecting a general north-south temperature gradient (water masses are listed from South to North).

Water mass	south of AD	AD-SACCF	SACCF-PF	PF-SAF	SAF-STF	north of STF
$T_{200}$ (°C)	< 0.8	0.8 – 1.6	1.6 – 2.8	2.8 – 6.8	6.8 – 10.8	10.8 – 20
Number of dives	36 945	74 595	83 365	23 208	11 625	1 353

The hunting time metric was computed for 221 720 non-drifting dives, and foraging activity was detected in 212 285 of these dives. Among these, 64 169 dives occurred during the day, and 117 771 during the night.

The kinetic of the drift rate was studied for a larger dataset—whatever the water mass the seal dived in was known—including 294 301 dives performed by 67 individuals (which performed enough drift dives per month to fit a prediction GAM). A total of 11 855 drift dives were identified, and a drift rate value was predicted for the 282 446 remaining dives. The dataset was further restricted to 63 individuals when fitting the GLMM, for which information on the water mass was needed.

#### 4.1. Diving behaviour

No year effect on the **diving depth** (Table IV) and the **dive duration** (Table V) of seals was evidenced by implementing a stepwise procedure in the GLMMs. All other variables had a significant effect on the diving behaviour. The seals dived deeper and longer during the day, as they forage over deeper waters, and with increasing foraging trip duration. Female SESs dived deeper when foraging at low latitude waters (*i.e.* north) compared to high latitudes (*i.e.* south). They also tended to perform shorter dives at low latitudes.

#### 4.2. Foraging behaviour

The model explaining the **duration of the hunting time behaviour according to the dive duration** (%) retained all explanatory variables except the year, revealing the absence of trend over the study period (Table VI). However, the proportion of hunting time increased in the southern part of the Southern Ocean compared to water masses located north of the PF-SACCF. It also increased slowly with the number of days spent at sea. At the opposite, the proportion of hunting time decreased during the night, as well as when the diving depth increased. The bathymetry had a positive effect on the hunting time duration.

**Table IV: Generalized mixed-effect model output of the diving depth including each of the significant fixed explanatory variables (the water mass with PF-SACCF as reference, the time period, and the bathymetry; the year was dropped during the model selection).**

The water masses are listed from North to South, with the location of the PF-SACCF represented by a dashed line. Individuals were used as a random effect on the intercept.

		Intercept	Residual	<i>n</i> dives	<i>n</i> inds
	<b>Std dev.</b>	50.28029	159.0882	199 416	74
	Value	Std. error	<i>df</i>	<i>t</i> -value	<i>p</i> -value
Intercept	476.1248	6.128761	199 334	77.68697	0.0000
Water mass [north STF]	149.1152	10.127202	199 334	14.72422	0.0000
Water mass [SAF-STF]	127.2257	3.934744	199 334	32.33392	0.0000
Water mass [PF-SAF]	39.0698	2.390832	199 334	16.34151	0.0000
Water mass [AD-SACCF]	-0.4465	1.498983	199 334	-0.29787	0.7658
Water mass [south AD]	25.8098	2.185044	199 334	11.81203	0.0000
Time period [Night]	-162.9675	0.945556	199 334	-172.35107	0.0000
Number of elapsed days	0.6867	0.010845	199 334	63.32010	0.0000
Bathymetry (scaled)	11.1094	0.835277	199 334	-13.30021	0.0000

**Table V: Generalized mixed-effect model output of the dive duration including each of the significant fixed explanatory variables (the water mass with PF-SACCF as reference, the year, the bathymetry, and the time period).**

The water masses are listed from North to South, with the location of PF-SACCF represented by a dashed line. Individuals were used as a random effect on the intercept.

		<b>Intercept</b>	<b>Residual</b>	<b><i>n</i> dives</b>	<b><i>n</i> inds</b>
	<b>Std dev.</b>	209.1993	483.4094	199 416	74
	<b>Value</b>	<b>Std. error</b>	<b><i>df</i></b>	<b><i>t</i>-value</b>	<b><i>p</i>-value</b>
Intercept	1353.2355	25.21852	199 334	53.66038	0.0000
Water mass [north STF]	-104.8561	34.11847	199 334	-3.07330	0.0021
Water mass [SAF-STF]	-77.8805	14.05869	199 334	-5.53967	0.0000
Water mass [PF-SAF]	-79.0097	8.12918	199 334	-9.71927	0.0000
Water mass [AD-SACCF]	40.6811	4.77379	199 334	8.52177	0.0000
Water mass [south AD]	58.4462	7.16278	199 334	8.15971	0.0000
Time period [Night]	-278.6404	2.62826	199 334	-106.01702	0.0000
Number of elapsed days	5.0782	0.04088	199 334	124.21037	0.0000
Bathymetry (scaled)	96.8497	3.07985	199 334	-31.44621	0.0000



**Table VI: Generalized mixed-effect model output of the percentage of the duration of the hunting time behavior according to the dive duration, including each of the significant fixed explanatory variables (the water mass with PF-SACCF as reference, the diving depth, the number of days elapsed since departure, the bathymetry and the time period; the year was dropped during the model selection).**

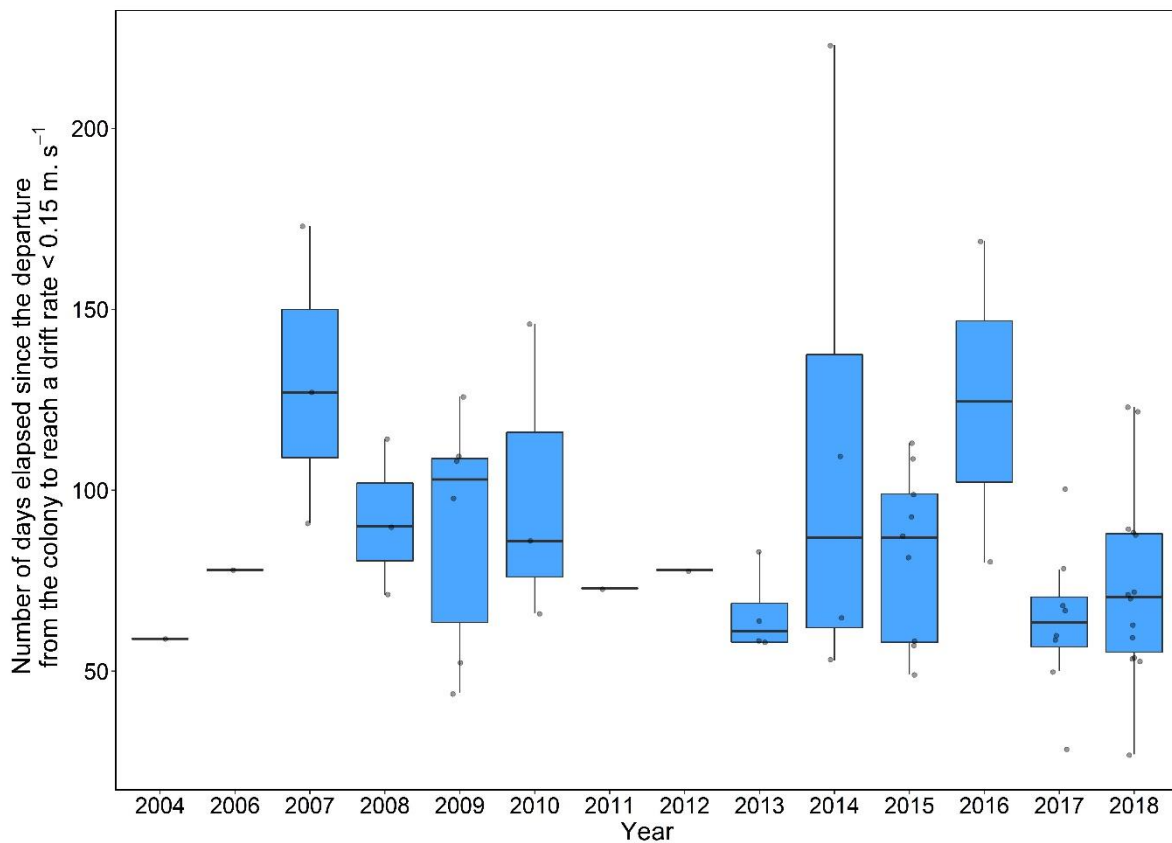
The water masses are listed from North to South, with the location of PF-SACCF represented by a dashed line. Individuals were used as a random effect on the intercept.

		Intercept	Residual	<i>n</i> dives	<i>n</i> inds
	<b>Std dev.</b>	5.140654	15.45222	181 940	74
	Value	Std. error	<i>df</i>	<i>t</i> -value	<i>p</i> -value
Intercept	47.82135	0.6200620	181 857	77.1235	0.0000
Water mass [north STF]	-1.82521	0.9653546	181 857	-1.8907	0.0587
Water mass [SAF-STF]	-2.28518	0.3441814	181 857	-6.6395	0.0000
Water mass [PF-SAF]	-3.78273	0.2122933	181 857	-17.8184	0.0000
Water mass [AD-SACCF]	1.33310	0.1364852	181 857	9.7674	0.0000
Water mass [south AD]	2.81467	0.1969557	181 857	14.2909	0.0000
Diving depth (scaled)	-14.93662	0.0465231	181 857	-321.0579	0.0000
Number of elapsed days	0.09306	0.0009368	181 857	99.3424	0.0000
Bathymetry (scaled)	1.71897	0.0714760	181 857	-24.0496	0.0000
Time period [Night]	-8.05018	0.1029263	181 857	-78.2130	0.0000

### 4.3. Drift rate as a proxy of foraging success

#### 4.3.1. Decadal trend in drift rate

The prediction from fitted GAMs enabled a comparison of the drift rate of seals at given time steps. No significant difference in the drift rate of seals was detected between years **when they left** Kerguelen (Kruskal-Wallis,  $p = 0.53$ ; electronic supplementary 3, upper part of the Figure 39). However, a significant effect of the year was detected on the drift rate after **100 days** at sea (Kruskal-Wallis,  $p < .05$ ; electronic supplementary material, Figure 39 lower panel), and a year effect was further detected when comparing the **number of days** needed by the seals to reach a drift rate  $< 0.15 \text{ m.s}^{-1}$  (*i.e.* neutral buoyancy; Kruskal-Wallis,  $p < .05$ ; Figure 33).



**Figure 33: Evolution of the number of days needed by seals to reach neutral buoyancy.**

Each boxplot corresponds to a year, and each dot to a tracked individual.

The GLMM explaining the predicted drift rate of seals was performed on 90% of the global dataset, including 204 774 dives, because of RAM limitations<sup>1</sup>. All fixed explanatory variables had a significant statistical effect and were kept in the final model (Table VII).

The absolute drift rate increased (*i.e.* SES females deteriorate their body condition) with decreasing horizontal distance traveled since the departure from the colony (*i.e.* a proxy of foraging trip duration, coef = -0.06,  $p < .001$ ) and with decreasing bathymetry (coef = -0.01,  $p < .001$ ). The absolute drift rate also increased with decreasing cumulative sum of the proportion of time spent hunting according to the dive duration (coef = -0.01,  $p < .001$ ). The drift rate decreased (*i.e.* the body condition improved) over the years with a decrease of  $0.005 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{yr}^{-1}$  ( $p < .005$ ), corresponding to an overall change of  $-0.07 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  over the 14-year study period. The water masses had a variable effect on the drift rate. The water masses located between the STF and the PF had a positive influence on the drift rate (*i.e.* seals deteriorate their condition) compared to the water masses set up as reference (*i.e.* the water mass located between the PF and the SACCF, including Kerguelen and hence in which all the seals dived in). At the opposite, the water masses located south of the SACCF had a stronger and negative influence on the drift rate.

#### **4.3.2. Spatialization of the kinetic of body condition improvement**

The distribution of the change in drift rate over the first 100 days seals spent at sea highlighted a median value of approx.  $0.20 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  (see electronic supplementary material 4, Figure 40). This threshold was used to separate seals in two groups. Hence, individuals which had an increment in drift rate greater than  $0.20 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  over this period were assigned to the “quick” group ( $n = 30$  individuals), whereas individuals which improved their condition at a smaller rate were attributed to the “slow” group ( $n = 31$ ) (Figure 34). The 95% KUD did not

---

<sup>1</sup> This issue could not be solved before the end of the Ph.D. but we plan to run the model on the complete dataset with a more powerful computer, or to implement a bootstrap procedure.

show clear differences in home ranges. The home ranges (95% KUD) were 15 840 418 km<sup>2</sup> for the “quick” group and 15 673 719 km<sup>2</sup> for the “slow” group, with an overlap of 12 901 905 km<sup>2</sup>, representing 81 and 82% of the 95% KUD of the “quick” and the “slow” group respectively. At the opposite, the 50% KUD highlighted a partial spatial segregation of the core foraging areas of the “quick” versus the “slow” individuals (Figure 35, see electronic supplementary material 4, Figure 41 for yearly details). Seals with a quick improvement rate had a core area of 4 434 288 km<sup>2</sup> and showed a clear offset westward, whereas seals with a slower improvement rate had a range of 4 285 938 km<sup>2</sup> and were located on the eastern part of the range. The overlap between the core foraging areas (KUD 50%) extended over 1 525 623 km<sup>2</sup>, corresponding to 34 and 35% of the core foraging areas of the “quick” and the “slow” group respectively. This result was further confirmed by the comparison of the modal values of longitude ( $t_{(57,4)} = 2.29, p < .05$ ), with the mean modal longitudes being  $61 \pm 36^\circ\text{E}$  for individuals which improved rapidly their condition, and  $81 \pm 32^\circ\text{E}$  for slower individuals.

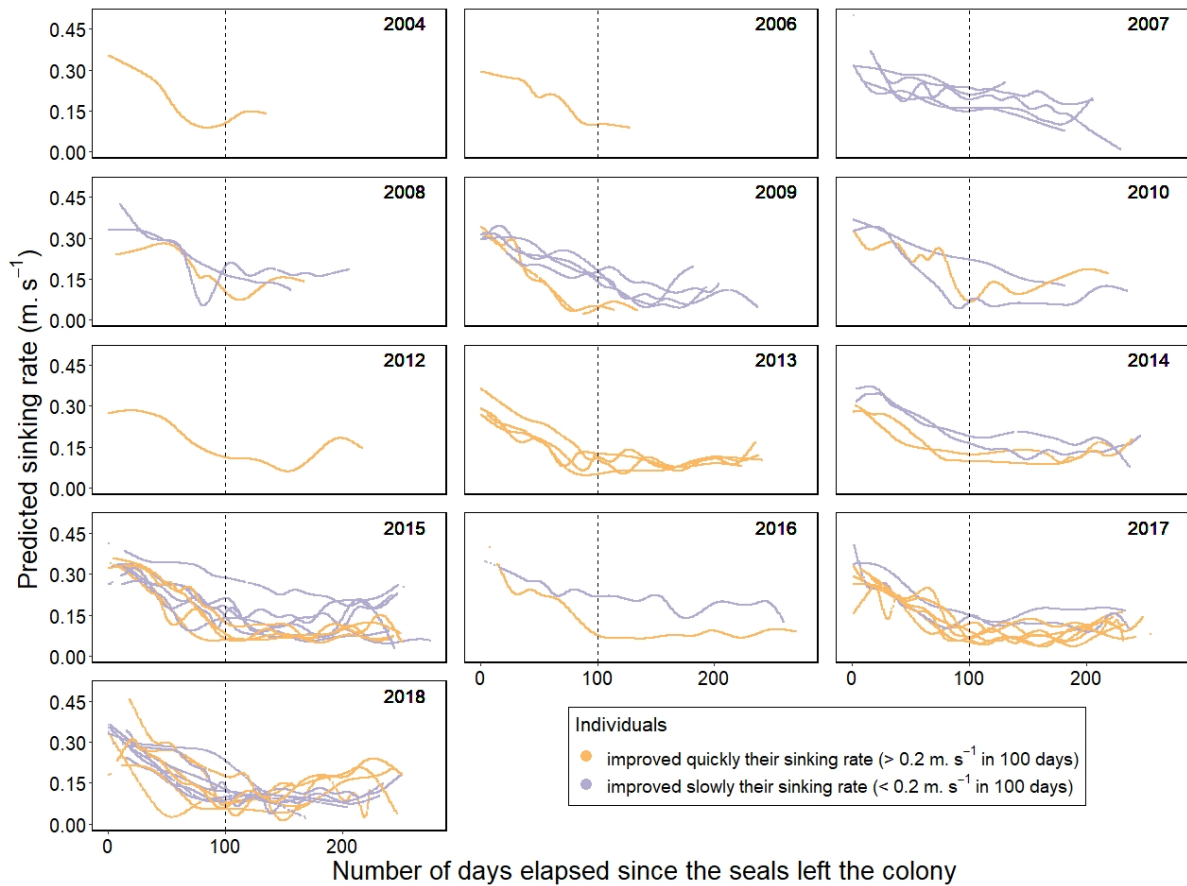
Statistical differences were also observed for the predicted drift rate when seals departed from the colony ( $U = 773, p < .0001$ ), the number of days needed by individuals to reach neutral buoyancy ( $U = 160, p < .0001$ ), and for the change in absolute drift rate between 0 and 100 days ( $U = 0, p < .0001$ ). The individuals improving their body condition rapidly departed with a poorer body condition (*i.e.* an absolute drift rate of  $0.36 \pm 0.05 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ ) and needed  $67 \pm 20$  days to reach neutral buoyancy, whereas the slower group departed in a better body condition (*i.e.* an absolute drift rate of  $0.29 \pm 0.05 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ ) and needed  $103 \pm 39$  days to reach neutral buoyancy.

No statistical differences were obtained when comparing the means of the two groups for the modal latitude, the mean  $T_{200}$ , the mean dive duration, the mean diving depth, the cumulative sum of the hunting time, and the cumulative sum of the horizontal distance travelled since the departure from the colony.

**Table VII: Generalized mixed-effect model output of the predicted drift rate including each of the significant fixed explanatory variables (the cumulative sum of the duration of the hunting time behavior according to the dive duration, the water mass with PF-SACC as reference, the cumulative sum of the horizontal distance, the year, and the bathymetry).**

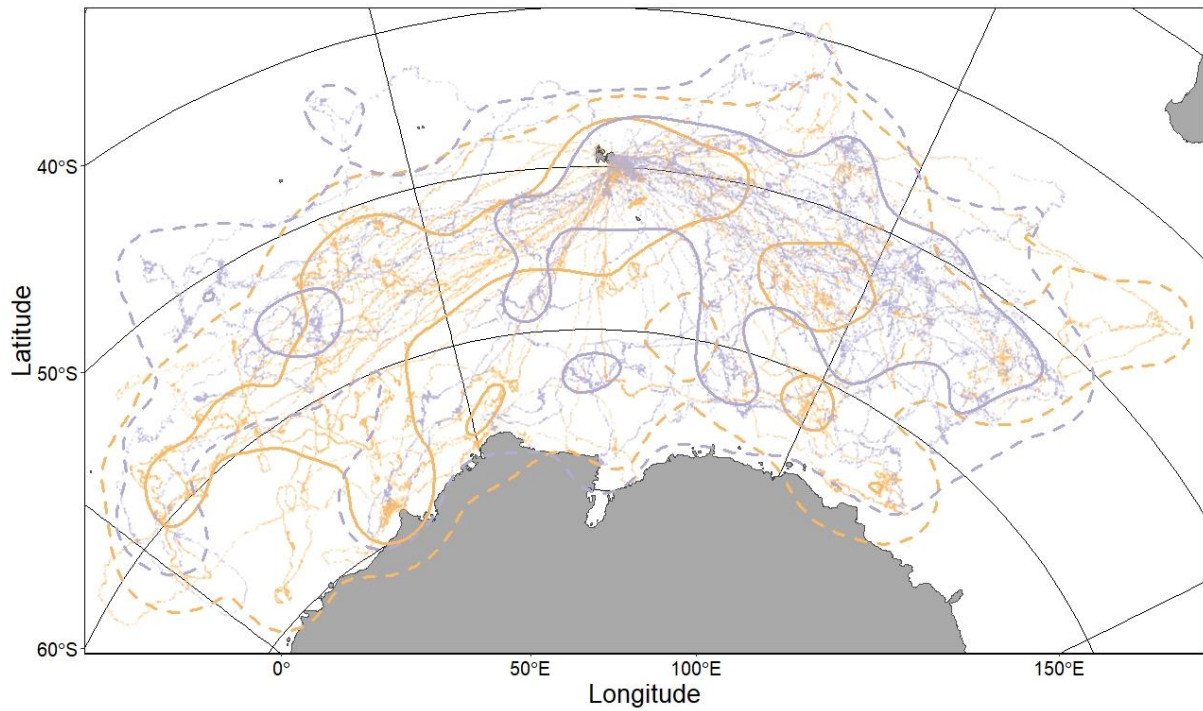
The water masses are listed from North to South, with the location of PF-SACCF represented by a dashed line. Individuals were used as random effect on the intercept.

	Intercept	Residual	<i>n</i> dives	<i>n</i> inds	
<b>Std dev.</b>	0.04717384	0.04510324	204 774	63	
	Value	Std. error	<i>df</i>	<i>t</i> -value	<i>p</i> -value
Intercept	9.435435	3.0296031	204 703	3.1144	0.0018
Hunting time/dive duration (cumulative sum, scaled)	-0.010459	0.0001771	204 703	-59.0710	0.0000
Water mass [north STF]	-0.003299	0.0017226	204 703	-1.9150	0.0555
Water mass [SAF-STF]	0.002483	0.0006385	204 703	3.8885	0.0001
Water mass [PF-SAF]	0.009015	0.0004024	204 703	22.4019	0.0000
Water mass [AD-SACCF]	-0.010979	0.0002666	204 703	-41.1834	0.0000
Water mass [south AD]	-0.031508	0.0003751	204 703	-83.9895	0.0000
Horizontal distance (cumulative sum, scaled)	-0.057910	0.0001319	204 703	-439.0933	0.0000
Year	-0.004597	0.0015047	61	-3.0553	0.0033
Bathymetry (scaled)	-0.009863	0.0001301	204 703	75.8413	0.0000



**Figure 34: Evolution of the body condition (predicted sinking rate according to the number of days spent at sea during the post-moult foraging trip) of 67 adult females seals.**

Each panel shows a year. The vertical dashed line represents a threshold set up at 100 days. Individuals display varying kinetic of body condition improvement. The orange solid lines correspond to individuals which improved quickly their body condition ( $> 0.2 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  in 100 days), whereas purple lines represent individuals which improved slowly their body condition ( $< 0.2 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  in 100 days).



**Figure 35: Distribution of the post-moult tracks (dots with low opacity) of 67 adult females satellite-tagged on the Courbet Peninsula (2004-2018).**

Orange tracks correspond to individuals which improved quickly their body condition ( $> 0.2 \text{ m.s}^{-1}$  in 100 days), whereas purple tracks represent the individuals which improved slowly their body condition ( $< 0.2 \text{ m.s}^{-1}$  in 100 days). The solid lines represent the 50% kernel utilization distribution (KUD), and dashed lines the 95% KUD.

## 5. Discussion

### 5.1. Temporal consistency in the behaviour of seals

The first objective of this study was to infer if some variations in the behaviour of seals could be detected over more than a decade, and if so, whether those variations could be linked to any environmental parameters. The analyses revealed that seals dived deeper during the day than at night and that the diving depth increased at low latitudes (*i.e.* with increasing  $T_{200}$ ). Those results are in accordance with SESs following the diel vertical migration of their prey and diving deeper in warmer waters (Guinet et al., 2014; McIntyre et al., 2011a). The seals performed longer dives during the day and at low and warmer latitudes, as the dive duration is known to increase with diving depth as seen in other species and as predicted by theory (Doniol-Valcroze et al., 2011; Mori, 2002). The proportion of hunting time relative to the dive duration increased during the day. It was negatively influenced by increasing  $T_{200}$ , with SESs exhibiting shorter hunting time in warmer waters. They dived deeper at lower latitudes, compared to colder water masses located south of the PF-SACCF. The duration of the foraging behaviour decreased with increasing diving depth, as the transit time (*i.e.* descent and ascent phases of the dive) to reach the foraging depth increased.

No effect of the year was assessed on the diving depth (and related diving duration) of seals, suggesting a consistency—or at least negligible variation—in the environmental forcing known to influence the vertical distribution of the prey of SESs, and therefore their diving depth. Previous studies, in fact, highlighted a very high fidelity of SES towards their foraging habitat (Authier et al., 2012a; McIntyre et al., 2017), which was observed for up to seven years and in the three dimensions (*i.e.* diving depth included), and independently from the foraging success of the previous years (McIntyre et al., 2017). It is also logical that the proportion of time spent in foraging mode according to the dive duration did not evolve along the study period, as it mostly depends on physiological parameters (duration of the descent and ascent phases of the dive, oxygen stores, energetic requirements, *e.g.* Jouma'a et al., 2016; Richard et al., 2014).

We also found that seals performed longer dives and increased the proportion of hunting time as they progress into their foraging trip. This change is interpreted as the consequence of the improvement of their body condition, and therefore their density reaching values close to neutral buoyancy, at which the cost of transport and therefore the swimming effort per unit of time is minimal (Jouma'a et al., 2016; Richard et al., 2014; Sato et al.,



2013). This enables the seals to increase their dive duration and the proportion of the dive allocated to hunting time.

## **5.2. What about foraging success? Decadal trend in the body condition of seals**

Female SESs were found to decrease more rapidly their absolute drift rate (*i.e.* increase their buoyancy and related body condition) when foraging over deeper waters, when they covered greater distances from their colony, and with a greater cumulative sum of hunting time. Despite the absence of a trend in the diving (*i.e.* diving depth and duration) and foraging behaviour (*i.e.* the proportion of hunting time during a dive), the drift rate of seals decreased by  $0.07 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  in 14 years. This reflects an increase in buoyancy and a global improvement of the body condition of female SESs over the study period.

Despite inter-individual variability in the drift rates when departing from the colony by the end of the moult, no inter-annual difference in the mean absolute drift rate of seals was detected when leaving the colony. However, a significant effect of the year was detected on the drift rate of seals after 100 days, and when comparing the number of days they needed to reach neutral buoyancy. The inter-annual fluctuation of the kinetic of the body condition improvement of seals contrasts with the consistency of their diving behaviour (*i.e.* dive depth and duration). However, as previously discussed, the proportion of hunting time according to the dive duration appears to be, more than the diving depth and duration, a critical factor in explaining the variation in buoyancy changes, with more successful females spending a greater proportion of their dive engaged into hunting time.

Underlying trophic processes could be related to a primary production increase (Del Castillo et al., 2019) and possibly a change in the composition of phytoplankton communities with direct consequences on the quantity and quality (*i.e.* energy density) of zooplankton and micronekton composing the marine food web (Ferreira et al., 2020; Montes-Hugo et al., 2009). Such hypotheses were recently proposed in several studies for the Southern Ocean (Lorrain et al., 2019; Mestre et al., 2020), and the primary production is known as a key factor determining SESs foraging habitats (Bailleul et al., 2010b; Cotté et al., 2015; Jaud et al., 2012; O'Toole et al., 2014). However, a lag of few months between the bloom of primary producers and the set-up of the upper food chain (Authier et al., 2012b; Paterson et al., 2015), and more importantly the lack of fine-scale ecological information on mid-trophic levels (McMahon et al., 2019), hamper accurate interpretations regarding the structure and dynamics

of the food webs in the Southern Ocean. Whatever the causative mechanisms triggering a global improvement of the condition of seals, such pattern may contribute to the recent increase of the population of SESs from Kerguelen Islands (J. Laborie, personal communication).

### **5.3. Body condition improvement in light of individual latitudinal foraging habitat**

When considering a finer spatial scale, the present work revealed that seals foraging in the southern part of the Indian sector of the Southern Ocean improve their body condition more rapidly than those foraging in sub-Antarctic waters, suggesting that high latitudes provide better foraging conditions for female SESs. Previous work already hypothesized that the Antarctic marginal ice zone may be a riskier but more profitable foraging habitat for female SESs (Authier et al., 2012b; McIntyre et al., 2016). Such variation in foraging success, inherent to individual habitat, may have consequences at the population level (Hindell et al., 2017; Mestre et al., 2020). As a case in point, earlier studies assumed that the distance between the sub-Antarctic colonies of SESs and their Antarctic foraging habitats could explain the diverging population trends observed in the 1990s (Hindell et al., 2016; McMahon et al., 2005a). The “safer” sub-Antarctic habitat, where marine resources are thought to be more predictable, could be less profitable to seals (Authier et al., 2012b) as revealed by the lower body condition of SESs foraging north of the Polar Front. This result is consistent with the continuous decline in the weaning mass of pups born from females which foraged in the sub-Antarctic habitat, while no changes could be detected for the pups born from female SESs foraging in Antarctic waters (Mestre et al., 2020).

### **5.4. The kinetic of body condition improvement at the trip scale reveals profitable longitudinal foraging habitats of SESs**

The investigation of the kinetic of the individual drift rate, reflecting the body condition improvement, aimed to detect any pattern at the population level which could help to assess the processes conditioning the foraging success of SESs. Seals belonging to the “quick” group left Kerguelen with a poorer body condition after the moult, but reached earlier the neutral buoyancy, and had a better body condition after 100 days spent foraging at sea. The “quick” and “slow” females, split according to the increment in drift rate over the first 100 days at sea (“slow”  $< 0.20 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1} < \text{“quick”}$ ), had the same home range as inferred with the surfaces and overlap of the 95% KUDs (e.g. Abecasis et al., 2013). However, when focusing

on the core foraging area (50% KUDs, *e.g.* Abecasis et al., 2013), a partial but substantial spatial segregation in foraging habitats was revealed. The core foraging area of individuals improving faster their body condition tended to be located west of Kerguelen Islands, whereas the core foraging area of “slower” individuals was mainly located east of Kerguelen Islands.

Variation of the sea-ice trend according to the longitude—as well as the distance separating the colony from the sea ice edge—have been suggested to influence the foraging success of female SESs exploiting the Antarctic habitat, and ultimately the population trends (Hindell et al., 2016; Labrousse et al., 2017b). Secondly and concerning the SESs foraging in the sub-Antarctic waters of the open ocean, the area located east of Kerguelen is the place of a phytoplankton bloom mainly driven by iron enrichment over the Kerguelen Plateau, and which spreads eastward through the Antarctic Circumpolar Current (Mongin et al., 2009; Park et al., 2008). This chlorophyll-rich plume enhances biological systems, and the intense sub-mesoscale turbulence modulates prey aggregation (Abrahms et al., 2018), making this highly productive area a predictable foraging ground for marine top predators (Cotté et al., 2015; d’Ovidio et al., 2013; Della Penna et al., 2015; Hindell et al., 2016). About 2/3 of the female SESs breeding on the Courbet Peninsula (located at the eastern part of Kerguelen Islands), tend to forage east of the islands (C. Guinet, personal communication). As a consequence, intra-specific competition for food resources might be greater east of Kerguelen Islands compared to the west.

However, a recent assessment of the SES breeding population using satellite images revealed that about 50% of the total number of female SESs breeding at Kerguelen haul-out on beaches located south and west of Kerguelen Islands (J. Laborie, personal communication), and the preferred foraging locations of these females is currently unknown. At the opposite, the area located west of Kerguelen Islands is characterized by a weak mesoscale activity, except for an elongated feature of approx. 350 km of length located between 20 and 40°E (Siegelman et al., 2019). Qualified as the standing meander region of the Antarctic Circumpolar Current, this feature is permanent and therefore predictable (Siegelman et al., 2019; Thompson and Naveira Garabato, 2014). This physical feature of the Southern Ocean likely “locally” enhances the primary production via the injection of nutrients from deep layers to the euphotic zone (Lévy et al., 2012). A recent study highlighted that the foraging behaviour of a SES increased up to five times within the sub-mesoscale features concentrated along the meander site, compared to the other parts of the foraging trip (Siegelman et al., 2019). The female SESs which forage successfully west of Kerguelen

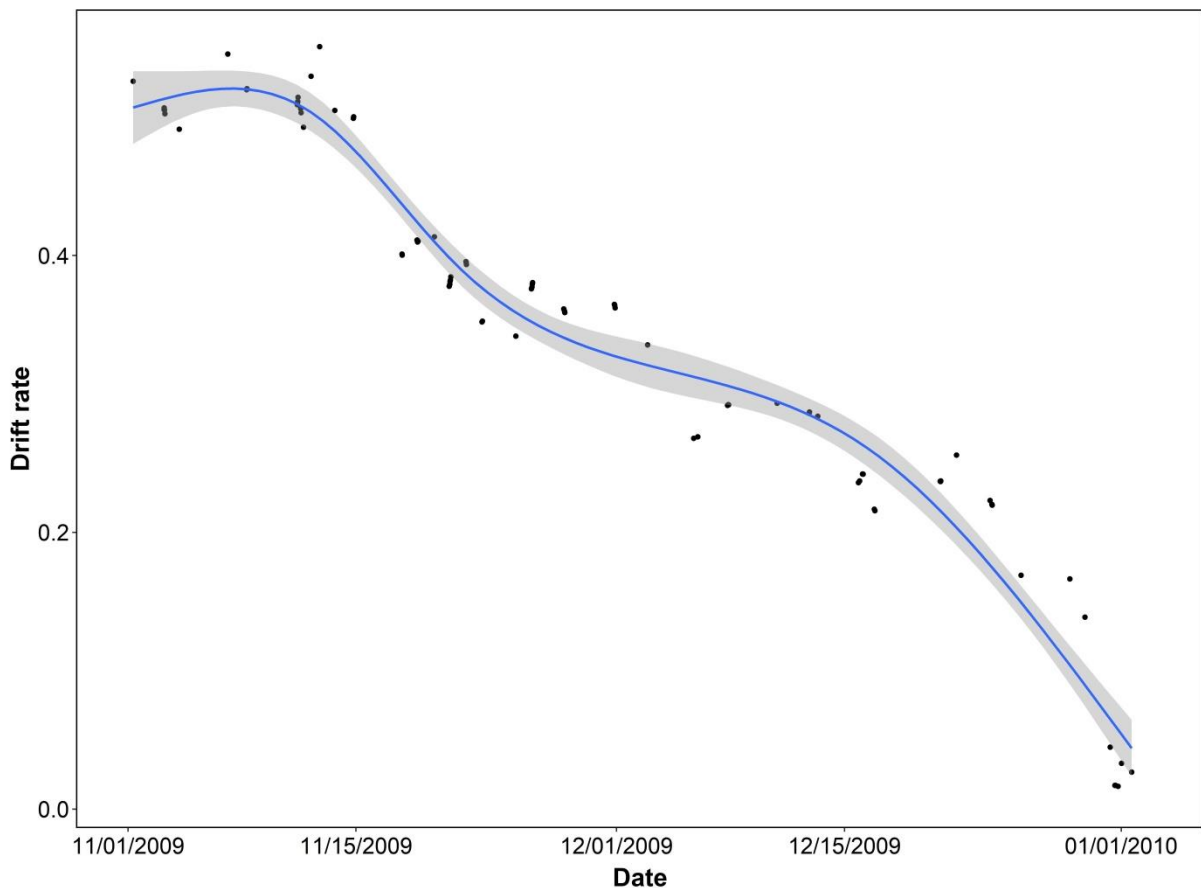
Island share a common foraging habitat with female SESs from Marion Island (McIntyre et al., 2012, 2011b). Interestingly, the current population growth rates of SESs from Marion Island (De Bruyn et al., 2017; McMahan et al., 2009) and the Crozet Islands are higher than the growth rate at Kerguelen, located further east (J. Laborie, personal communication). It is hence noteworthy to recall that multiple foraging strategies may be of particular interest in long-lived predator species such as SESs (Hindell et al., 2016) or albatrosses (Carpenter-Kling et al., 2020), as they may buffer the population during critical periods (*i.e.* when one foraging strategy would be disadvantaged), providing a higher resilience at the species scale (Bolnick et al., 2011; Villegas-Amtmann et al., 2008).

## **6. Conclusion**

SESs are classically considered as sentinels of the Southern Ocean because they integrate large variability of the underlying trophic levels and oceanographic parameters (Hindell et al., 2017, 2016; McMahan et al., 2019), but as evidenced by this study and previous ones (Bailleul et al., 2010a; Hindell et al., 2017; Mestre et al., 2020), a range of individual strategies coexist within a population. This inter-individual variability may hinder the detection of environmental and/or behavioural trends, and it is hence of importance to keep monitoring such species/populations with a sufficient annual sample size to enable the monitoring of several foraging strategies, and related exploited ecosystems of the Southern Ocean, in a context of climate change (Sequeira et al., 2019b). Most ecological studies conducted on species inhabiting the Southern Ocean focus on latitudinal differences in distribution (*e.g.* Abreu et al., 2020; Carpenter-Kling et al., 2020; Guinet et al., 2014). However, the present study recalls the importance of overlooked contrasted SESs foraging habitat distributed according to longitude, and highlights the existence of a major and successful foraging habitat located west of Kerguelen Island.

## 7. Supplementary material 1: Fit a GAM to estimate the daily drift rate: example of ind. 2009-4.

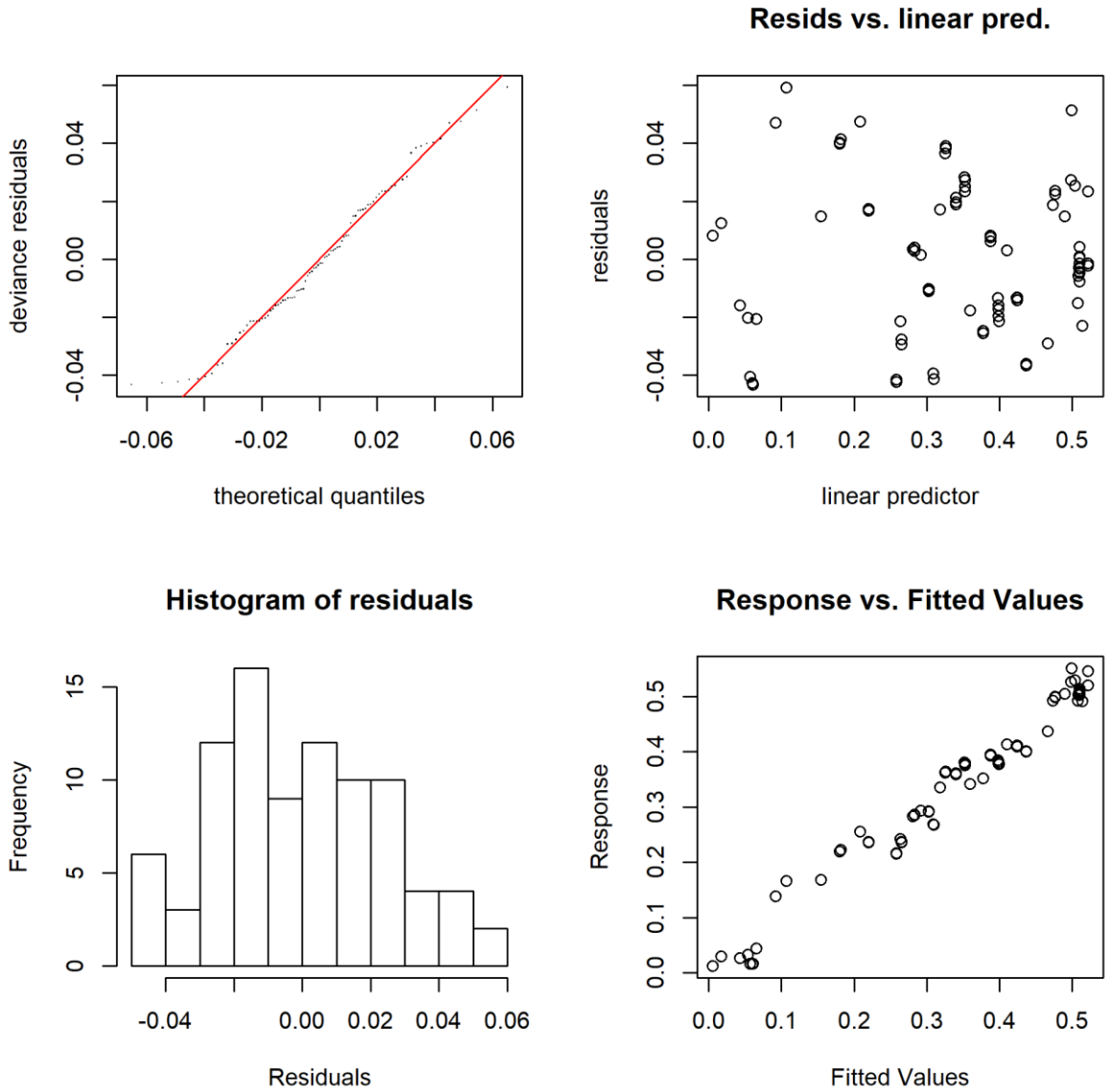
For each individual, the drift dives were identified—and the corresponding drift rates calculated—after Arce et al., 2019. However, the few identified drift dives are most of the time insufficient to address questions relative to the kinetic of the drift rate along a foraging trip, or the estimated drift rate when the animal departs from the colony. Hence, for each seal, a generalized additive model (GAM) was fitted with cubic regression splines on the drift rates, calculated for each identified drift dive, according to the number of days elapsed since the departure from the colony (provided that enough drift dives were detected, and that the tag recorded longer than one month). The  $k$  parameter (*i.e.* number of basis functions to use for each smooth term) was set up as the rounded ratio of the number of days elapsed since the departure from the colony divided by 14. This ratio was chosen as we expected to observe changes in body condition at a scale of approx. two weeks.



**Figure 36: Generalized additive model of drift rate against the number of days elapsed since the departure from the colony fitted for female 2009-4.**

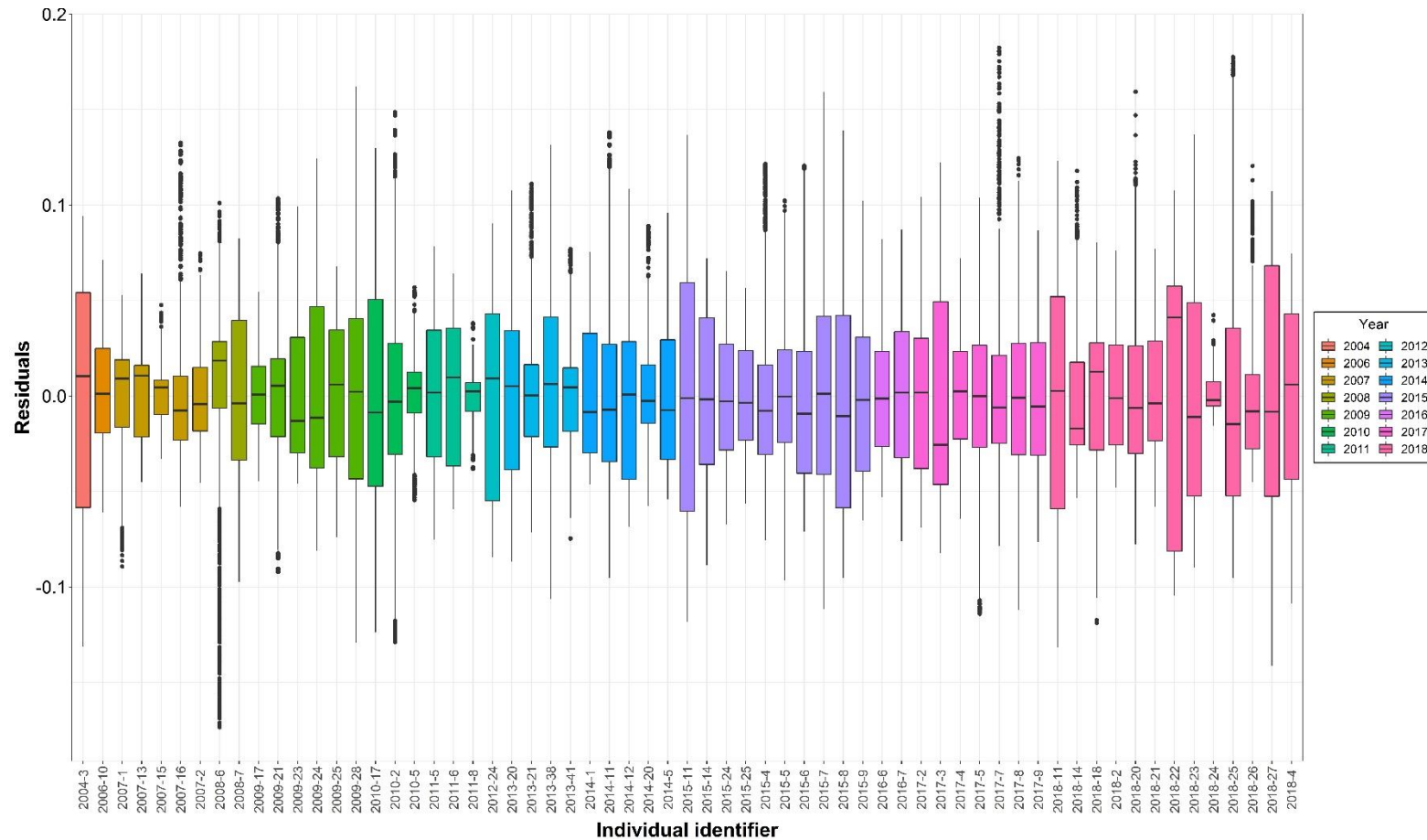
Black dots correspond to drift rates values estimated after Arce et al., 2019. Blue line represents the GAM, and grey shaded area the standard error.

For example, 78 days were recorded by the tag for the female 2009-4. The k parameter was thus set up at 6.



**Figure 37: Diagnostic plots of the fitted GAM model for female 2009-4.**

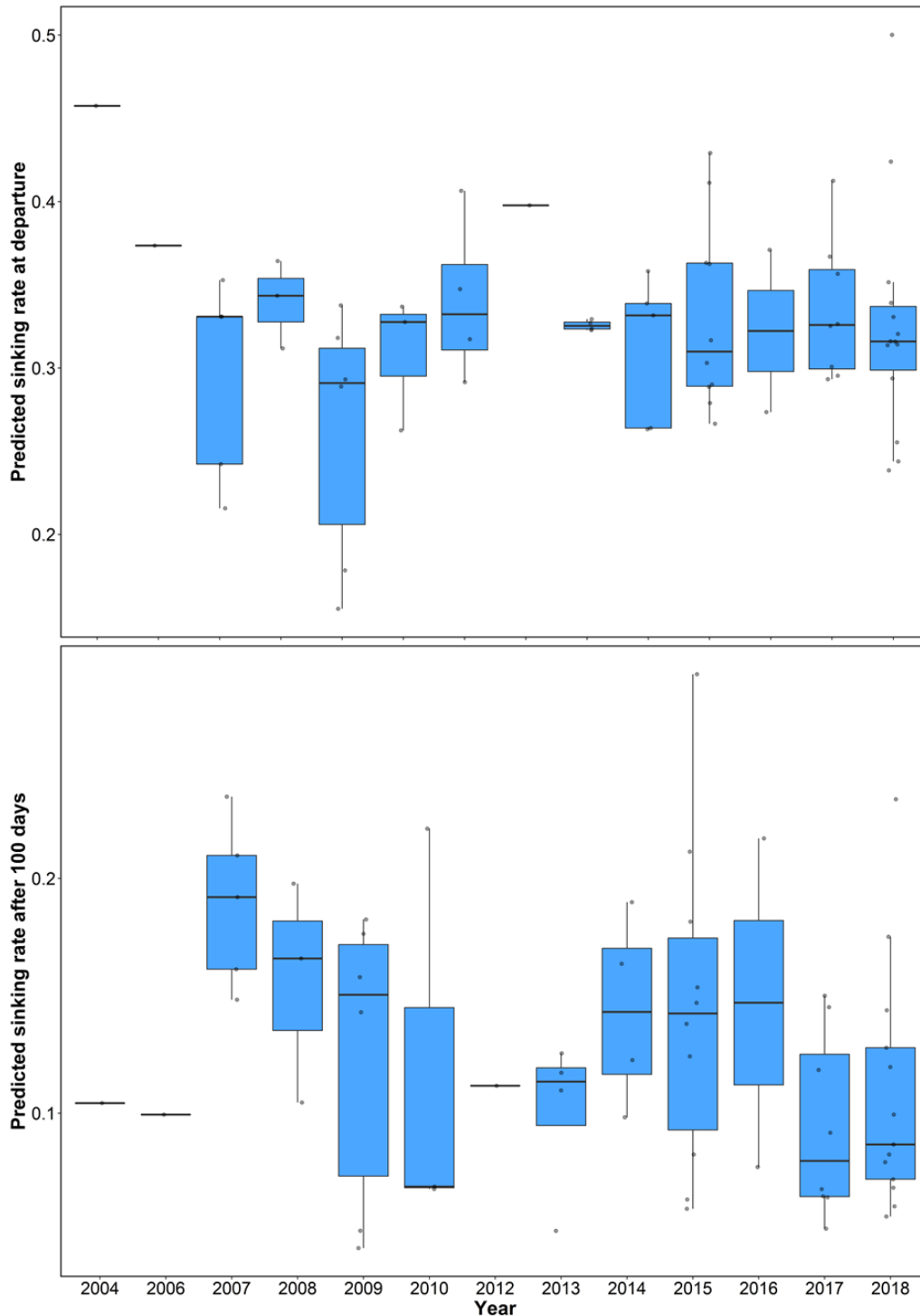
## 8. Supplementary material 2: Does individual variability enable to, or prevent from, addressing questions related to inter-annual variability? A check at the distribution of residuals.



**Figure 38: Distribution of residuals for the GLMM explaining the drift rate of individuals.**

Each boxplot corresponds to the residuals of one individual, and the colors correspond to post-moult foraging trips occurring in different years.

## 9. Supplementary material 3: Inter-annual comparison of individual drift rates at given time steps.

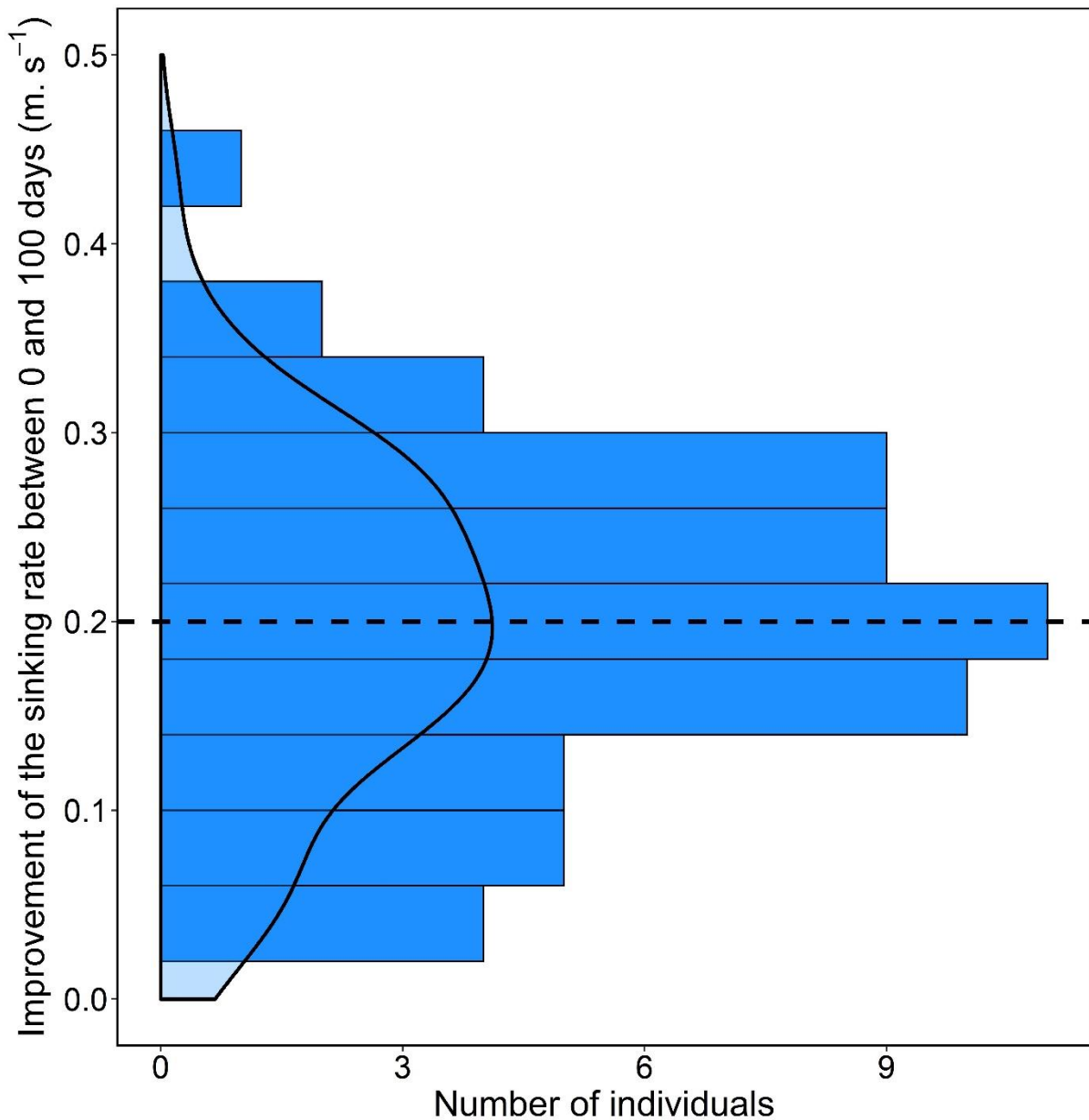


**Figure 39: Inter-annual evolution of the predicted drift rate of seals when they left the colony (top) and after 100 days at sea (bottom).**

Each boxplot corresponds to a year, and each dot to a tracked individual.

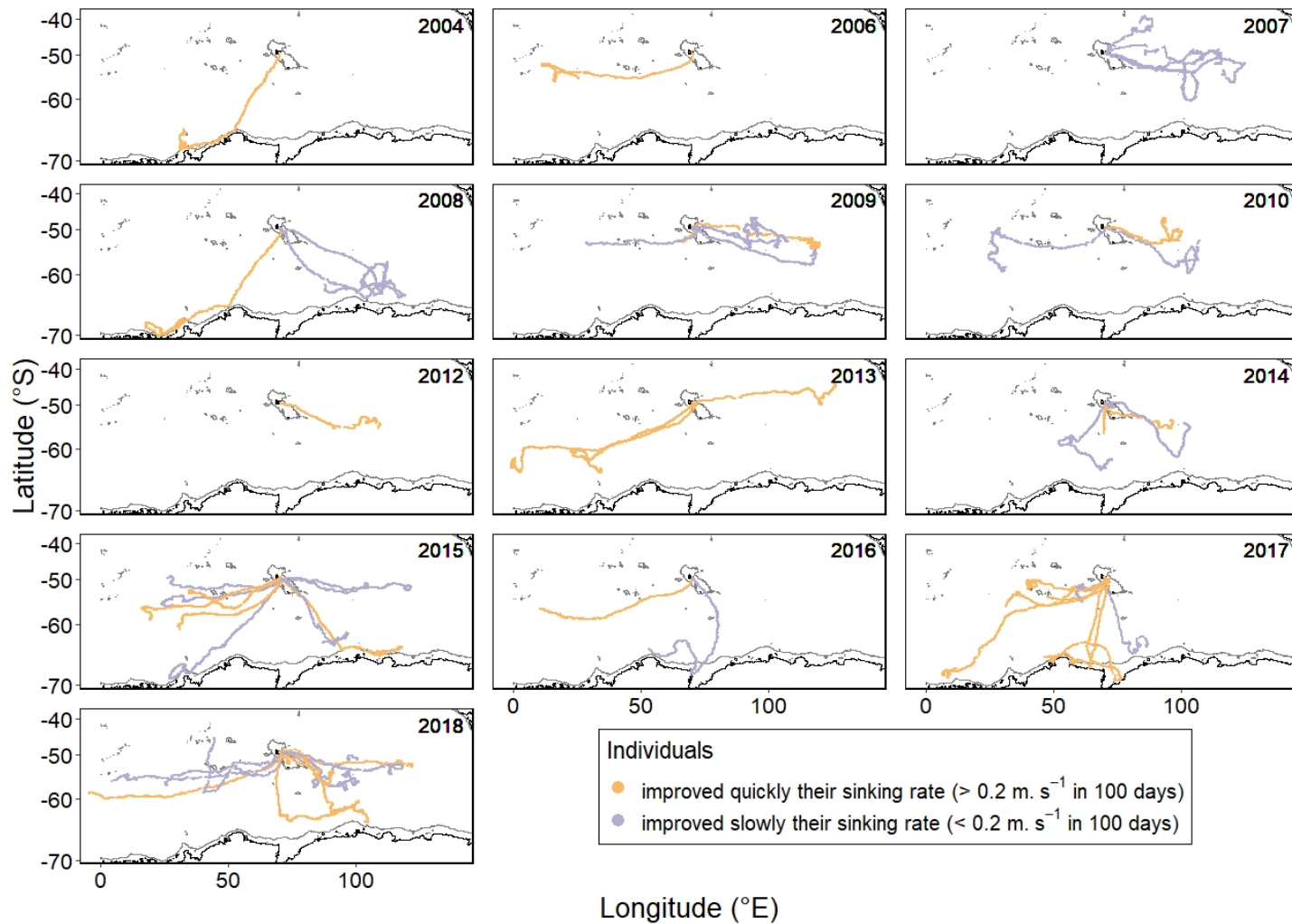


## 10. Supplementary material 4: Separation of individuals in the “quick” and “slow” groups according to the improvement rate of their body condition.



**Figure 40: Distribution of the improvement rate of the body condition of seals between 0 and 100 days.**

The histogram and density plot represent the distribution of individuals according to the improvement rate of their body condition, whereas the vertical dashed line corresponds to the 0.2 m.s<sup>-1</sup> threshold set up to split individuals into two groups.



**Figure 41: Tracks of the 67 adult female seals for which the kinetic of the drift rate was modelled over the study period.** Each panel shows a year. The orange tracks correspond to individuals which improved quickly their body condition ( $> 0.2 \text{ m.s}^{-1}$  in 100 days), whereas purple tracks represent individuals which improved slowly their body condition ( $< 0.2 \text{ m.s}^{-1}$  in 100 days).

## Chapitre 3



### **Article in preparation.**

Mestre, J.\*, Allegue H.\*, Lallement, P., Cherel, Y., Patrick, S., Charrassin, J.-B., Guinet C. Breeding site predicts foraging habitat, behaviour, and success in southern elephant seals from Kerguelen Islands.

\* Equal contributions.

### **Authors' contributions.**

H.A., J.M. and C.G. designed data collection. J.M. and H.A. conceived the study. J.M. and P.L. performed male SIA and cleaned corresponding datasets, for which Y.C. helped with conceptual design and data validation, and P.L. performed data analysis under J.M. supervision. J.M. performed pup SIA analyses and data cleaning. H.A. and J.M. cleaned tracking data, and H.A. performed tracking and biometrics analyses. J.M. and H.A. wrote the paper with substantial contributions from P.L., and all authors contributed to the paper review, read, and approved the final manuscript.

**The current version has not been read yet by Y. Cherel and P. Lallement, and has not been approved by all the others co-authors after their suggestions were taken into account.**

### **Acknowledgements.**

We thank all the fieldworkers who collected data in Kerguelen Islands, with a special thanks to Nory El Ksabi, Benjamin Plesse and Jean-Baptiste Truffaut for the biopsy sampling of males, and Joris Laborie, Coline Vulliet, Adélie Krellenstein, and previous fieldworkers for the tagging of adult seals and the monitoring of pups. We thank the numerous students who contributed to the preparation in the laboratory of blood samples obtained between 2011 and 2013 and in 2018 (among them Matthieu Authier, Adélie Krellenstein, Emmanuelle Barreau and Coraline Galonnier). We are grateful to Gaël Guillou from the Plateforme Analyses Isotopiques of LIENSs (La Rochelle Université) for running the stable isotope analyses, and Paula Mendez-Fernandez from Observatoire Pélagis (La Rochelle) for providing us with the - at the time unpublished - delipidation protocol for blubber samples of marine mammals. We finally thank Baptiste Picard for multiple date extractions from the database and the storage of biological samples, and Denis Réale for useful comments on the first version of the manuscript.

### **Funding.**

This study contributes to SENTinels of the SEa Ice program funded by the BNP Paribas Foundation. H.A. was funded by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC). The marine mammal data were sourced from the International MEOP Consortium and the national programs that contribute to it (<http://meop.net>), including the French National Observatory Mammals as samplers of the Ocean Environment (SNO-MEMO) data. The French satellite tagging program was financially supported by the program Terre, Océan, Surfaces Continentales, Atmosphère (TOSCA) of the Centre National d'Études Spatiales - over the whole study period -, the Agence Nationale de la Recherche and the Total Foundation. IMOS is a national collaborative research infrastructure, supported by the Australian Government. It is operated by a consortium of institutions as an unincorporated joint venture, with the University of Tasmania as lead agent. We finally thank the Institut Polaire Français Paul Emile Victor (IPEV programs 109, H. Weimerskirch, and 1201, C. Gilbert) for providing logistical and financial support.

# 1. Summary

Understanding intraspecific niche specialisation is a key factor to infer critical foraging habitats needed for wildlife conservation. Yet, little attention has been given to colony niche specialisation, especially in non-avian and long-ranging species. Here, we investigated differences in foraging habitat, behaviour, and reproductive success of southern elephant seals breeding at two colonies on Kerguelen Islands—Rivière du Nord (RdN) and Pointe Morne, separated by approx. 75 km along the coastline. To do so, we combined movement data of adult female post-breeding trips with stable isotope analyses on biological tissues collected on pups (a proxy for adult females) and adult and subadult males, which reflect pre-breeding foraging trips. During pre-breeding (winter) foraging trips, females and males from Morne foraged mostly in Antarctic waters, contrary to individuals from RdN that favoured subantarctic waters. Moreover, females breeding at RdN were longer and weaned pups with a higher body condition compared to Morne. During post-breeding (summer) foraging trips, females from Morne foraged mainly East of Kerguelen, with higher sea surface chlorophyll-a concentration and lower ocean surface current speed. In contrast, females from RdN went West and dived deeper and longer than those from Morne during the post-breeding trips, suggesting different prey accessibility between both areas. These results highlight for the first time a partition in foraging habitat, behaviour, and reproductive success between two southern elephant seal colonies of the same subpopulation (*i.e.* breeding on the same subantarctic Island). These differences may have substantial consequences on the dynamics and resilience of the global southern elephant seal population in the face of a changing climate.

# 2. Introduction

Living organisms distribute in space and time through specific ecological niches, characterized by a variety of biotic and abiotic parameters (Hutchinson, 1957). Ecological specialisation—a process of adaptation to a constrained proportion of the environment—is recognized as one of the key evolutionary processes responsible for the persistence of biological diversity (Poisot et al., 2011). Although niche specialisation was historically studied at the species scale (Root, 1967), more attention has recently been granted to lower scales such as the population and individual levels (Bison et al., 2015; Bolnick et al., 2003; Roughgarden, 1972). Intraspecific specialisation could substantially affect the dynamics and

structure of populations and communities through ecological interactions such as competition, predation, or parasitism (Darimont et al., 2007; Duffy, 2010; C. K. Johnson et al., 2009). Therefore, in the face of a dramatically changing climate (Allison and Bassett, 2015), understanding specialisation patterns prevailing the structure of ecosystems is needed for suitable management and conservation actions of future wildlife biodiversity (*e.g.* Mortier et al., 2019; Scriven et al., 2015; Smith et al., 2012).

Intraspecific specialisation commonly arises through sexual dimorphism, ontogenetic niche shift, or phenotypic/genetic differences among individuals (Schoener 1986; Bolnick et al., 2003). Several hypotheses were proposed to explain sexual niche partitioning such as differences in life-history strategies (Pinet et al., 2012), physiological and physical constraints due to sexual dimorphism (Ruckstuhl, 1998), or social coherence (Bon and Campan, 1996). For example, sexual dimorphism or differences in parental care may affect the diving capacity in marine predators (Staniland and Robinson, 2008) or the susceptibility to predation (Lingle, 2002). Niche partitioning may also vary throughout ontogeny, which could be explained by changes in body size and experience (Werner and Gilliam, 1984) or in life-history priorities with varying energetic requirements (*e.g.* from maximizing growth and survival as a juvenile to reproduction as an adult; Post, 2003). Finally, individual specialisation occurs when individuals occupy a subset of the total species niche (Bolnick et al., 2003). The coexistence of several foraging tactics or diet preferences among individuals of the same population was observed in a range of marine predators spanning seabirds (Ceia and Ramos, 2015), turtles (Hawkes et al., 2006; Reich et al., 2010) and pinnipeds (Arthur et al., 2016; Jeanniard du Dot et al., 2017a). Niche partitioning among individuals could emerge from predation and inter- and intraspecific competition (Araújo et al., 2011), through internal mechanisms such as foraging activity, risk-taking, sociability, or physiological drivers (Toscano et al., 2016).

Intra-specific specialisation varies over space, which has important implications for species conservation (Bolton et al., 2019). For example, in Cory's shearwater (*Calonectris borealis*), individuals inhabiting two adjacent colonies in a small island in the North Atlantic adopted distinct flight bearings and foraging areas (Ceia et al., 2015). This colony specialisation is suggested to be common in colonial breeding species in order to reduce intraspecific competition (Baylis et al., 2008; Grémillet et al., 2004). Niche specialisation among colonies could also be explained by plastic responses to differences in micro- and macro-environmental factors. For example, the departure flight bearing of large northern gannets (*Morus bassanus*) was shown to depend on the direction and strength of wind

(Waggitt et al., 2014), and Cape gannets (*Morus capensis*) used wind patterns to minimize traveling energy expenditure (Grémillet et al., 2004). This foraging segregation between colonies may also be reinforced over time due to high fidelity in space use (e.g. breeding or foraging grounds) and social information transfer through generations (Burg et al., 2003; Wakefield et al., 2013). Understanding how individual niches vary within the same population is needed to infer the total population niche (Hertel et al., 2020; Sequeira et al., 2019b), which is important to predict and protect critical habitats and assess species/population resilience to environmental changes. Although inter-colony niche segregation was studied in a few species (mainly seabirds and fur seals), it was generally neglected for population-level inferences. In addition, the implications of this intra-population niche partitioning on the foraging behaviour, effort, and success of individuals was rarely investigated in free-living populations.

Foraging and diet specialisation of marine predators are conventionally studied through bio-logging and stable isotope analyses (SIA). Bio-logging consists in animal-borne miniaturized electronic devices recording animal behaviour and *in situ* environmental parameters (Bograd et al., 2010). However, these loggers remain very expensive and can only be deployed on few individuals. In contrast, cheaper and less invasive SIA can be conducted on many individuals (Mestre et al., 2020; Newsome et al., 2010). SIA rely on the analyses of the isotopic composition of metabolically inert (*i.e.* feathers, tooth, bones) or active (*i.e.* blood, skin) tissues, characterized by varying integration times (Hobson and Clark, 1992). Nitrogen isotopes inform, for a given food web, on the trophic level of the sampled animal (the larger the isotopic value, the higher in the food web; Cherel and Hobson, 2007; Kelly, 2000; McCutchan et al., 2003), whereas carbon isotopes reflect broad scale foraging locations (Cherel and Hobson, 2007; France, 1995). Considering pros and cons related to biologging and SIA, integrating both methods into the same study appears as a powerful approach to investigate the fine- and broad-scale foraging behaviour of marine predators (Bailleul et al., 2010a; Camprasse et al., 2017; Jeanniard du Dot et al., 2017a). Such complementary approaches have been extensively used in southern elephant seals (*Mirounga leonina*, hereafter SES).

SESS display a circumpolar distribution over the Southern Ocean. They are represented by four genetically distinct populations located at several subantarctic islands across the Southern Ocean, including (*i*) the Kerguelen, Crozet and Marion Islands in the Indian sector, (*ii*) the Macquarie population in the Pacific sector, (*iii*) South Georgia in the

Atlantic sector, and (iv) the Valdés Peninsula in South America (McMahon et al., 2005a). The SESs from Kerguelen Islands are hence a subpopulation belonging to the population of the Indian sector of the Southern Ocean.

SESs are central place foragers that alternate between fasting haul-out episodes on land to breed (Sep-Nov) or moult (Dec-Fev), and at-sea foraging (2-8 months) to replenish their energy reserves in the form of blubber (Stewart and DeLong, 1995). Previous studies revealed that foraging habitats of SESs are highly sex-dependent (Bailleul et al., 2010a; Hindell et al., 2016) and shift with age (Authier et al., 2012a; Bailleul et al., 2010a; Chaigne et al., 2012; Martin et al., 2011). Adult female SESs tend to target water masses of the pelagic open ocean (Bailleul et al., 2010a), either in the subantarctic or the antarctic area (Authier et al., 2012b; Bailleul et al., 2010a; Hindell et al., 2016; Mestre et al., 2020). In contrast, (sub-)adult males forage on subantarctic island plateaux (*e.g.* the Kerguelen-Heard plateau) or on the Antarctic continental shelf (Labrousse et al., 2017b; O'Toole et al., 2014).

Earlier studies revealed that SES populations and subpopulations display varying foraging behaviour and population trends across their range (Hindell et al., 2017, 2016; James et al., 2012). Although foraging habitat and behaviour of SESs were largely documented and compared at the (sub-)population- and individual scales (Bailleul et al., 2010a; Hindell et al., 2016; McIntyre et al., 2017; Mestre et al., 2020), the comparison between individuals of the same subpopulation breeding at different locations (*i.e.* colonies) was never investigated. However, even at such fine spatial scale, the spatial segregation in foraging habitat and related differences in breeding success between several colonies may have groundbreaking consequences at the subpopulation and population levels.

The aim of the present study is to compare the foraging habitat, behaviour, effort and success of SESs from the subpopulation of Kerguelen Islands, but which breed at two distinct locations on the main island—and that we refer to as “colonies”. To do so, we used post-breeding movements of female SESs that were equipped with satellite-relayed data loggers, and stable isotopes collected on pups and breeding males, reflecting the pre-breeding foraging trips of adult females and (sub-)adult males respectively. Given that seals travel over long distances and because the two breeding sites present varying coastline orientations, we may expect that seals of the two colonies exploit contrasted habitats in terms of abiotic and/or biotic parameters, which may lead to differences in prey accessibility, foraging behaviour, and success. We also compared female foraging success estimated from the body condition of



their pups at weaning, in order to detect any difference in breeding success according to the haul-out site.

### **3. Material and methods**

#### **3.1. Study sites**

Fieldwork was conducted at Kerguelen Islands from 2011 to 2018 during the SES breeding season (Austral spring; Sep-Oct). All animal handling was conducted according to the French Polar Institute Paul Emile Victor (IPEV) ethics committee guidelines. The first colony (Morne) is located at the south-eastern part of the Courbet Peninsula (49°22'42"S, 70°26'31"E), and was sampled yearly, except in 2017 (see electronic supplementary material 1 and 2 for all sampling details). The second colony is located at Rivière du Nord (49°10'34"S, 70°08'15"E; hereafter RdN) in the north-western part of the Courbet Peninsula, and was sampled in 2017—and 2018 for breeding males. Both sites are separated by approx. 75 km along the coastline (and approx. 30 km in a straight line; Figure 10). Morne is an open area on the south-east of the Courbet Peninsula, made of sandy or pebble and cobble beaches, in addition to vegetated areas. In contrast, RdN is a small beach with the upper part covered with pebbles and a sandy lower part, within the *Baie Accessible* and surrounded by cliffs on either side.

Data processing and statistical analyses were performed under the R v. 3.6.1 software (R Core Team, 2019). For all statistical models, we selected the most parsimonious model based on the lowest Akaike Information Criterion corrected for small sample size (AICc; Akaike, 1998). All descriptive statistics are presented as means  $\pm$  S.D. unless otherwise stated.

#### **3.2. Female satellite telemetry**

##### **3.2.1. Fieldwork**

Each year from 2011 to 2018, between 10 and 16 female SESs were captured with a canvas head bag (Stirling, 1966) during the breeding season, and anaesthetized with an intravenous injection of Zoletil 100 (1:1 combination of tiletamine and zolazepam; Field et al., 2002; McMahon et al., 2000a). They were weighed to the nearest 0.1 kg, measured from snout to tail, and equipped with a head-mounted satellite-relayed data logger (CTD-SRDL, 10.5×7×4 cm, Sea Mammal Research Unit, St Andrews, UK; hereafter SRDL). The SRDL

was glued to the head of the seals with a quick-setting epoxy (Araldite AW 2101, Ciba). Seals carrying such devices are not affected in either the short-term (growth rates) or long-term (survival) (McMahon et al., 2008).

### 3.2.2. Data processing

The SRDL transmitted Argos locations (<http://www.argos-system.org>) and dive profiles that were summarized on-board into five segments using the broken-stick algorithm (Boehme et al., 2009; Fedak et al., 2002). All the tracks that lasted less than 30 days were excluded from the analyses. The raw Argos locations were filtered by removing the Z class locations and the successive locations with unrealistic speed ( $> 4 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ ). A random-walk state-space model was then fitted to the remaining locations to predict a filtered track with a regular time step of 6 hrs (Jonsen et al., 2019). The time period was defined based on the geographical location of the seal and the solar angle using the *is\_day* function from the *rbl* R package (Le Bras, 2016). Each dive was attributed to the *day* when the sun was more than  $6^\circ$  above the horizon, whereas *night* corresponded to dives occurring when the sun was  $6^\circ$  below the horizon.

Several variables were computed for each individual:

- *horizontal movement metrics*: the mean horizontal speed ( $\text{km}\cdot\text{d}^{-1}$ ), the mean latitude and longitude location ( $\text{deg}^\circ$ ), the maximum distance from the colony (km), and the bearing of the maximum distance from the colony ( $\text{deg}^\circ$ ).

- *dive metrics* (during day- and night-time): the mean dive duration (min) and the mean maximum diving depth (m).

- *environmental metrics*: the mean temperature ( $T_{200}$ ;  $^\circ\text{C}$ ) and salinity ( $S_{200}$ ; PSU) at 200 m depth, the salinity difference between 200 and 600 m ( $S_{200-600}$ ), the mean bathymetry values (m), the sea surface chlorophyll-a concentration ( $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ), the mean current speed ( $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ ), and the mean mixed layer depth (m). The environmental variables were extracted from multiple sources (see electronic supplementary material 3) and linearly interpolated to the location of each dive. This was made to enable comparison between both sites, as few conductivity-temperature-depth profiles were transmitted by the tags deployed on females from RdN.

Dive and environmental metrics were averaged over foraging dives for each individual. We developed a new index, the *First-Passage residual Hunting Time* (FPrHT), to

estimate foraging effort. With this index we use the horizontal and vertical movements of the animal to estimate the relative foraging effort in a given area. First, the hunting time (a proxy for vertical foraging effort within a dive during which the animal is searching, pursuing, and catching prey; Heerah et al., 2015, 2014) was computed for each dive and is defined as the sum of all dive segments with vertical rates  $< 0.4 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  (Heerah et al., 2015). Within a dive, the time allocated to foraging is constrained by the depth of the dive. The time allocated to the descent and ascent phases of the dive increases with depth, and thus hunting time decreases during the bottom phase. To take this vertical constraint into account, the hunting time was regressed as a function of the maximum dive depth. We then used the model residuals (rescaled to the original range of the hunting time) as an index for foraging effort, the *residual hunting time*.

Second, we applied a modified version of the First-Passage Time approach (FPT)—a method to identify area-restricted search (ARS) by calculating the time required for an animal to leave a given area (Fauchald and Tveraa, 2003). Instead of using the total time spent in an area, we summed the residual hunting time with a given radius (Heerah et al., 2016). We computed the FPrHT with several radii ranging from 10 to 550 km with an increment of 10 km and selected for each individual the optimal radius, which maximized the variance of the log-transformed FPrHT. We then averaged the radius of each individual to define the foraging spatial scale of the population (Thums et al., 2011). Finally, FPrHT values of each seal were separated into two clusters using a hierarchical clustering method (with the Ward's metric and Euclidean distance). We assumed that these two clusters represent *foraging* (for high cluster centre) and *transiting* (for low cluster centre) (Orgeret et al., 2019b).

### 3.2.3. Statistical analyses

The difference in mean trip bearings between site/year (categorical variable with 2017 at RdN as reference) was tested with the Watson-William F-test. A generalized linear mixed-effects model was fitted for each horizontal movement-, dive-, and environmental variable to compare the at-sea behaviour of females from Morne and RdN. The site/year was included as a predictor in all models. Horizontal movement and dive models also included the seal body length (normalized, *i.e.* mean-centered and unit variance). Dive models included the time of the day (*i.e.* day or night) as SESs are known to dive deeper during the day to follow the diel migration of their prey (*e.g.* Guinet et al., 2014), and the individual identifier as a random effect. For the model fitting the dive duration, we also accounted for the dive depth as a

quadratic effect (Houston and Carbone, 1992). Moreover, the mean body length of females was compared between the two colonies as body size is known to influence diving physiological capacity (Mori, 2002).

### **3.3. Male stable isotope analyses**

#### **3.3.1. Fieldwork**

Biopsy samples were obtained from free-ranging adults and sub-adult males using an aluminium extension pole armed with a stainless-steel biopsy tip with barb (7 mm  $\varnothing$ , 40 mm length). Biopsy samples (including fur, skin, and blubber) were collected from seals' flanks during the 2011, 2015, 2017 and 2018 breeding periods (*i.e.* Sep-Oct), and stored in 70% ethanol until laboratory analyses. Biopsies were collected at Morne in 2011 (skin-fur), 2015 (skin-fur, and blubber) and 2018 (skin-fur), and at RdN in 2017 (blubber) and 2018 (skin-fur). Sampling design is detailed in electronic supplementary material 3.

#### **3.3.2. Labwork**

SIA were conducted either on skin and fur (2011, 2015 and 2018) or blubber (2015 and 2017). To standardize the dataset and allow for inter-colony comparisons, the samples from 2015 were used to set up a coefficient to correct samples from 2017 as SIA were only conducted on blubber (electronic supplementary material 4).

Samples were cut into tiny pieces using scissors and scalpels, stood in a fume hood to evaporate ethanol, freeze-dried for 48h, and delipidated using cyclohexane after Chouvelon et al. (*in prep.*). The resulting biological material was weighed (0.3-0.5 mg) into tin cups before combustion in an elemental analyser (Flash 2000, Thermo Scientific, Milan, Italy) coupled to a continuous flow mass spectrometer (Conflo IV, Thermo Scientific, Bremen, Germany). Isotopic analyses were conducted in LIENSs Stable Isotope Facility (La Rochelle, France).

Carbon to nitrogen (C:N) mass ratios were carefully checked because lipids are depleted in  $^{13}\text{C}$  relative to proteins and carbohydrates (DeNiro and Epstein, 1977). When C:N ratios were above 3.7, lipids were re-extracted following the same delipidation protocol but using chloroform-methanol (2:1), and new stable isotope analyses were conducted (electronic supplementary material 1).

Stable isotope values are presented in the usual  $\delta$  notation with units expressed as parts per thousand (‰) relative to Vienna Pee Dee Belemnite for  $\delta^{13}\text{C}$  and atmospheric  $\text{N}_2$  for  $\delta^{15}\text{N}$ . Precision for isotopic measurement was 0.15 ‰ for  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$ . Replicate measurements of laboratory standards (USGS-61 and USGS-62) were also carefully checked. Because  $\delta^{15}\text{N}$  values reflect diet and trophic levels in a given ecosystem (Newton, 2016), and as seals forage in different broad-scale habitats (Hindell et al., 2016),  $\delta^{15}\text{N}$  values were only overlooked.

### **3.3.3. Statistical analyses**

A Wilcoxon-Mann-Whitney test was used to compare between the  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values of alpha and peripheral males in 2011. The effects of the breeding site, the year of sampling, and the data correction on  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values were investigated with linear regressions. The Southern Ocean displays a latitudinal gradient in  $\delta^{13}\text{C}$  values (Cherel and Hobson, 2007; McCutchan et al., 2003). Thus, the main latitudinal foraging habitats of males were delineated between the north and south of the Polar Front using the  $\delta^{13}\text{C}$  theoretical threshold of -21.2‰ (Jaeger et al., 2010; Walters et al., 2014).

## **3.4. Pup stable isotope analyses and body condition**

### **3.4.1. Field- and lab work**

Each year from 2011 to 2018, between 77 and 123 pups were tagged at birth with a flipper-tag set in the interdigital space of the hind-flipper. These known-age pups were recaptured at weaning approximately three weeks later when they moved outside the harem. They were measured from snout to tail and weighed to the nearest 0.1 kg before removing the flipper-tags. The body condition index of the pups was calculated by rescaling the body mass relative to the body length (Guinet et al., 1998). The pup body condition index was computed as the residuals of the additive regression between the mass and length (electronic supplementary material 5). The sex of pups was noted, and blood samples (approx. 3-5 mL) were taken from the extradural intervertebral venous sinus (Geraci et Smith, 1975). Whole blood samples (hereafter blood) were stored in 70% ethanol until laboratory analyses. Stable isotope analyses were carried out following the protocol previously described for breeding males, except that blood samples were only delipidated (with cyclohexane) if C:N ratios were above 3.7. Stable isotope values of the pups were used as a proxy for the values of their mothers (Ducatez et al., 2008).

### 3.4.2. Statistical analyses

A linear model was fitted to the pup blood  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values, which included the site/year as a predictor. Similarly to females, the length and body condition index of pups were compared between the two sites. To do so, a linear model was fitted including the site/year, the sex, and the blood  $\delta^{13}\text{C}$  as predictors.

## 4. Results

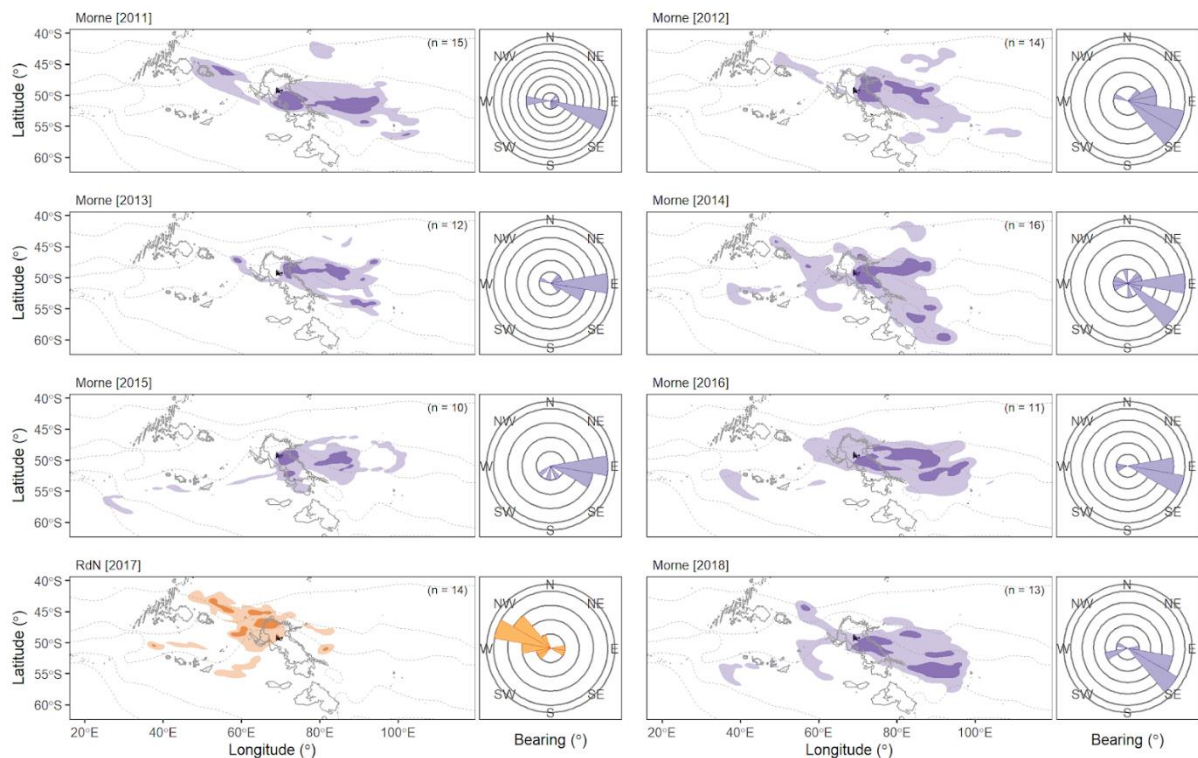
### 4.1. Female satellite telemetry

Despite a broad behavioural variance among females, global patterns arose when comparing post-breeding tracks between 2017 (females equipped at RdN) and all the other years (females equipped at Morne). Females equipped at the two sites had different bearing directions when leaving Kerguelen Islands (Watson-William F-test,  $F_{7,97} = 9.27$ ,  $p < 0.001$ ; Figure 42), in addition to the mean longitude of the trip (Table VIII). Most females equipped at Morne travelled east or further south-east ( $110.9 \pm 1.0^\circ$ ), whereas those equipped at RdN travelled north-west ( $-69.4 \pm 0.9^\circ$ ).

**Table VIII: Linear model output of the mean maximum distance from colony, the horizontal speed, the latitude, and the longitude of foraging trips of adult breeding females.**

Predictors are the site [year] (Rivière du Nord in 2017 as reference) and body length. The estimate, the standard error (SE), the t statistic, and the confidence interval (CI) are presented for each term. Terms are bolded when the confidence interval does not include 0.

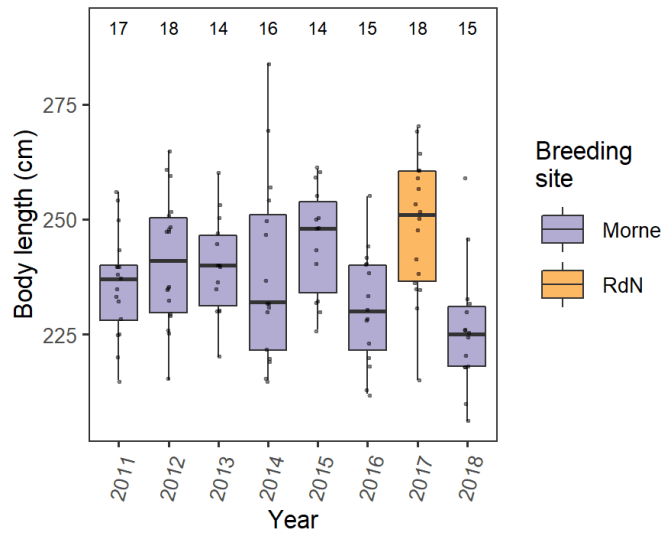
Response	Term	Estimate	SE	t stat	CI
Maximum distance (km)	<b>Intercept</b>	1412.42	54.57	25.88	<b>[1304.18, 1520.65]</b>
	<b>Length</b>	-152.91	54.84	-2.79	<b>[-261.67, -44.16]</b>
Horizontal speed (km.day <sup>-1</sup> )	<b>Intercept</b>	54.45	1.25	43.73	<b>[51.98, 56.92]</b>
	<b>Length</b>	-2.49	1.25	-1.99	<b>[-4.97, -0.01]</b>
Latitude (°)	<b>Intercept</b>	-50.30	0.40	-125.33	<b>[-51.10, -49.51]</b>
	<b>Length</b>	0.91	0.40	2.25	<b>[0.11, 1.71]</b>
Longitude (°)	<b>Intercept</b>	60.27	4.57	13.19	<b>[51.20, 69.34]</b>
	<b>Morne [2011]</b>	23.30	6.36	3.67	<b>[10.68, 35.91]</b>
	<b>Morne [2012]</b>	25.62	6.46	3.96	<b>[12.79, 38.45]</b>
	<b>Morne [2013]</b>	26.19	6.73	3.89	<b>[12.84, 39.54]</b>
	<b>Morne [2014]</b>	17.19	6.26	2.75	<b>[4.77, 29.61]</b>
	<b>Morne [2015]</b>	19.43	7.08	2.74	<b>[5.37, 33.48]</b>
	<b>Morne [2016]</b>	24.92	6.89	3.62	<b>[11.24, 38.59]</b>
	<b>Morne [2018]</b>	22.15	6.59	3.36	<b>[9.08, 35.23]</b>



**Figure 42: Spatial distribution of the post-breeding foraging trips of female southern elephant seals. Tagging was performed at Rivière du Nord in 2017 (orange), and at Morne all the other years (purple).**

For each year are presented left the 95% (light) and 50% (dark) kernel density of locations, and right the histogram of the bearings of the maximum distance travelled from the colony. Sample sizes are displayed at the top right corner of the maps. The 1000 and 2000 m contours of the bathymetry are shown in solid grey lines, and the dashed grey lines correspond to the main oceanic fronts according to Orsi et al. (1995). From north to south are reported the Subtropical Front, the Subantarctic Front, the Polar Front, and the Southern Antarctic Circumpolar Current Front. Bearing histograms have a bin width of 20° and a circular break of 1 for counts of individuals in each bearing value.

Females equipped in 2017 at RdN were longer than females equipped at Morne, but the differences were only significant in 2011, 2014, 2016 and 2018 (Table IX; Figure 43). Females breeding at RdN dived on average deeper and for a longer duration at daytime than females from Morne, but not at night (Table X; Figure 44). However, mean maximum diving depths in 2011, 2013, 2015, and 2016 (Morne) were not significantly different from 2017 (RdN).



**Figure 43: Boxplots of body length of females (cm).**

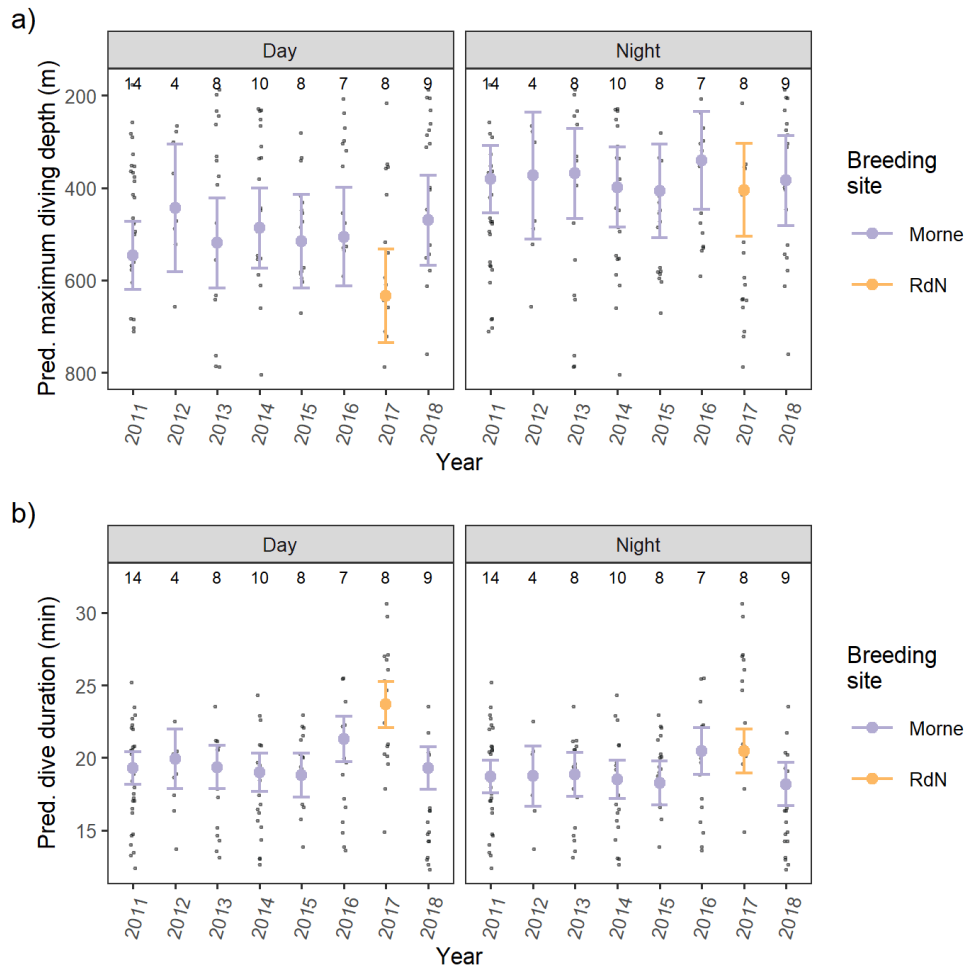
The orange boxplot (2017) corresponds to the breeding site located at Rivière du Nord (RdN), whereas all other years (purple) at Morne. Each dot represents a female, and sample sizes are displayed above the boxplot for each year.

**Table IX: Linear model output of the breeding female body length. Predictors are the site [year] (Rivière du Nord in 2017 as reference).**

The estimate, the standard error (SE), the t statistic, and the confidence interval (CI) are presented for each term. Terms are bolded when the confidence interval does not include 0.

Response	Term	Estimate	SE	t stat	CI
Body length (cm)	<b>Intercept</b>	248.61	3.29	75.63	<b>[242.10, 255.12]</b>
	<b>Morne [2011]</b>	-12.67	4.72	-2.69	<b>[-22.01, -3.33]</b>
	Morne [2012]	-7.56	4.65	-1.63	[-16.76, 1.65]
	Morne [2013]	-8.90	4.97	-1.79	[-18.74, 0.94]
	<b>Morne [2014]</b>	-10.24	4.79	-2.14	<b>[-19.72, -0.75]</b>
	Morne [2015]	-3.33	4.97	-0.67	[-13.17, 6.51]
	<b>Morne [2016]</b>	-17.68	4.88	-3.63	<b>[-27.33, -8.02]</b>
	<b>Morne [2018]</b>	-22.54	4.88	-4.62	<b>[-32.20, -12.89]</b>





**Figure 44: Predicted values of the mean (a) maximum diving depth (m) and (b) dive duration (min) during the day (left) and at night (right).**

The orange boxplot (2017) corresponds to the breeding site located at Rivière du Nord (RdN), whereas all other years (purple) at Morne. Each dot represents a female, and sample sizes are displayed above the boxplot for each year.

**Table X: Linear model output of the mean dive duration and the mean maximum diving depth of foraging dives of breeding females.**

Predictors are the site [year] (Rivière du Nord in 2017 as reference). The estimate, the standard error (SE), the t statistic, and the confidence interval (CI) are presented for each term. Terms are bolded when the confidence interval does not include 0.

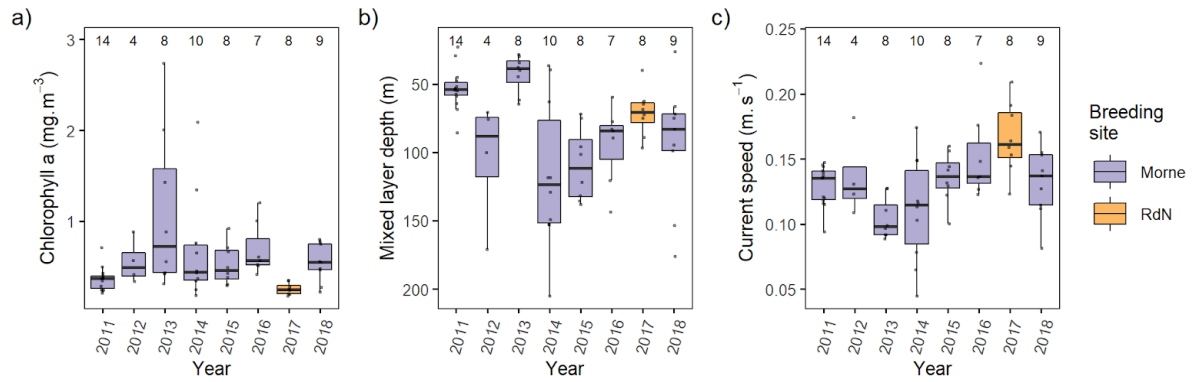
Response	Term	Estimate	SE	t stat	CI	
Dive duration (min)	<b>Intercept</b>	23.66	0.82	28.88	<b>[22.05, 25.27]</b>	
	<b>Night</b>	-3.21	0.54	-5.95	<b>[-4.26, -2.15]</b>	
	<b>Length</b>	0.60	0.29	2.07	<b>[0.03, 1.16]</b>	
	<b>Max. diving depth</b>	2.71	0.20	13.35	<b>[2.31, 3.11]</b>	
	<b>(Max. diving depth)<sup>2</sup></b>	-0.54	0.12	-4.62	<b>[-0.77, -0.31]</b>	
	<b>Morne [2011]</b>	-4.36	0.96	-4.55	<b>[-6.24, -2.48]</b>	
	<b>Morne [2012]</b>	-3.74	1.31	-2.86	<b>[-6.30, -1.18]</b>	
	<b>Morne [2013]</b>	-4.31	1.06	-4.07	<b>[-6.39, -2.24]</b>	
	<b>Morne [2014]</b>	-4.65	1.03	-4.50	<b>[-6.68, -2.63]</b>	
	<b>Morne [2015]</b>	-4.88	1.06	-4.60	<b>[-6.95, -2.80]</b>	
	<b>Morne [2016]</b>	-2.38	1.16	-2.05	<b>[-4.65, -0.10]</b>	
	<b>Morne [2018]</b>	-4.39	1.13	-3.89	<b>[-6.60, -2.18]</b>	
	<b>Night * Morne [2011]</b>	2.61	0.57	4.61	<b>[1.50, 3.72]</b>	
	<b>Night * Morne [2012]</b>	2.01	0.80	2.51	<b>[0.44, 3.57]</b>	
	<b>Night * Morne [2013]</b>	2.72	0.65	4.19	<b>[1.45, 3.99]</b>	
	<b>Night * Morne [2014]</b>	2.69	0.62	4.32	<b>[1.47, 3.92]</b>	
	<b>Night * Morne [2015]</b>	2.69	0.65	4.13	<b>[1.41, 3.97]</b>	
	<b>Night * Morne [2016]</b>	2.38	0.69	3.46	<b>[1.03, 3.72]</b>	
	<b>Night * Morne [2018]</b>	2.10	0.64	3.28	<b>[0.85, 3.36]</b>	
		Individual	1.88			
Maximum diving depth (m)	<b>Intercept</b>	634.05	51.40	12.34	<b>[533.31, 734.79]</b>	
	<b>Night</b>	-228.91	34.48	-6.64	<b>[-296.49, -161.32]</b>	
	<b>Length</b>	38.43	18.90	2.03	<b>[1.39, 75.47]</b>	
	Morne [2011]	-87.68	63.91	-1.37	[-212.94, 37.58]	
	<b>Morne [2012]</b>	-190.33	86.26	-2.21	<b>[-359.39, -21.27]</b>	
	Morne [2013]	-114.62	70.86	-1.62	[-253.50, 24.25]	
	<b>Morne [2014]</b>	-146.80	68.37	-2.15	<b>[-280.81, -12.80]</b>	
	Morne [2015]	-117.81	70.08	-1.68	[-255.18, 19.55]	
	Morne [2016]	-127.86	76.76	-1.67	[-278.31, 22.59]	
	<b>Morne [2018]</b>	-163.59	74.50	-2.20	<b>[-309.60, -17.58]</b>	
	Night * Morne [2011]	64.05	43.23	1.48	[-20.68, 148.77]	
	<b>Night * Morne [2012]</b>	158.90	59.73	2.66	<b>[41.84, 275.97]</b>	
	Night * Morne [2013]	78.30	48.77	1.61	[-17.29, 173.88]	
	<b>Night * Morne [2014]</b>	140.52	46.27	3.04	<b>[49.84, 231.20]</b>	
	<b>Night * Morne [2015]</b>	119.14	48.77	2.44	<b>[23.56, 214.73]</b>	
	Night * Morne [2016]	63.60	50.48	1.26	[-35.34, 162.54]	
	<b>Night * Morne [2018]</b>	142.82	47.39	3.01	<b>[49.93, 235.71]</b>	
		Individual	122.01			

Differences in mean values of environmental metrics among site/year of foraging dives were only seen in chlorophyll-a concentration, mixed layer depth, and current speed (electronic supplementary materials 6.1 and 8). Chlorophyll-a concentration was always higher for individuals breeding at Morne than at RdN, although not significantly in 2011 (Figure 45a, Table XI). For individuals breeding at Morne, the mean mixed layer depth encountered during foraging dives was shallower than for females from RdN in 2013 and deeper in 2014 and 2015 (Figure 45b, Table XI). The current speed was always higher for individuals breeding at RdN, but not significantly in 2012 and 2016 (Figure 45c, Table XI).

**Table XI: Linear model output of the mean chlorophyll-a concentration, the mixed layer depth and the current speed at foraging dives of breeding females.**

Predictors are the site [year] (Rivière du Nord in 2017 as reference) and body length. The estimate, the standard error (SE), the t statistic, and the confidence interval (CI) are presented for each term. Terms are bolded when the confidence interval does not include 0.

Response	Term	Estimate	SE	t stat	CI
Chlorophyll a (mg.m <sup>-3</sup> ; log-transformed)	<b>Intercept</b>	-1.39	0.18	-7.71	<b>[-1.75, -1.03]</b>
	Morne [2011]	0.33	0.23	1.46	[-0.12, 0.78]
	<b>Morne [2012]</b>	0.73	0.31	2.34	<b>[0.11, 1.35]</b>
	<b>Morne [2013]</b>	1.20	0.25	4.72	<b>[0.69, 1.71]</b>
	<b>Morne [2014]</b>	0.75	0.24	3.09	<b>[0.26, 1.23]</b>
	<b>Morne [2015]</b>	0.67	0.25	2.63	<b>[0.16, 1.18]</b>
	<b>Morne [2016]</b>	0.95	0.26	3.61	<b>[0.42, 1.48]</b>
	<b>Morne [2018]</b>	0.70	0.25	2.82	<b>[0.20, 1.19]</b>
Mixed layer depth (m; square-root-transformed)	<b>Intercept</b>	8.37	0.62	13.50	<b>[7.13, 9.61]</b>
	Morne [2011]	-1.15	0.78	-1.48	[-2.71, 0.40]
	Morne [2012]	1.68	1.07	1.56	[-0.47, 3.83]
	<b>Morne [2013]</b>	-1.92	0.88	-2.19	<b>[-3.67, -0.16]</b>
	<b>Morne [2014]</b>	2.09	0.83	2.51	<b>[0.43, 3.76]</b>
	<b>Morne [2015]</b>	1.99	0.88	2.27	<b>[0.24, 3.74]</b>
	Morne [2016]	1.23	0.91	1.36	[-0.58, 3.05]
	Morne [2018]	1.05	0.85	1.24	[-0.65, 2.76]
Current speed (m.s <sup>-1</sup> )	<b>Intercept</b>	0.17	0.01	17.34	<b>[0.15, 0.19]</b>
	<b>Morne [2011]</b>	-0.04	0.01	-3.06	<b>[-0.06, -0.01]</b>
	Morne [2012]	-0.03	0.02	-1.80	[-0.06, 0.00]
	<b>Morne [2013]</b>	-0.06	0.01	-4.57	<b>[-0.09, -0.03]</b>
	<b>Morne [2014]</b>	-0.06	0.01	-4.28	<b>[-0.08, -0.03]</b>
	<b>Morne [2015]</b>	-0.03	0.01	-2.24	<b>[-0.06, -0.00]</b>
	Morne [2016]	-0.01	0.01	-0.95	[-0.04, 0.01]
	<b>Morne [2018]</b>	-0.03	0.01	-2.55	<b>[-0.06, -0.01]</b>



**Figure 45: Boxplots of (a) the mean sea surface chlorophyll-a concentration ( $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ), (b) the mixed layer depth (m), and (c) the current speed ( $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ ) at female foraging dives.**

The orange boxplot (2017) corresponds to the breeding site located at Rivière du Nord (RdN), whereas all other years (purple) at Morne. Each dot represents a female, and sample sizes are displayed above the boxplot for each year.

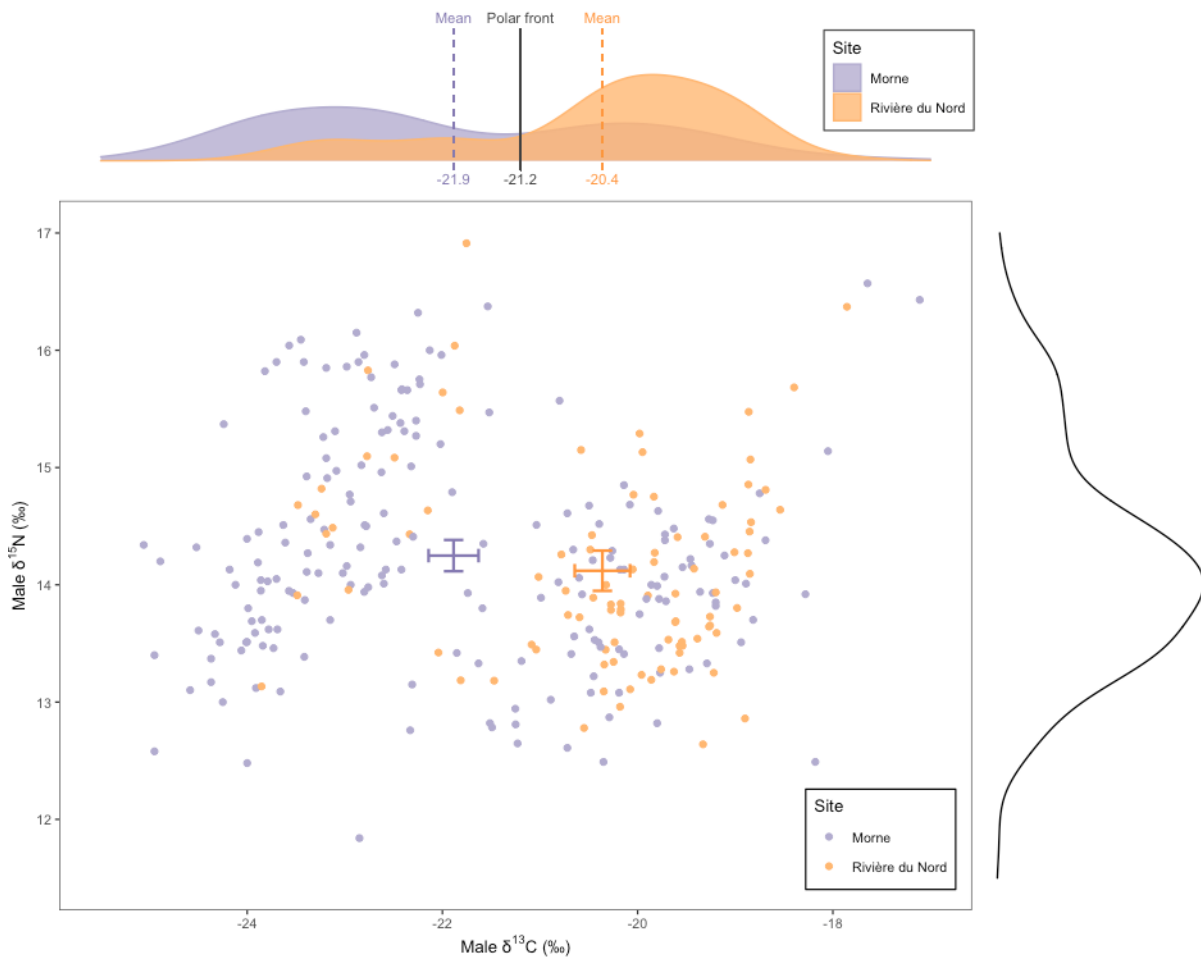
## 4.2. Male stable isotope analyses

The scatterplot displaying  $\delta^{15}\text{N}$  versus  $\delta^{13}\text{C}$  values of males highlights two groups of individuals, which differ in  $\delta^{13}\text{C}$  values and are well separated by the theoretical position of the Polar Front (Figure 46). The mean  $\delta^{13}\text{C}$  value of the group foraging north of the Polar Front was  $-23.0 \pm 0.9\text{‰}$  (min:  $-25.1\text{‰}$ , max:  $-21.2\text{‰}$ ) and  $-19.8 \pm 0.8\text{‰}$  (min:  $-21.2\text{‰}$ , max:  $-17.1\text{‰}$ ) for the group foraging south of the Polar Front. The habitat north to the Polar Front was used by 37% ( $n = 71$ ) of the 192 individuals sampled from Morne, and 78% ( $n = 71$ ) of the 91 individuals from RdN. Males from Morne had lower mean  $\delta^{13}\text{C}$  values than males from RdN (Table XII), and the sampling year was not selected in the model (electronic supplementary material 6.2).

**Table XII: Linear model output of the biopsy  $\delta^{13}\text{C}$  of breeding males.**

Predictors are the site [year] (Rivière du Nord in 2017 as reference). The estimate, the standard error (SE), the t statistic, and the confidence interval (CI) are presented for each term. Terms are bolded when the confidence interval does not include 0.

Response	Term	Estimate	SE	t stat	CI
Biopsy $\delta^{13}\text{C}$ (‰)	<b>Intercept</b>	-20.36	0.18	-115.38	<b>[-20.71, -20.01]</b>
	<b>Morne</b>	-1.52	0.21	-7.11	<b>[-1.95, -1.10]</b>

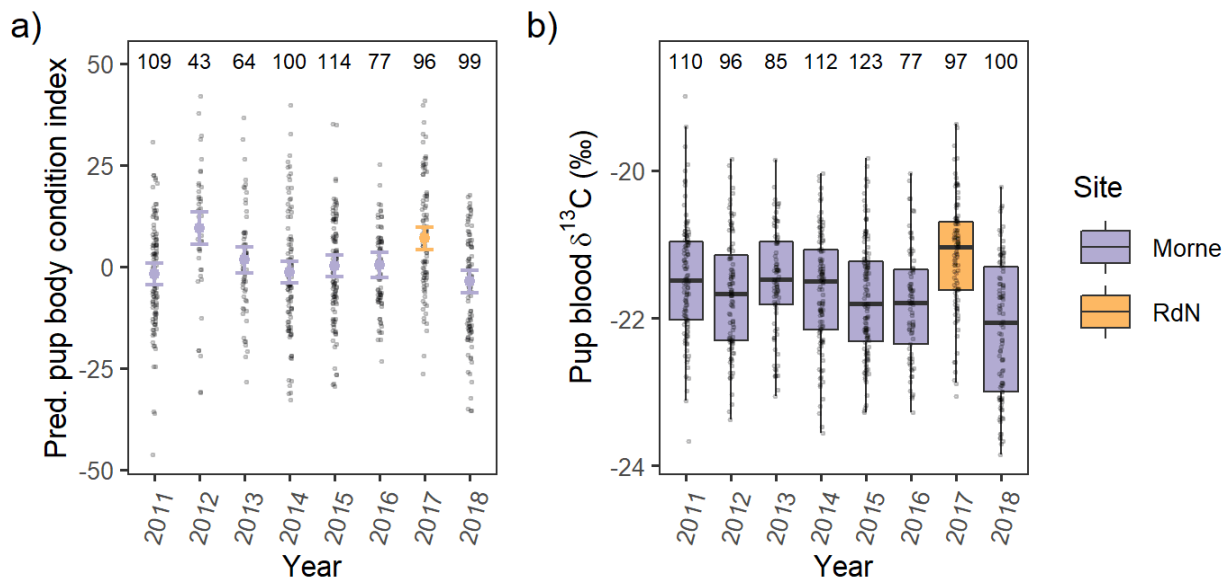


**Figure 46: Scatterplot showing the carbon ( $\delta^{13}\text{C}$ ) and nitrogen ( $\delta^{15}\text{N}$ ) stable isotope composition of biopsies of adult and subadult male southern elephant seals, surrounded by marginal density plots showing respectively the distribution of  $\delta^{13}\text{C}$  (top) and  $\delta^{15}\text{N}$  (right) values.**

Purple dots correspond to individuals sampled at Morne, whereas orange dots represent males sampled at Rivière du Nord. Subpopulation means and 95% confidence intervals are shown as crosses for each study site. The upper marginal plot displays the  $\delta^{13}\text{C}$  value of the Polar Front ( $-21.2\text{‰}$ ; obtained from Jaeger et al., 2010 and Walters et al., 2014), which is represented by a black vertical straight line. The two groups of individuals correspond to seals sampled at different study sites. Their means (dashed lines) and distributions are plotted separately. Males with  $\delta^{13}\text{C}$  values lower than  $-21.2\text{‰}$  are supposed to forage south of the Polar Front and are mostly males from Morne. At the opposite, males from Rivière du Nord have higher  $\delta^{13}\text{C}$  values, and are supposed to forage mostly north of the Polar Front.

### 4.3. Blood stable isotopes and body condition of pups

The pup blood  $\delta^{13}\text{C}$  values were higher for pups born in RdN (2017) than in Morne (2011-2018, except 2017) (Figure 47b, Table XIII). Pups were larger at RdN (length:  $135.9 \pm 9.1$  cm) than in Morne (length:  $132.0 \pm 9.4$  cm) for all years, but only significant in 2012, 2013, 2016 and 2017 (Table XIII). The body condition index (BCI) of pups was higher in RdN than in Morne, except in 2012 where no difference was detected between both sites (Figure 47a, Table XIII).



**Figure 47: (a) Predicted body condition index and (b) boxplots of the blood  $\delta^{13}\text{C}$  values of pups at weaning.**

The orange boxplot (2017) corresponds to the breeding site located at Rivière du Nord (RdN), whereas all other years (purple) at Morne. Each dot represents a pup, and sample sizes are displayed above the boxplot for each year.

**Table XIII: Linear model output of the pup blood  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values (‰), body length and body condition index.**

Predictors are the site [year] (Rivière du Nord in 2017 as reference), the blood  $\delta^{13}\text{C}$  and the sex (male as reference). The estimate, the standard error (SE), the t statistic, and the confidence interval (CI) are presented for each term. Terms are bolded when the confidence interval does not include 0.

Response	Term	Estimate	SE	t stat	CI
Blood $\delta^{13}\text{C}$ (‰)	<b>Intercept</b>	-21.14	0.08	-263.11	<b>[-21.30, -20.98]</b>
	<b>Morne [2011]</b>	-0.33	0.11	-2.95	<b>[-0.54, -0.11]</b>
	<b>Morne [2012]</b>	-0.53	0.11	-4.65	<b>[-0.75, -0.31]</b>
	<b>Morne [2013]</b>	-0.35	0.12	-3.01	<b>[-0.58, -0.12]</b>
	<b>Morne [2014]</b>	-0.48	0.11	-4.35	<b>[-0.69, -0.26]</b>
	<b>Morne [2015]</b>	-0.59	0.11	-5.48	<b>[-0.80, -0.38]</b>
	<b>Morne [2016]</b>	-0.66	0.12	-5.44	<b>[-0.89, -0.42]</b>
	<b>Morne [2018]</b>	-0.99	0.11	-8.82	<b>[-1.22, -0.77]</b>
Blood $\delta^{15}\text{N}$ (‰)	<b>Intercept</b>	11.54	0.04	294.05	<b>[11.47, 11.62]</b>
	<b>Morne [2011]</b>	-0.14	0.05	-2.55	<b>[-0.24, -0.03]</b>
	Morne [2012]	-0.01	0.06	-0.12	[-0.12, 0.10]
	Morne [2013]	0.00	0.06	0.02	[-0.11, 0.11]
	Morne [2014]	-0.07	0.05	-1.31	[-0.18, 0.04]
	<b>Morne [2015]</b>	-0.23	0.05	-4.36	<b>[-0.33, -0.13]</b>
	<b>Morne [2016]</b>	-0.27	0.06	-4.66	<b>[-0.39, -0.16]</b>
	<b>Morne [2018]</b>	-0.40	0.06	-7.18	<b>[-0.50, -0.29]</b>
Body length (cm)	<b>Intercept</b>	162.48	8.98	18.09	<b>[144.85, 180.11]</b>
	<b>Blood <math>\delta^{13}\text{C}</math></b>	1.19	0.42	2.82	<b>[0.36, 2.02]</b>
	<b>Sex [F]</b>	-3.03	0.66	-4.56	<b>[-4.33, -1.72]</b>
	Morne [2011]	-0.12	1.23	-0.10	[-2.53, 2.29]
	<b>Morne [2012]</b>	-13.33	1.62	-8.24	<b>[-16.51, -10.15]</b>
	Morne [2013]	-2.51	1.42	-1.77	[-5.30, 0.27]
	Morne [2014]	-1.78	1.26	-1.41	[-4.25, 0.69]
	<b>Morne [2015]</b>	-4.10	1.23	-3.32	<b>[-6.52, -1.68]</b>
	<b>Morne [2016]</b>	-4.60	1.36	-3.38	<b>[-7.28, -1.93]</b>
	Morne [2018]	-2.08	1.32	-1.58	[-4.66, 0.51]
Body condition index	<b>Intercept</b>	66.05	13.50	4.89	<b>[39.53, 92.56]</b>
	<b>Blood <math>\delta^{13}\text{C}</math></b>	2.73	0.64	4.31	<b>[1.49, 3.98]</b>
	Sex [F]	-1.52	1.00	-1.53	[-3.48, 0.44]
	<b>Morne [2011]</b>	-8.76	1.85	-4.74	<b>[-12.38, -5.13]</b>
	Morne [2012]	2.46	2.43	1.01	[-2.32, 7.23]
	<b>Morne [2013]</b>	-5.31	2.13	-2.49	<b>[-9.49, -1.12]</b>
	<b>Morne [2014]</b>	-8.32	1.89	-4.39	<b>[-12.03, -4.60]</b>
	<b>Morne [2015]</b>	-6.77	1.85	-3.65	<b>[-10.41, -3.13]</b>
	<b>Morne [2016]</b>	-6.58	2.05	-3.21	<b>[-10.60, -2.56]</b>
	<b>Morne [2018]</b>	-10.61	1.98	-5.36	<b>[-14.50, -6.72]</b>

## 5. Discussion

From combined movement and stable isotope analyses, this study revealed partitioning in foraging habitat between two SES colonies breeding on Kerguelen Islands. SIA showed that, during the pre-breeding period, females and males SESs from RdN tended to favour the subantarctic zone (*i.e.* higher blood  $\delta^{13}\text{C}$  values), whereas those from Morne used predominantly the Antarctic zone (*i.e.* lower blood  $\delta^{13}\text{C}$  values). Also, during the post-breeding period, females equipped at RdN tended to forage west-northwest of Kerguelen Islands, whereas females from Morne foraged mostly east-southeast. Inter-individual variability in Kerguelen SES foraging zones was largely described for females (Authier et al., 2012b; Bailleul et al., 2010a; Mestre et al., 2020) and males (Authier et al., 2012a; Bailleul et al., 2010a; Labrousse et al., 2015). However, our study was the first to show substantial differences in the utilization of the broad scale foraging habitats between two colonies breeding on the same subantarctic island. Although both breeding sites were sampled in different years, we assume a minimal inter-annual effect on the utilization of these broad scale habitats as SESs display high long-term fidelity in space use (Authier et al., 2012a; Bradshaw et al., 2004; McIntyre et al., 2017).

### 5.1. Possible causes of colony partitioning in foraging habitat

Similarly to our results, spatial segregation in foraging areas and departure bearings among individuals breeding at distinct sites was observed in a range of marine predators (see Bolton et al., 2019; Boyd et al., 2002 and Robson et al., 2004 for fur seals). This pattern has also been observed in female Antarctic fur seals (*Arctocephalus gazella*) breeding at two distinct colonies (distant from approx. 160 km) at Kerguelen Islands, with the females from Îles Nuageuses (the western part of the archipelago) foraging west, and the ones breeding at Cap Noir and Pointe Suzanne (located East of the islands) foraging further east (Lea et al., 2008). The structuring in foraging habitat is likely related to differences in foraging efficiency, driven by biotic and abiotic characteristics near the breeding sites (Bolton et al., 2019; Boyd et al., 2002; Kirkwood and Arnould, 2012; Wakefield et al., 2013).

Intra- and inter-specific competitions are generally among the major ecological processes shaping foraging segregation among neighbouring colonies (Bolton et al., 2019; Jessopp et al., 2020). The density-dependent hinterland model assumes that intraspecific competition is a function of the size and proximity of colonies (Wakefield et al., 2013). Higher degree in spatial segregation is expected as colony density increases, and when the



distance between these colonies decreases. High productivity could relax intraspecific competition and lead in overlapping foraging areas among individuals from distinct breeding sites. For example, six colonies of Cory's Shearwaters on the West African coast substantially segregated in their foraging areas but overlapped in highly productive hotspots along the Canary current (Ramos et al., 2013). On Kerguelen Islands, SESs breed in high densities all along the East coast of the Courbet Peninsula, whereas they are less abundant and breed on scattered beaches within bays in the northern part of the Peninsula (Authier et al., 2011; Bester and Lengart, 1982). These differences in SES abundance between both areas may induce a higher intraspecific competition East of Kerguelen compared to the West.

Segregation in the bearing of foraging trips may simply be explained by the general orientation of the breeding sites combined with local prey availability. Female SESs forage mainly in pelagic oceanic frontal zones (Bailleul et al., 2010a, 2010b), and thus should minimize the time spent on the Kerguelen Plateau by travelling first in relatively straight lines. This is consistent with several studies conducted on different fur seal species for which the mean bearing trip tended to be perpendicular to the coastline (Baylis et al., 2008; Bonadonna et al., 2001; Boyd et al., 2002; Kirkwood and Arnould, 2012; Robson et al., 2004). In these studies, the movement of fur seals was driven by predictable local upwelling features related to the shelf edges. Hence, foraging efficiency should be maximized by reducing travelling distance to these prey patches.

The strength and direction of winds and/or ocean surface currents potentially impact movements of marine central place foragers when initiating their foraging trips (Grémillet et al., 2004; Lea et al., 2009; McConnell et al., 2002; Orgeret et al., 2019b). Individuals may drift following local wind and current patterns to decrease energy expenditure associated with travelling cost (Della Penna et al., 2015), which could improve total foraging efficiency. For example, the post-weaning dispersion of SES pups from Kerguelen Islands along the coastline followed the main direction of winds and surface coastal currents (Lengart and Bester, 1982). In weaned pups tagged in 2014 at Morne, first trips at sea during which pups explore the marine environment without any parental assistance were directed towards the South-East (Cox et al., 2020; Orgeret et al., 2019a) and were hence consistent with the main current pattern. However, underlying processes driving pup direction choices when leaving the colony for the first time were not clear although they might be related to magnetic East and ocean currents (McConnell et al., 2002). In contrast, the movements of adult northern fur seals breeding on the Pribilof Islands were independent from surface currents (Loughlin,

1999). Based on large-scale ocean currents around Kerguelen Islands (Park et al., 2014, 2008), it is unclear how surface currents may drive differences in movement patterns between both breeding sites. However, the northward deflection of the Polar front along the eastern escarpment of the Kerguelen plateau followed by a southward retroflexion results in distinct local current dynamics near both sites (Park et al., 2014), which could influence the initial direction of seal trips, and ultimately foraging efficiency.

Spatial segregation among breeding sites could be reinforced by information transfer among individuals over generations (Wakefield et al., 2013) or space use fidelity (Robson et al., 2004). SESs display high fidelity to their foraging zones from the age of four (Authier et al., 2012a; Bradshaw et al., 2004; McIntyre et al., 2017) and exhibit high philopatry towards breeding sites (Fabiani et al., 2006; Lewis et al., 1996). Site fidelity is likely influenced by the predictability and profitability of prey encountered during previous foraging trips. The causes of the spatial segregation in foraging areas between the two SES colonies remain unclear, which is likely explained by complex relationships involving synergistic effects of the aforementioned factors (Bolton et al., 2019). Thus, analyses of sub-mesoscale features and fine-scale coastal dynamics over the Kerguelen plateau, as well as integrating the local biological context, are needed to understand why an individual will explore a given habitat. A translocation experiment of the weaned pups could also tear apart the environmental and genetic effects on the general direction of the first trips of pups, but this approach raises strong ethical concerns that should be evaluated.

## **5.2. Partitioning in foraging habitat and resulting differences in encountered environmental parameters and foraging behaviour**

Our results did not reveal major differences in the environmental parameters encountered during the post-breeding foraging trips of females equipped in Morne and RdN. Among all environmental metrics tested, only the sea surface chlorophyll-a concentration and the speed of currents showed consistent differences between sites. This suggests that females foraged in environments with similar oceanic properties despite exploiting distinct broad scale areas (*i.e.* East vs West). However, this result should be carefully interpreted for three reasons: (1) the number of females equipped yearly was relatively small, ranging from 10 to 16 individuals, (2) females breeding in RdN were tagged only in 2017, and (3) oceanographical metrics supporting our analyses may have spatio-temporal resolutions that exceed the foraging scale of SESs (Cotté et al., 2015; Rivière et al., 2019).

As expected, the sea surface chlorophyll-a concentration, a proxy of the phytoplankton biomass (Arrigo et al., 2008; Lorenzen, 1966), was higher at the east of Kerguelen Islands (Blain et al., 2007). This bloom is mainly driven by iron-enrichment over the Kerguelen plateau and spreads eastward through the Antarctic Circumpolar Current and (sub-)mesoscale features (Mongin et al., 2009; Park et al., 2008). Most of the females breeding in Morne directed their post-breeding foraging trips towards this chlorophyll-rich plume (see Cotté et al., 2015 and electronic supplementary material 7). Females breeding in RdN foraged in less productive zones (*i.e.* west of Kerguelen) which may nevertheless have benefited from a biological enrichment supported by phytoplankton blooms triggered by an iron input from the Crozet Plateau. Most females, from both sites, foraging west of Kerguelen travelled either northwest in accordance with the Crozet plume (Pollard et al., 2007) or southwest to the standing meander regions linked to the topographic features of the southwest Indian Ridge (electronic supplementary material 7, Siegelman et al., 2019).

Females breeding in RdN dived deeper than females from Morne, but only during the day. Females from RdN tended to encounter warmer temperatures at 200 m, albeit not significant. This could support the differential diving depth between the two foraging areas, as seals dive deeper in warmer waters (Guinet et al., 2014; McIntyre et al., 2011a) and shallower as the light attenuation induced by phytoplankton increases (Jaud et al., 2012). In addition, females from RdN dived on average for a longer duration than females from Morne—only during the day—and that even after controlling for the depth of the dive and the body length of the females (*i.e.* physiological constraints, Mori, 2002). This suggests that females from RdN encountered higher prey density during the day than females from Morne, and thus adjusted their diving time to maximize foraging as predicted by the optimal diving theory (Jouma'a et al., 2016; Thompson and Fedak, 2001). The difference in diving depth and duration between both habitats may only be observed during the day because SESs follow the diel migration of their myctophid prey (Guinet et al., 2014; Jaud et al., 2012; McIntyre et al., 2011a), hence shallower night-time hunting should be less physiologically constraining.

### **5.3. Potential consequences of the partitioning in foraging habitat on population dynamics**

Body condition of pups differed by sex, blood  $\delta^{13}\text{C}$  value (a proxy of the mothers' foraging habitat; Ducatez et al., 2008), and birth site. Pups were larger (approx. 4 cm) at RdN and in a higher condition. Body size could be explained by its heritability as mothers were also larger at RdN (McMahon and Bradshaw, 2004), suggesting a genetic divergence between

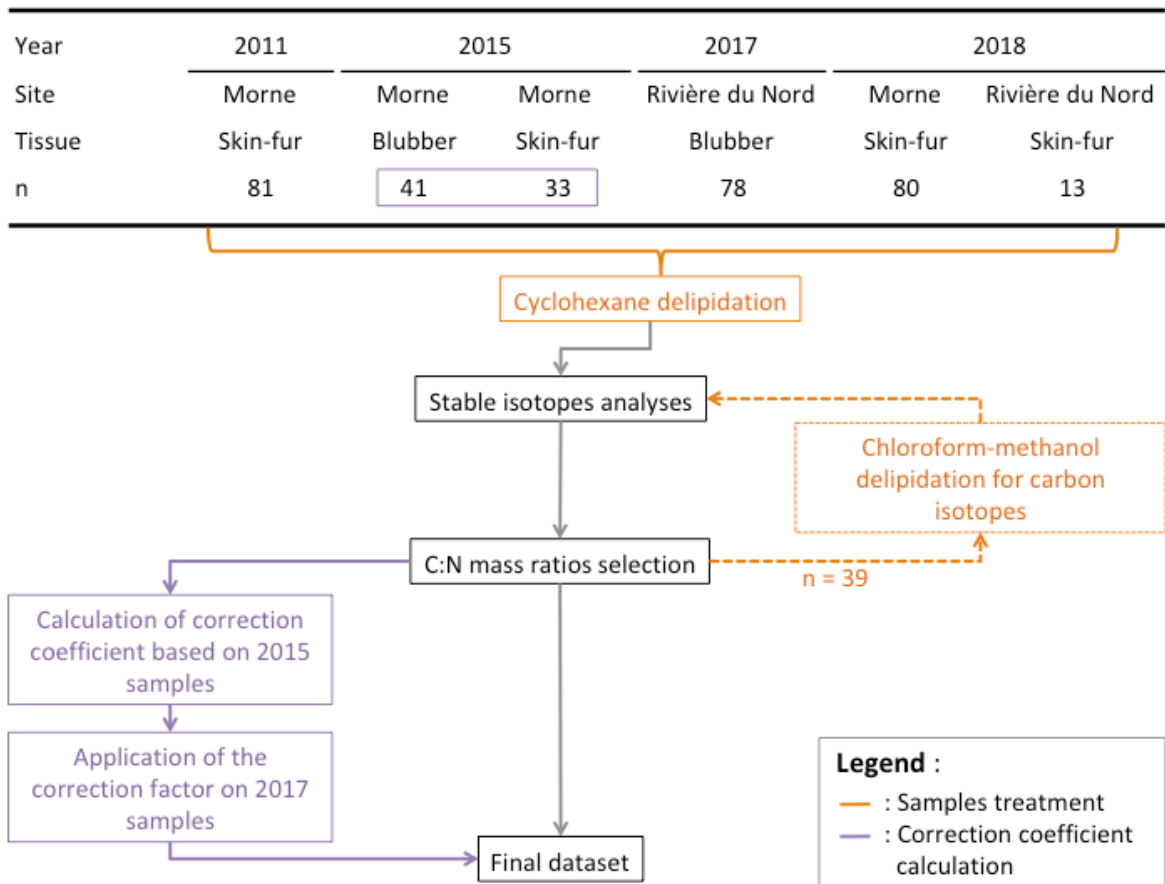
both SES colonies. Moreover, the higher body condition of pups born at RdN could suggest that females breeding at RdN, have better diving capacities due to their larger body size, or that they encounter better foraging conditions during their pre-breeding foraging trip (Authier et al., 2012b; Mestre et al., 2020).

Pups at RdN with higher body condition at weaning also displayed higher  $\delta^{13}\text{C}$  values, which suggests that females foraging in subantarctic waters generally invest more energy in lactation than females exploiting the Antarctic habitat. This is consistent with pups born at Morne being heavier if their mothers foraged in the subantarctic habitat compared to the Antarctic habitat (Mestre et al., 2020). Body condition of the weaned pups reflects mothers' fitness as it was shown to predict the pup first-year survival and its recruitment into the reproductive population (McMahon and Bradshaw, 2004). Differences in habitat use by female seals, and resultant body condition of pups, may have important consequences on the dynamics of the global SES population from Kerguelen Islands (Clausius et al., 2017b; McMahon et al., 2017). This is even more true in the context of climate change, as females exploiting different habitats may encounter varying abiotic and/or biotic conditions during their foraging trips (*e.g.* Baylis et al., 2008; Ceia et al., 2015).

## 6. Conclusion

The present study highlighted the coexistence of two main broad-scale foraging areas, which are unevenly represented between two colonies according to the location of the breeding sites. Such a pattern stresses the necessity to stay cautious when generalizing some results from a few individuals to an entire population. Study sites are generally chosen for their convenient characteristics (*e.g.* accessibility) and may misrepresent the population if individuals exhibit high spatially structured behavioural variability. Partitioning the variance among potential underlying processes remains a complex procedure. Such divergences in habitat use among colonies, resulting in varying fitness, may have substantial consequences on the dynamics and resilience of the global SES population.

## 7. Supplementary material 1: Conceptual diagram of stable isotope analyses of male biopsies



## 8. Supplementary material 2: Female and pup sample sizes

**Table: Sample size of all variable types measured on pups and breeding females for each year either in Morne or Rivière du Nord (RdN).**

Stable Isotope variables include blood  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values. Horizontal movement, dive and environmental variables are listed in the method section of the main text.

Variable	Morne					RdN	Morne		
	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	
Pups	Body length and mass	109	43	64	100	114	77	96	99
	Stable Isotope	110	96	85	112	123	77	97	100
Breeding females	Body length	17	18	14	16	14	15	18	15
	Horizontal movement	15	14	12	16	10	11	14	13
	Dive and environment	14	4	8	10	8	7	8	9

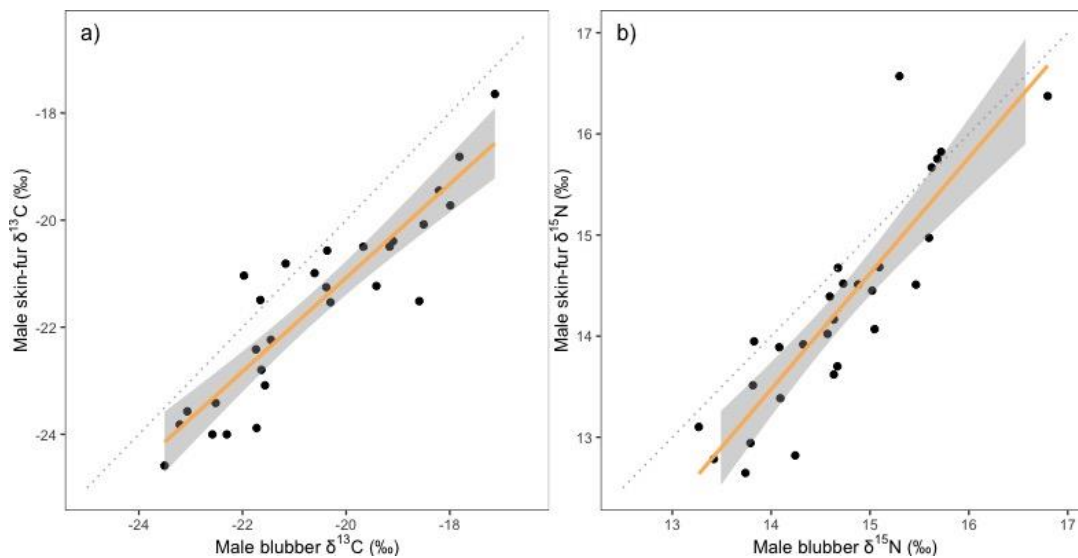
## 9. Supplementary material 3: Environmental variables

Table: The source, units, and spatial- and temporal resolution of the environmental variables used in the models.

Variable name	Spatial resolution	Temporal resolution	Unit	Source	Link
Temperature profile	0.25°	Monthly climatology	°C	World Ocean Atlas database (WOA18)	<a href="http://www.nodc.noaa.gov">www.nodc.noaa.gov</a>
Salinity profile	0.25°	Monthly climatology	psu	World Ocean Atlas database (WOA18)	<a href="http://www.nodc.noaa.gov">www.nodc.noaa.gov</a>
Bathymetry	15 sec	Static	m	GEBCO – The General Bathymetry Chart of the Oceans	<a href="http://www.gebco.net">www.gebco.net</a>
Current speed	0.333°×1.0°	Monthly	m.s <sup>-1</sup>	NOAA-NCEP Global Ocean Data Assimilation System	<a href="http://www.psl.noaa.gov">www.psl.noaa.gov</a>
Mixed layer depth	0.333°×1.0°	Monthly	m	NOAA-NCEP Global Ocean Data Assimilation System	<a href="http://www.psl.noaa.gov">www.psl.noaa.gov</a>
Sea-surface Chlorophyll a concentration	4 km	Monthly	mg.m <sup>-3</sup>	Copernicus Marine Environment Monitoring Service of the European Union	<a href="http://www.marine.copernicus.eu">www.marine.copernicus.eu</a>

## 10. Supplementary material 4: Stable isotope standardization by correction coefficients

The isotopic integration of carbon and nitrogen varies according to the tissue type (DeNiro and Epstein, 1978). To standardize the stable isotopes dataset including several tissues (*i.e.* skin-fur and blubber), a correction coefficient has been calculated based on 2015 data, for which values have been measured for both tissues for each individual. The blubber  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values were plotted against skin-fur  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values respectively (Figure 48). Linear regression models were fitted to the 28 observations for both carbon and nitrogen isotopes.



**Figure 48: Relationship between male skin-fur and blubber stable isotopic values for (a)  $\delta^{13}\text{C}$  and (b)  $\delta^{15}\text{N}$ .**

The orange line represents the linear regression model for 2015 samples, with the confidence interval shown in grey.

Equations of linear regression models enable inferring the link between skin-fur and blubber stable isotope values. Consequently, correction coefficients for carbon and nitrogen isotopes are defined as follows:

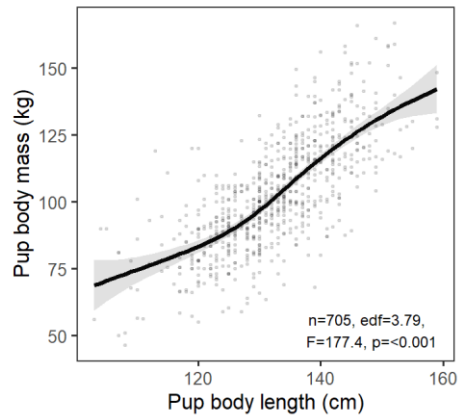
$$\delta^{13}\text{C}_{\text{skin-fur}} = 0.9 \times \delta^{13}\text{C}_{\text{blubber}} - 3.6 \quad (\text{R}^2 = 0.82)$$

$$\text{and} \quad \delta^{15}\text{N}_{\text{skin-fur}} = 1.1 \times \delta^{15}\text{N}_{\text{blubber}} - 2.5 \quad (\text{R}^2 = 0.77)$$

Correction coefficients were validated by comparing estimated blubber  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values with measured values for 2015 samples (Student's test,  $t = 0.86$  and  $0.39$  for  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  respectively,  $p\text{-value} = 0.39$  and  $0.70$  respectively). Then, these equations computed on 2015 data allow estimating skin-fur  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values from blubber values obtained in 2017.



## 11. Supplementary material 5: Pup body condition index (BCI) calculation



**Figure: The regression curve (from a generalized additive model, dark line) and the confidence interval (grey shaded area) of the body mass of all pups as a function of body length.**

The sample size (n), the estimated degree of freedom (edf), the F-statistic (F) and the P-value (p) for the smoothed body size effect are reported in the lower right corner of the figure.

## 12. Supplementary material 6: Models selection

Here we present model selection tables of all variables. Model selection was based on the lowest corrected Akaike Information Criterion (AICc) value. Each row represents a fitted model. For each model, we show the model predictors indicated by a plus (+) symbol, the degree of freedom (df), the log-likelihood (logLik), the corrected Akaike Information Criterion (AICc), the difference between consecutives AICc (delta) and the AICc weight of the current model in comparison with other models. All dive and environmental metrics were averaged over foraging dives. For models with many predictors, we only displayed the best 15 models.

### 12.1. Logger-equipped breeding females

Body length (cm)

	Site [Year]	df	logLik	AICc	delta	weight
+		9	-510.7	1041.0	0.00	1
		2	-525.2	1054.5	13.45	0

Mean trip latitude (deg°)

	Length	Site [Year]	Length * Site [Year]	df	logLik	AICc	delta	weight
+				3	-296.5	599.2	0.00	0.49
		+		9	-290.2	600.3	1.13	0.28
		+	+	10	-289.8	601.9	2.76	0.12
				2	-299.0	602.1	2.91	0.11
+	+	+		17	-286.5	614.0	14.87	0.00

Mean trip longitude (deg°)

Length	Site [Year]	Length * Site [Year]	df	logLik	AICc	delta	weight
	+		9	-442.9	905.8	0.00	0.72
+	+		10	-442.7	907.8	2.04	0.26
			2	-454.7	913.4	7.68	0.02
+			3	-454.4	915.1	9.29	0.01
+	+	+	17	-439.6	920.3	14.49	0.00

Maximum distance from the colony (m)

Length	Site [Year]	Length * Site [Year]	df	logLik	AICc	delta	weight
+			3	-812.3	1630.8	0.00	0.91
			2	-816.1	1636.3	5.52	0.06
+	+	+	17	-798.6	1638.1	7.37	0.02
+	+		10	-809.3	1641.0	10.25	0.01
	+		9	-810.8	1641.6	10.80	0.00

Horizontal movement speed (km.d<sup>-1</sup>)

Length	Site [Year]	Length * Site [Year]	df	logLik	AICc	delta	weight
+			3	-415.3	836.9	0.00	0.66
			2	-417.3	838.7	1.83	0.27
	+		9	-411.0	842.0	5.08	0.05
+	+		10	-410.8	844.0	7.10	0.02
+	+	+	17	-404.6	850.2	13.31	0.00

Mean dive duration (min)

Time of day	Length	Max diving depth	Max diving depth <sup>2</sup>	Site [Year]	Time of day * Site [Year]	df	logLik	AICc	delta	weight
+	+	+	+	+	+	21	-242.0	534.2	0.00	0.58
+		+	+	+	+	20	-243.8	534.9	0.69	0.41
+	+	+	+	+		14	-256.9	545.2	11.03	0.00
+		+	+	+		13	-258.2	545.4	11.25	0.00
+		+		+	+	19	-252.0	548.6	14.38	0.00
+	+	+		+	+	20	-250.7	548.6	14.43	0.00
+		+		+		12	-262.5	551.6	17.38	0.00
		+	+	+		12	-262.6	551.8	17.59	0.00
+	+	+		+		13	-261.4	551.8	17.62	0.00
		+	+	+		13	-262.0	553.0	18.77	0.00
		+		+		11	-266.7	557.5	23.33	0.00
+	+	+	+			7	-271.6	558.2	23.97	0.00
		+		+		12	-266.2	558.9	24.73	0.00
+		+	+			6	-273.9	560.4	26.18	0.00
		+	+			6	-275.6	563.8	29.59	0.00

Mean temperature at 200 m (°C; log-transformed)

Site [Year]	df	logLik	AICc	delta	weight
	2	-59.4	123.0	0.00	1
+	9	-56.8	134.7	11.64	0

Mean salinity at 200 m (psu; log-transformed)

Site [Year]	df	logLik	AICc	delta	weight
	2	259.6	-515.1	0.00	0.95
+	9	265.2	-509.4	5.69	0.05

Mean dive maximum depth (m)

Time of day	Length	Site [Year]	Time of day * Site [Year]	df	logLik	AICc	delta	weight
+	+	+	+	19	-750.1	1544.8	0.00	0.99
+		+	+	18	-756.0	1553.9	9.07	0.01
+	+	+		12	-790.3	1607.1	62.31	0.00
+		+		11	-796.2	1616.5	71.68	0.00
+	+			5	-826.2	1662.9	118.11	0.00
+				4	-834.6	1677.5	132.67	0.00
		+	+	11	-828.2	1680.6	135.74	0.00
			+	10	-834.1	1690.0	145.15	0.00
	+			4	-864.2	1736.6	191.79	0.00
				3	-872.5	1751.2	206.38	0.00

Mean salinity difference between 200 and 600 m (log-transformed)

Site [Year]	df	logLik	AICc	delta	weight
	2	-4.1	12.5	0.00	1
+	9	-1.1	23.3	10.78	0

Mean chlorophyll-a concentration (mg.m<sup>-3</sup>; log-transformed)

Site [Year]	df	logLik	AICc	delta	weight
+	9	-46.4	113.9	0.00	1
	2	-60.5	125.2	11.29	0

Mean current speed (m.s<sup>-1</sup>)

Site [Year]	df	logLik	AICc	delta	weight
+	9	153.2	-285.2	0.00	1
	2	138.8	-273.4	11.85	0

Mean mixed layer depth (m; square-root-transformed)

Site [Year]	df	logLik	AICc	delta	weight
+	9	-130.4	282.0	0.00	1
	2	-149.8	303.8	21.85	0

## 12.2. Pups at weaning

Blood  $\delta^{13}\text{C}$  (‰)

Site [Year]	df	logLik	AICc	delta	weight
+	9	-944.0	1906.2	0.00	1
	2	-987.4	1978.9	72.62	0

Blood  $\delta^{15}\text{N}$  (‰)

Site [Year]	df	logLik	AICc	delta	weight
+	9	-370.9	760.0	0.00	1
	2	-417.8	839.7	79.65	0

### Body length (cm)

Blood $\delta^{13}\text{C}$	Sex	Site [Year]	df	logLik	AICc	delta	weight
+	+	+	11	-2510.8	5044.0	0.00	0.95
		+	10	-2514.8	5050.0	5.98	0.05
+		+	10	-2521.2	5062.7	18.71	0.00
		+	9	-2525.0	5068.3	24.23	0.00
+	+		4	-2553.5	5115.1	71.05	0.00
		+	3	-2561.3	5128.7	84.68	0.00
+			3	-2562.8	5131.6	87.60	0.00
			2	-2570.2	5144.5	100.49	0.00

### Body condition index

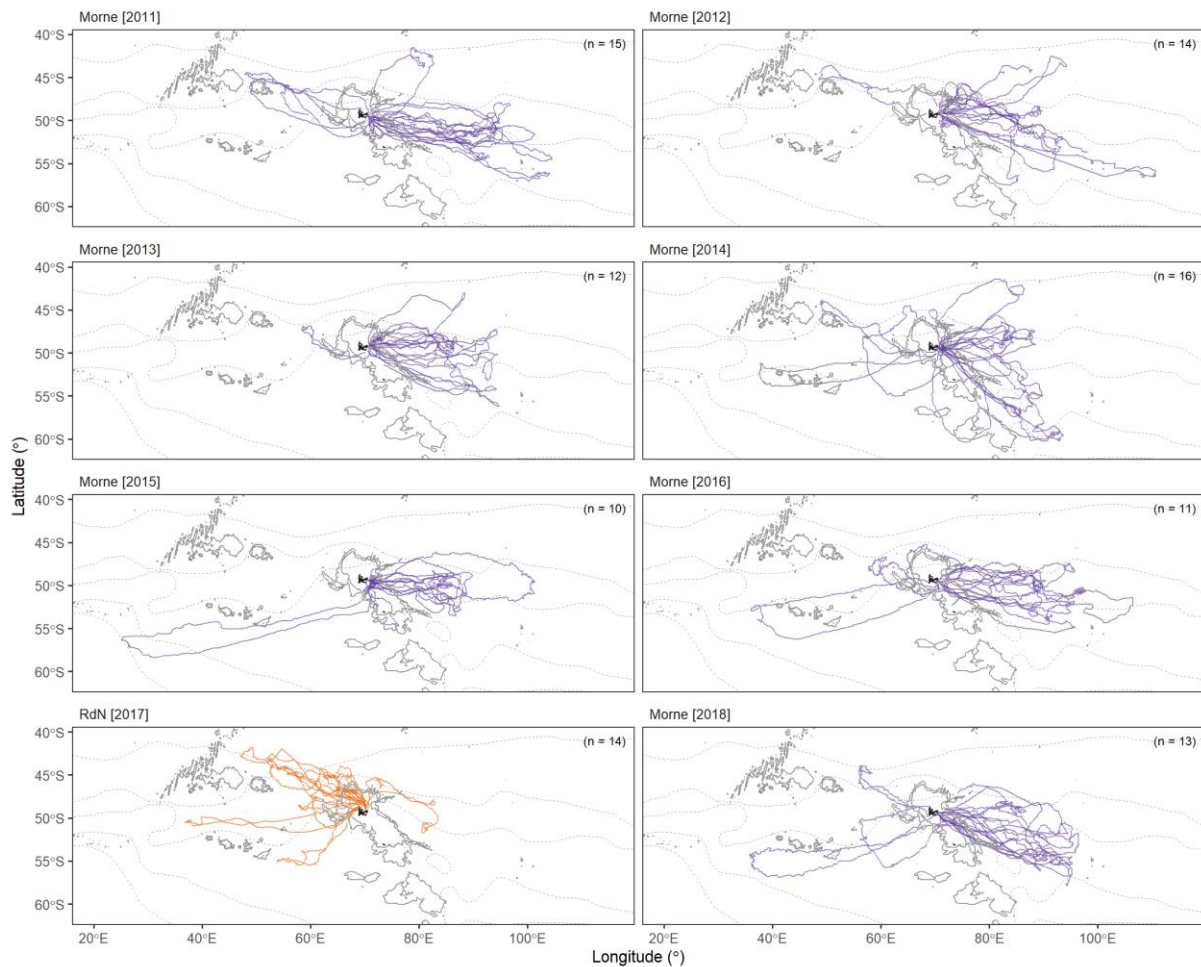
Blood $\delta^{13}\text{C}$	Sex	Site [Year]	df	logLik	AICc	delta	weight
+	+	+	11	-2797.1	5616.6	0.00	0.54
+		+	10	-2798.3	5616.9	0.29	0.46
		+	10	-2806.4	5633.1	16.49	0.00
		+	9	-2807.5	5633.2	16.61	0.00
+	+		4	-2824.6	5657.3	40.74	0.00
+			3	-2825.8	5657.7	41.12	0.00
		+	3	-2841.7	5689.5	72.89	0.00
			2	-2842.8	5689.6	72.98	0.00

## 12.3. Breeding males

### Biopsies $\delta^{13}\text{C}$ (‰)

Site	Year	df	logLik	AICc	delta	weight
+		3	-547.9	1102.0	0.0	0.56
+	+	4	-547.1	1102.4	0.4	0.44
	+	3	-564.1	1134.3	32.4	0.00
		2	-571.4	1146.8	44.8	0.00

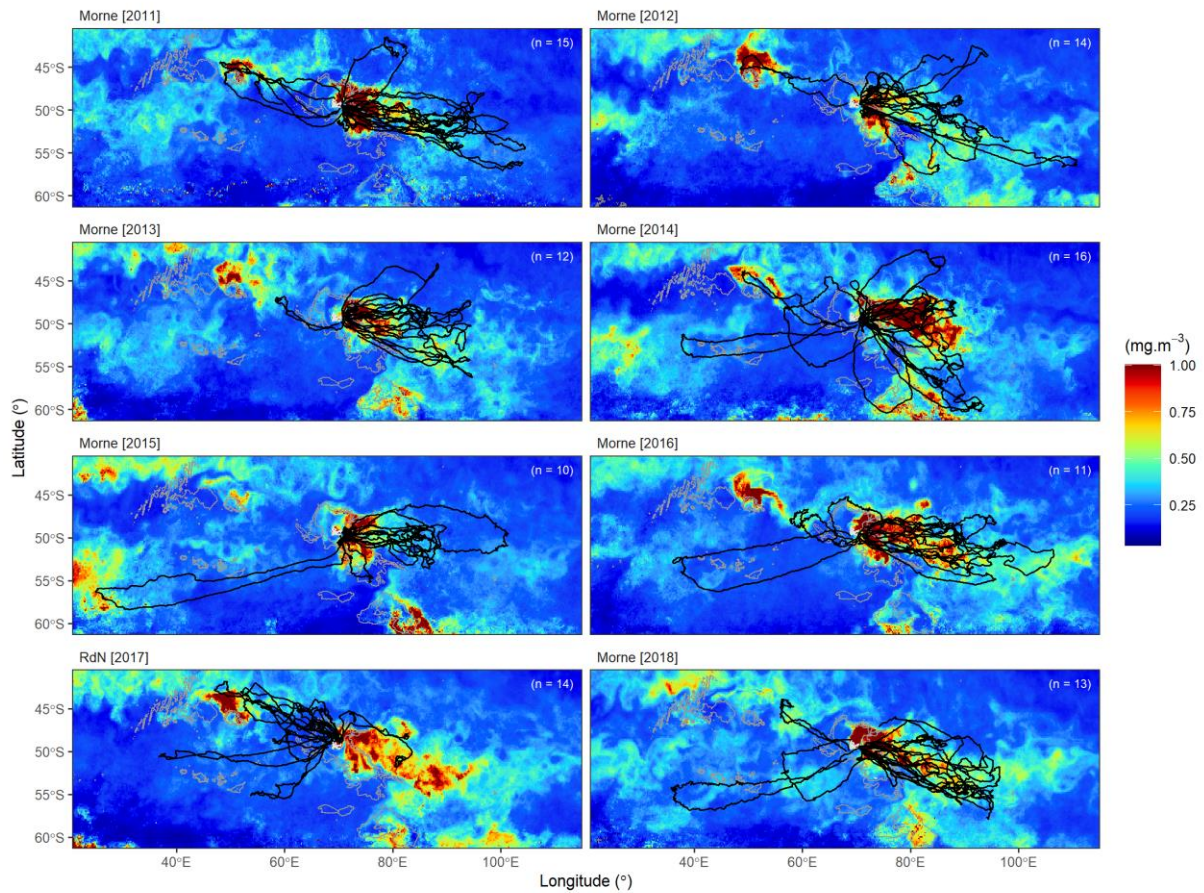
### 13. Supplementary material 7: Tracks of post-breeding foraging trips



**Figure 49: Tracks of the post-breeding foraging trips of female southern elephant seals.**

Tagging was performed at Rivière du Nord in 2017 (orange), and at Morne all the other years (purple). Sample sizes are displayed at the top right corner of the maps. The 1000 and 2000 m contours of the bathymetry are shown in solid grey lines, and the dashed grey lines correspond to the main oceanic fronts according to Orsi et al. (1995). From north to south are reported the Subtropical Front, the Subantarctic Front, the Polar Front, and the Southern Antarctic Circumpolar Current Front.





**Figure 50: Tracks of the post-breeding foraging trips of female southern elephant seals overlapped on sea surface chlorophyll-a concentration ( $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ).** Tagging was performed at Rivière du Nord in 2017, and at Morne all the other years. Sample sizes are displayed at the top right corner of the map. The 1000 and 2000 m contours of the bathymetry are shown in solid grey lines.

## 14. Supplementary material 8: Summary of movement, diving, and environmental variables

**Table: Summary (i.e. mean  $\pm$  sd [min, max]) of horizontal movement variables for each Site [Year].**

Site [Year]	Morne [2011]	Morne [2012]	Morne [2013]	Morne [2014]	Morne [2015]	Morne [2016]	RdN [2017]	Morne [2018]
Maximum distance from the colony (km)	1583 $\pm$ 607 [346, 2378]	1397 $\pm$ 649 [211, 2766]	1339 $\pm$ 458 [269, 1789]	1296 $\pm$ 512 [219, 2313]	1363 $\pm$ 793 [174, 3082]	1673 $\pm$ 513 [950, 2533]	1100 $\pm$ 580 [333, 2379]	1597 $\pm$ 387 [1063, 2419]
Latitude (deg $^{\circ}$ )	-50.2 $\pm$ 3.9 [-56.2, -42.5]	-50.2 $\pm$ 4.4 [-57.1, -43.6]	-49.6 $\pm$ 3.6 [-56.2, -43.0]	-50.9 $\pm$ 5.9 [-60.4, -42.2]	-51.2 $\pm$ 2.8 [-56.3, -48.6]	-50.4 $\pm$ 2.3 [-54.8, -47.8]	-47.0 $\pm$ 3.3 [-55.1, -42.8]	-53.2 $\pm$ 3.6 [-57.9, -43.9]
Longitude (deg $^{\circ}$ )	83.6 $\pm$ 19.8 [48.0, 104.5]	85.9 $\pm$ 14.3 [48.9, 110.7]	86.5 $\pm$ 10.8 [58.5, 94.8]	77.5 $\pm$ 16.5 [37.7, 93.1]	79.7 $\pm$ 20.9 [25.0, 101.4]	85.2 $\pm$ 20.4 [36.0, 106.4]	60.3 $\pm$ 12.7 [36.7, 83.6]	82.4 $\pm$ 19.8 [35.7, 96.5]
Horizontal movement speed (km.d $^{-1}$ )	55.3 $\pm$ 13.8 [26.2, 70.3]	52.7 $\pm$ 12.6 [31.5, 82.2]	50.5 $\pm$ 10.9 [24.5, 63.5]	51.3 $\pm$ 13.2 [25.4, 75.3]	55.4 $\pm$ 15.1 [36.7, 86.3]	61.2 $\pm$ 9.4 [45.1, 75.0]	49.4 $\pm$ 13.6 [15.6, 68.2]	61.8 $\pm$ 11.1 [43.9, 87.7]
Trip bearing (deg $^{\circ}$ )	118.7 $\pm$ 1.1	103.4 $\pm$ 0.7	95.5 $\pm$ 0.7	107.3 $\pm$ 1.3	120.1 $\pm$ 0.8	107.5 $\pm$ 0.9	-69.3 $\pm$ 0.9	129.1 $\pm$ 1.0

**Table: Summary (i.e. mean  $\pm$  sd [min, max]) of diving variables for each Site [Year].**

Site [Year]	Morne [2011]		Morne [2012]		Morne [2013]		Morne [2014]	
	Day	Night	Day	Night	Day	Night	Day	Night
Dive duration (min)	20.3 $\pm$ 3.1 [14.6, 25.2]	17.1 $\pm$ 3.2 [12.4, 22.0]	19.7 $\pm$ 2.2 [17.4, 22.5]	17.3 $\pm$ 3.0 [13.7, 20.4]	19.8 $\pm$ 3.0 [13.6, 23.5]	16.7 $\pm$ 2.6 [13.1, 19.6]	18.8 $\pm$ 3.6 [13.1, 24.3]	17.0 $\pm$ 3.1 [12.6, 22.6]
Maximum diving depth (m)	544 $\pm$ 129 [327, 711]	379 $\pm$ 105 [177, 570]	454 $\pm$ 156 [301, 657]	384 $\pm$ 132 [265, 521]	526 $\pm$ 202 [244, 787]	375 $\pm$ 214 [188, 763]	483 $\pm$ 179 [229, 805]	394 $\pm$ 144 [231, 611]
Site [Year]	Morne [2015]		Morne [2016]		RdN [2017]		Morne [2018]	
	Day	Night	Day	Night	Day	Night	Day	Night
Dive duration (min)	20.5 $\pm$ 1.5 [18.7, 22.9]	18.2 $\pm$ 2.9 [13.9, 22.1]	21.3 $\pm$ 3.6 [16.6, 25.5]	17.2 $\pm$ 3.8 [13.6, 23.9]	26.6 $\pm$ 3.0 [20.9, 30.6]	20.2 $\pm$ 3.1 [14.9, 25.3]	17.8 $\pm$ 3.4 [14.3, 23.5]	15.3 $\pm$ 3.0 [12.3, 20.3]
Maximum diving depth (m)	546 $\pm$ 84 [432, 671]	436 $\pm$ 116 [280, 603]	483 $\pm$ 93 [298, 592]	318 $\pm$ 106 [207, 530]	662 $\pm$ 76 [540, 787]	433 $\pm$ 146 [217, 659]	437 $\pm$ 188 [205, 760]	351 $\pm$ 144 [187, 579]

**Table: Summary (i.e. mean  $\pm$  sd [min, max]) of environmental variables for each Site [Year].**

Site [Year]	Morne [2011]	Morne [2012]	Morne [2013]	Morne [2014]	Morne [2015]	Morne [2016]	RdN [2017]	Morne [2018]
Temperature at 200 m (°C):	3.5 $\pm$ 2.5 [1.7, 11.1]	3.1 $\pm$ 1.7 [1.8, 5.5]	2.6 $\pm$ 1.6 [1.2, 5.5]	4.1 $\pm$ 3.2 [1.3, 11.4]	3.4 $\pm$ 1.4 [1.6, 5.6]	3.3 $\pm$ 0.7 [2.1, 4.6]	4.2 $\pm$ 2.4 [1.0, 6.9]	2.7 $\pm$ 2.3 [1.0, 8.0]
Salinity at 200 m (PSU)	34.13 $\pm$ 0.25 [33.94, 34.89]	34.04 $\pm$ 0.05 [33.97, 34.08]	34.06 $\pm$ 0.09 [33.96, 34.23]	34.25 $\pm$ 0.30 [33.95, 34.97]	34.06 $\pm$ 0.04 [33.98, 34.12]	34.02 $\pm$ 0.05 [33.93, 34.09]	34.06 $\pm$ 0.14 [33.90, 34.24]	34.08 $\pm$ 0.10 [33.93, 34.28]
Salinity difference between 200 and 600 m	-0.32 $\pm$ 0.22 [-0.53, 0.32]	-0.39 $\pm$ 0.14 [-0.53, -0.20]	-0.39 $\pm$ 0.17 [-0.49, -0.04]	-0.22 $\pm$ 0.26 [-0.51, 0.30]	-0.35 $\pm$ 0.12 [-0.52, -0.16]	-0.37 $\pm$ 0.07 [-0.47, -0.27]	-0.32 $\pm$ 0.23 [-0.61, -0.02]	-0.40 $\pm$ 0.16 [-0.56, -0.05]
Bathymetry (m)	3177 $\pm$ 1166 [571, 4358]	3202 $\pm$ 1767 [559, 4186]	3503 $\pm$ 983 [2001, 4486]	3659 $\pm$ 1157 [678, 4736]	3094 $\pm$ 1338 [599, 4263]	3502 $\pm$ 887 [1795, 4476]	3932 $\pm$ 691 [2972, 4845]	3827 $\pm$ 1253 [692, 4937]
Mean mixed layer depth (m):	53.2 $\pm$ 15.4 [22.6, 85.5]	104.4 $\pm$ 46.3 [70.5, 171.1]	42.5 $\pm$ 13.8 [28.5, 64.8]	116.4 $\pm$ 54.7 [36.4, 205.2]	108.8 $\pm$ 26.7 [72.0, 138.0]	93.9 $\pm$ 28.4 [59.6, 143.4]	71.0 $\pm$ 17.2 [40.0, 96.7]	93.8 $\pm$ 45.6 [26.3, 176.1]
Chlorophyll-a concentration (mg.m <sup>-3</sup> )	0.37 $\pm$ 0.13 [0.21, 0.71]	0.55 $\pm$ 0.24 [0.34, 0.88]	1.10 $\pm$ 0.89 [0.31, 2.74]	0.69 $\pm$ 0.60 [0.19, 2.09]	0.53 $\pm$ 0.22 [0.29, 0.92]	0.69 $\pm$ 0.30 [0.41, 1.21]	0.26 $\pm$ 0.07 [0.18, 0.35]	0.54 $\pm$ 0.21 [0.22, 0.80]
Current speed (m.s <sup>-1</sup> )	0.13 $\pm$ 0.02 [0.09, 0.15]	0.14 $\pm$ 0.03 [0.11, 0.18]	0.10 $\pm$ 0.02 [0.09, 0.13]	0.11 $\pm$ 0.04 [0.04, 0.17]	0.14 $\pm$ 0.02 [0.10, 0.16]	0.15 $\pm$ 0.04 [0.12, 0.22]	0.17 $\pm$ 0.03 [0.12, 0.21]	0.13 $\pm$ 0.03 [0.08, 0.17]
Current direction (deg°)	110.5 $\pm$ 0.4	148.8 $\pm$ 0.6	138.1 $\pm$ 0.3	141.0 $\pm$ 0.6	139.3 $\pm$ 0.5	130.6 $\pm$ 0.4	116.2 $\pm$ 0.3	122.7 $\pm$ 0.4

## Discussion générale



La discussion de cette thèse est structurée indépendamment des grandes questions initiales. Elle s'organise autour de plusieurs axes, dans lesquels sont rappelés les principaux résultats en rapport avec chacun des axes. Les résultats des différents chapitres sont donc considérés de manière simultanée, et discutés dans un plus large contexte bibliographique, notamment au moyen de la comparaison avec d'autres espèces, mais également au regard des changements environnementaux. Les limites rencontrées dans le cadre de cette thèse sont évoquées, ainsi que les perspectives visant à approfondir chacune des questions abordées.

## **1. De l'intérêt de l'analyse conjointe de données de télémétrie et d'isotopes stables : vers une meilleure caractérisation de l'utilisation de l'espace et du comportement de recherche alimentaire**

Comme évoqué en introduction, différentes techniques d'études peuvent être utilisées afin d'étudier l'écologie alimentaire d'espèces sauvages dans leur milieu naturel. Parmi les plus anciennes figurent le prélèvement et le sacrifice d'individus issus du milieu naturel (*e.g.* Pierce et al., 1991), la capture temporaire d'individus vivants permettant l'analyse de leurs contenus stomacaux suite au lavage du système digestif (*e.g.* Slip, 1995), ou encore, et de façon non invasive, l'autopsie d'individus retrouvés morts (*e.g.* González et al., 1994 ; pouvant toutefois introduire un biais lié à la condition de l'individu avant sa mort). L'intérêt de telles méthodologies est qu'elles offrent une vision instantanée du bol alimentaire des individus étudiés, et donnent un aperçu à la fois quantitatif (nombre de parties dures retrouvées) et qualitatif des proies (identification des espèces consommées à partir des parties dures telles que les becs de céphalopodes ou les otolithes de poissons, qui possèdent des formes spécifiques ; Hecht, 1987 ; Xavier and Cherel, 2009). De plus, la mesure des parties dures permet une estimation de la taille des proies consommées (mais également de la masse et de la valeur énergétique associées, *e.g.* Planque et al., 2018), puisqu'il existe une relation allométrique entre taille des poissons et taille de leurs otolithes (Wilson et al., 2009). Ce type d'études présente cependant un biais, puisque certaines pièces solides telles que les becs de céphalopodes possèdent un temps de rétention prolongé dans l'estomac de leurs prédateurs, faussant les estimations de la composition du régime alimentaire en surestimant d'une part l'importance des céphalopodes, et sous-estimant d'autre part l'abondance des poissons (Tollit et al., 2011). Des études réalisées sur le même principe, à partir de l'analyse du contenu de fèces (*e.g.* Everitt et al., 1981), ont l'intérêt d'être moins invasives mais possèdent les mêmes

limitations que les analyses de contenus stomacaux. Elles sont cependant plus difficiles à appliquer chez des prédateurs à site central tels que les éléphants de mer, qui réalisent des trajets en mer de plusieurs mois (Hindell et al., 1991) et jeûnent au cours de leurs séjours à terre (Berta et al., 2005 ; Stewart et DeLong, 1995).

De nouvelles techniques d'étude, considérées comme moins invasives et davantage adaptées aux modèles d'étude à l'écologie cryptique qui évoluent dans des écosystèmes reculés, ont depuis été développées. Un des principaux intérêts de la méthode de dosage des isotopes stables (présentée dans la sous-section 2.2 du matériels et méthodes, p39) est qu'elle est peu coûteuse, et peut donc être conduite sur un large panel d'individus. Contrairement à l'analyse des restes alimentaires, l'étude des isotopes stables couvre de plus longues périodes d'intégration. Celles-ci varient entre les espèces, mais également en fonction des tissus considérés au sein d'une même espèce (Hobson, 1993 ; Hobson et Clark, 1992 ; Kelly, 2000). Il s'agit dès lors de déterminer le tissu qu'il est le plus pertinent d'étudier en fonction de la question scientifique formulée, mais également en tenant compte de la facilité de prélèvement du tissu, et de l'impact de ce prélèvement sur l'espèce étudiée. Si l'impact d'un prélèvement de sang de faible volume ou de quelques poils semble négligeable, quel est celui de l'arrachage d'une vibrisse ?

Ainsi, il a été déterminé que chez les phocidés, les isotopes stables du sang reflètent le niveau trophique et l'habitat des proies consommées au cours des quatre derniers mois de trajet en mer (Authier, 2011 ; chapitre 1 de cette thèse, ESM1 p63), tandis que les biopsies couvrent une période comprise entre 6 et 50 jours (Hobson, 1993 ; Hobson et Clark, 1992 ; Kurle et Worthy, 2001). Les vibrisses renseignent quant à elles sur des périodes allant de quelques jours jusqu'à 9 mois (Lübcker et al., 2017, 2016), différentes sections de ce tissu étant analysées afin de retracer la succession des valeurs isotopiques des individus au cours du temps (Gallon et al., 2018 ; Hobson et al., 1996 ; Lübcker et al., 2016). En ce qui concerne les isotopes stables de l'azote, le facteur d'enrichissement trophique varie en fonction de nombreux paramètres, et notamment en fonction du type de tissu considéré (Hobson et al., 1996 ; Kelly, 2000). Estimée à 3,3‰ au début des années 2000 (McCutchan et al., 2003), la valeur de ce coefficient a par exemple été déterminée à 1,7 et 3,1‰, respectivement dans des échantillons de sang et de foie de phocidés élevés en captivité et soumis à un régime alimentaire contrôlé, constitué uniquement de harengs (Hobson et al., 1996). Il est de plus complexe de déterminer le niveau trophique relatif de plusieurs espèces (ou même d'individus) en milieu naturel, lorsque la structure du réseau trophique et la distribution

spatiale des organismes restent peu connues, puisque cette estimation n'est valable qu'au sein d'un réseau trophique donné.

Dans le cas de l'étude d'une unique espèce, pour laquelle des connaissances *a priori* de l'écologie sont disponibles, l'analyse des isotopes stables fournit des indications pertinentes et relativement précises sur l'écologie alimentaire. Certaines incertitudes peuvent persister, notamment concernant les sources de variation des valeurs en  $\delta^{13}\text{C}$  lorsqu'une espèce évolue au sein d'un environnement dans lequel plusieurs gradients isotopiques environnementaux coexistent, ou en lien avec la période d'intégration des tissus étudiés. Dans le premier cas, ceci peut être vrai dans un environnement tel que l'océan Austral, où les gradients isotopiques latitudinal, entre la côte et le large, et entre les zones benthique et pélagique peuvent agir en synergie. Cependant, nous estimons que seul le gradient latitudinal intervient dans le cadre de l'étude de l'écologie alimentaire de femelles éléphants de mer, qui se nourrissent au cours de plongées pélagiques dans l'océan ouvert. Dans le second cas, il semble important de rappeler que la détermination exacte de la durée d'intégration d'isotopes stables au sein de tissus biologiques n'est pas disponible pour la totalité des espèces évoluant dans leur milieu naturel, car la plupart des données disponibles constituent des estimations, ou reposent sur la réalisation d'expérimentations en milieu contrôlé (*e.g.* régime alimentaire imposé au cours d'une longue durée en captivité, Giménez et al., 2016). Ainsi, l'incertitude liée au phénomène d'intégration des isotopes stables au cours du trajet de retour à la colonie, pendant lequel les individus continuent de s'alimenter, a également été soulevée (phénomène de « dilution » des valeurs isotopiques depuis le départ des principales zones de chasse ; Authier et al., 2012 ; Thums et al., 2011). Nous nous sommes cependant assuré que ce biais est constant au sein de chacun des chapitres de cette thèse, puisque les valeurs isotopiques y ont été comparées de façon interannuelle pour un type de tissu déterminé, et l'ensemble des individus ont été échantillonnés au cours de la même période de leur cycle biologique. Il serait cependant intéressant d'effectuer des dosages sur différents tissus pour chacun des individus, afin d'obtenir une vision plus synoptique de leur écologie alimentaire.

Les dosages effectués dans le cadre de l'étude du chapitre 1 ont été réalisés sur des prélèvements sanguins de jeunes au sevrage (qui reflètent les valeurs isotopiques de leurs mères ; Ducatez et al., 2008) au cours de la période de reproduction, et de femelles adultes lors de la pose ou la récupération de balises (période de reproduction et/ou de mue). Ces prélèvements, réalisés en routine dans le cadre de suivis à long terme, reflètent le régime alimentaire ainsi que la zone d'alimentation des femelles éléphants de mer au cours de leurs



quatre derniers mois de trajet en mer, avant leur retour à la colonie (thèse de Authier, 2011 ; et ceci a été confirmé dans le cadre de cette thèse, Mestre et al., 2020). Cette portion du trajet des éléphants de mer correspond à leur habitat de chasse préférentiel, et l'analyse des isotopes stables du sang est donc particulièrement adaptée à la comparaison interannuelle des zones d'alimentation.

Ces travaux de thèse (chapitre 1) ont mis en évidence l'absence d'une différence interannuelle biologiquement significative des valeurs du ratio d'isotopes stables de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ). Ce résultat suggère une stabilité du niveau trophique auquel se situent les éléphants de mer échantillonnés, et donc qu'ils se sont nourri de proies de niveaux trophiques relativement constants au cours des quatre derniers mois de leur trajet post-mue, sur la période d'étude 2006-2018. À l'inverse, une diminution significative des valeurs en isotopes stables du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) a été observée au cours de la même période d'étude, à un taux de  $-0,09\%$  par an. L'amplitude de cette diminution est à notre connaissance inédite chez une espèce de mammifère marin fréquentant le secteur Indien de l'océan Austral. Une telle diminution pourrait s'expliquer d'une part par un déplacement des zones de chasse des femelles éléphants de mer vers de plus hautes latitudes, et d'autre part par une augmentation de la proportion d'individus se nourrissant en zone antarctique. La première explication n'est pas plausible, car un déplacement latitudinal vers le sud d'environ  $9,33^\circ$  en 13 ans, soit plus de 1000 kilomètres, aurait été nécessaire afin d'expliquer une diminution de plus de  $1,0\%$  des valeurs moyennes de  $\delta^{13}\text{C}$  sur la même période d'étude (chapitre 1, ESM 1 partie 2, p63). La seconde hypothèse a également été réfutée, et sera plus largement abordée dans la section 3 de la discussion (p153). Il semblerait donc que la diminution des valeurs en  $\delta^{13}\text{C}$  des éléphants de mer ne reflète pas une modification de leur comportement, mais plutôt des changements se produisant dans leur environnement. Afin de confirmer cette hypothèse, il serait pertinent de doser les isotopes stables dans des tissus archives tels que les dents, qui intègrent la variabilité des valeurs d'isotopes stables au cours de la vie d'un individu, comme cela a notamment été réalisé une fois par le passé chez les éléphants de mer (Authier et al., 2012a). De telles données permettraient la mise en place de comparaisons interannuelles pour un individu donné, une fois que celui-ci a atteint l'âge adulte et est donc supposé fidèle à une zone d'alimentation. L'étude de tissus archives se révèle par ailleurs particulièrement pertinente afin d'étudier des questions relatives à l'ontogénie du régime alimentaire, et à la mise en place de la fidélité à une zone d'alimentation, mais cela nécessite toutefois une relative stabilité des valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  environnementales. Cela a notamment été réalisé chez le calmar de Humboldt



*Dosidicus gigas*, au moyen de l'étude des isotopes stables de couches concentriques du cristallin (Liu et al., 2020).

Ce premier résultat majeur de cette thèse illustre l'intérêt de l'analyse conjointe de jeux de données complémentaires, en l'occurrence de données de télémétrie et de dosages d'isotopes stables. En effet, la seule analyse des données isotopiques aurait laissé supposer une modification des zones d'alimentation des éléphants de mer au cours de la dernière décennie, ce qui ne semble pas être le cas en analysant les données de télémétrie. Si l'intérêt de la première méthode d'analyse est son faible coût, permettant l'étude d'un grand nombre d'individus et donc une meilleure représentation de la population, la seconde méthode d'investigation, beaucoup plus coûteuse, permet l'identification des zones de chasse de manière beaucoup plus précise. Nos résultats auraient probablement pu être renforcés si les deux types de données étaient acquis de manière systématique et simultanée pour chacun des individus étudiés, ce qui est difficilement réalisable pour des contraintes budgétaires, mais le fait de coupler ces jeux de données a d'ores et déjà révélé tout son intérêt. En plus d'affiner les résultats apportés indépendamment par l'une ou l'autre des méthodes, permettant une meilleure caractérisation de l'habitat en deux dimensions, l'analyse simultanée de ces deux jeux de données a permis l'obtention de résultats inattendus, relatifs aux écosystèmes dans lesquels évoluent les éléphants de mer. Dans le but de tenter d'affiner ces résultats, nous avons envisagé d'intégrer des données de dosages de mercure (Hg) en tant qu'indicateur trophique (Chouvelon et al., 2014), mais les dosages en laboratoire se sont révélés infructueux puisqu'ils n'étaient pas répétables entre les différents triplicats.

Les études relatives à l'écologie alimentaire sont de plus en plus nombreuses à coupler différentes techniques d'analyse. Cela a notamment été réalisé au moyen de l'étude de données de bio-logging, d'isotopes stables, ainsi que de génétique et d'identification de parties dures à partir de fèces chez les otaries à fourrure du Nord (*Callorhinus ursinus* ; Jeanniard du Dot et al., 2017a). L'analyse conjointe de données de télémétrie et d'acides gras (sur le même principe que l'analyse des isotopes stables, la composition en acides gras d'un prédateur reflète celle de ses proies ; Dalsgaard et al., 2003) a permis l'identification des grandes classes de proies des éléphants de mer de l'archipel de Macquarie en fonction de leur habitat (Bradshaw et al., 2003). Chez les manchots royaux, l'étude de contenus stomacaux, combinée à la composition en acide gras dans des biopsies, a démontré que les myctophidés constituent des proies essentielles des individus adultes, et ce pendant la totalité du cycle annuel (Raclot et al., 1998). Nous ne pouvons qu'encourager le développement de telles

études, permettant l'obtention d'une vision plus synoptique du comportement alimentaire de prédateurs supérieurs marins. De plus, l'essor de nouvelles techniques d'études, telles que la réalisation de dosages isotopiques à partir d'acides aminés, ouvre encore plus largement le champ des possibles (Lübcker et al., 2020).

## **2. Impacts du changement climatique sur l'activité de recherche alimentaire**

Il est avéré que les paramètres physiques environnementaux impactent l'utilisation d'habitat et le comportement de plongée de prédateurs plongeurs, soit de manière directe (tolérance physiologique), soit de manière indirecte (via la distribution des proies ; Fauchald and Tveraa, 2003). Comme cela a été évoqué dans l'introduction générale, les changements environnementaux sont de plus en plus rapides et nombreux (Beaugrand, 2015). Il est donc légitime de se demander quels impacts peuvent avoir ces changements sur la distribution et le comportement des espèces.

Dans ce contexte, le chapitre 2 de cette thèse s'est intéressé à l'évolution du comportement de plongée des femelles éléphants de mer au cours des quatorze dernières années. Les modèles réalisés n'ont pas permis de mettre en évidence une modification significative du comportement de plongée (durée et profondeur de plongée), ni d'un proxy du comportement de recherche alimentaire (proportion du temps passé en chasse par rapport à la durée de plongée) au cours de la période d'étude. Sachant que la variabilité interindividuelle du comportement des éléphants de mer est substantielle, nous avons vérifié si la distribution des résidus des modèles était uniforme entre les individus au cours des différentes années d'étude. Le patron obtenu était très satisfaisant (chapitre 2, ESM 8, p97), et nous permet d'affirmer avec confiance que malgré la présence de différences interindividuelles marquées, le jeu de données disponible permet bel et bien de traiter de questions relatives à la variabilité interannuelle.

Nous restons malgré tout prudents concernant l'interprétation de ces résultats, qu'il serait raisonnable de ne pas généraliser à toute la population. En effet, le nombre d'individus équipés de balises chaque année et fournissant des données exploitables au regard de notre question d'étude reste relativement restreint (0 à 15 au cours du trajet alimentaire post-mue). Il serait de plus intéressant de renouveler ces analyses en testant d'autres proxies du comportement de recherche alimentaire, tels que le « bottom time » (temps passé au fond ;

Schreer et al., 2001), le « first hunting time » (FHT, temps passé en chasse dans un cercle de rayon donné ; Heerah et al., 2016), ou encore en utilisant les « prey catch attempts » de données haute résolution (tentatives de captures de proies ; Viviant et al., 2010). La faible variation détectée pour ces paramètres de recherche alimentaire n'est cependant pas si surprenante, la profondeur et la durée de plongée d'un prédateur plongeur tel que l'éléphant de mer étant étroitement liées à ses capacités physiologiques ainsi qu'à ses réserves énergétiques (Jouma'a et al., 2016 ; Richard et al., 2014). Il est également important de rappeler que les résultats présentés dans le chapitre 1 n'ont pas permis de mettre en évidence une modification significative de la distribution latitudinale des femelles éléphants de mer au cours de leur trajet alimentaire post-mue, mais une tendance semble néanmoins se dégager de la série temporelle (décalage moyen de 0,21° vers le sud en 13 ans, uniquement pour les femelles s'alimentant dans l'habitat subantarctique).

Le chapitre 2 s'est également intéressé à la comparaison interannuelle du taux de dérive des éléphants de mer. Le taux de dérive, qui peut être assimilé à la vitesse à laquelle les animaux coulent (ou flottent), dépend de leur flottabilité, elle-même conditionnée par leurs réserves lipidiques et donc leur condition corporelle. En effet, un individu en meilleure condition corporelle possèdera davantage de réserves lipidiques, flottera davantage, et coulera donc moins rapidement au cours de ses plongées de dérive (Biuw et al., 2003 ; Richard et al., 2014).

Une comparaison interannuelle des valeurs estimées des taux de dérive des individus lors de leur départ de la colonie a été réalisée à la fin de la période de mue, et n'a pas permis de mettre en évidence de variations interannuelles. Cela n'est une fois de plus pas surprenant. D'une part, le nombre de femelles suivies chaque année par télémétrie demeure relativement faible, limitant notre capacité à détecter d'éventuelles différences. D'autre part, on peut imaginer qu'un individu quittera la colonie lorsque le jeune prolongé aura entamé ses réserves énergétiques jusqu'à atteindre une valeur critique.

Un modèle visant à comprendre l'effet des variables impactant la condition corporelle des individus a ensuite été réalisé. Ce modèle intègre notamment parmi les variables explicatives un proxy du comportement de recherche alimentaire (somme cumulée du temps passé en chasse par rapport à la durée totale des plongées), ainsi qu'une estimation de la dépense énergétique (distance horizontale parcourue depuis le départ de la colonie). Subjectifs, ces proxies apportent cependant une estimation (i) de la quantification de l'activité d'alimentation et (ii) de la dépense énergétique, et constituent donc des indicateurs pertinents

au regard de la question d'étude. La variable « année » a été conservée dans le modèle, et ce résultat suggère que des modifications environnementales, non expliquées par les autres variables du modèle, impactent la condition corporelle des femelles éléphants de mer de manière non négligeable. Ce modèle a également mis en évidence une influence de la masse d'eau sur la condition corporelle des individus, cette dernière tendant à diminuer dans les masses d'eau situées au nord du Front polaire, et à augmenter dans les masses d'eau situées aux plus hautes latitudes. La diminution de la condition corporelle des femelles dans les eaux subantarctiques est en accord avec la diminution de la masse au sevrage observée dans le chapitre 1 (-11,7 kg entre 2006 et 2018). D'autres modèles réalisés dans le cadre de ce chapitre ont par ailleurs mis en évidence une variabilité interannuelle du taux de dérive des individus 100 jours après leur départ de la colonie, ainsi que de la vitesse à laquelle les individus améliorent leur condition corporelle.

De plus larges investigations sont nécessaires afin de comprendre les phénomènes impliqués. Il est probable que l'environnement biotique de certaines masses d'eau varie d'une année à l'autre. Quelques hypothèses non exclusives consisteraient en une modification de la disponibilité, de l'accessibilité, et/ou de la qualité des proies des éléphants de mer, qui impacteraient leur bilan énergétique, et à terme leur valeur sélective. Bien que spéculative, cette hypothèse est en accord avec les résultats présentés dans le chapitre 1, et plus précisément la diminution des valeurs isotopiques en  $\delta^{13}\text{C}$ . Cette diminution pourrait être imputée à une augmentation de la production primaire (Goericke, 1994) et/ou une modification de la composition des communautés phytoplanctoniques (Deuser, 1970 ; Hansman et Sessions, 2016). Une modification de la productivité, ainsi que de la composition des communautés des réseaux trophiques des écosystèmes de l'océan Austral, pourrait affecter les flux d'énergie et se répercuter dans la totalité du réseau trophique. Une telle interprétation, bien que plausible, est totalement spéculative. L'interprétation de ces résultats nécessite une meilleure connaissance du contexte biologique de l'océan Austral, notamment au moyen de la réalisation de prélèvements *in situ*. De plus, la réalisation d'études pluridisciplinaires, et/ou menées conjointement sur d'autres espèces de prédateurs supérieurs de l'océan Austral, permettrait de déterminer dans quelle mesure une diminution des valeurs basales en  $\delta^{13}\text{C}$  pourrait impacter les niveaux trophiques supérieurs.

Une des limitations de cette étude pourrait être qu'un individu n'est jamais recapturé pour être équipé de balise d'une année sur l'autre. Cependant, quelques études ont déjà été réalisées à ce sujet. Des travaux menés sur les femelles éléphants de mer de l'île de Macquarie

(équipées de balises jusqu'à quatre années consécutives) ont mis en évidence que ces femelles utilisent les mêmes zones d'alimentation d'une année sur l'autre (Bradshaw et al., 2004), et cela indépendamment des variations interannuelles de succès de pêche. Une seconde étude, basée sur l'analyse des stries dentaires de mâles éléphants de mer de l'archipel de Kerguelen, a mis en évidence une relation entre les valeurs isotopiques en  $\delta^{13}\text{C}$  et l'âge des individus (Authier et al., 2012a). La variabilité des valeurs en  $\delta^{13}\text{C}$  était plus importante au cours de la vie juvénile, mettant en évidence un comportement exploratoire et l'utilisation d'habitats variés, tandis que les mâles devenaient fidèles à une zone d'alimentation à partir d'un âge compris entre deux et six ans. De plus, plus tôt un individu devient fidèle à un habitat de pêche, meilleure est son espérance de vie. Enfin, il a été mis en évidence que les femelles éléphants de mer de l'île Marion présentent une fidélité à leur zone d'alimentation sur une durée allant jusqu'à sept ans, et cela aussi bien en terme de distribution en mer que de comportement de plongée (McIntyre et al., 2017). Comme évoqué précédemment, nous sommes donc confiants quant au fait que la comparaison interannuelle du comportement de plongée des éléphants de mer puisse être réalisée sur notre jeu de données, étant donné que la variabilité interannuelle du comportement d'un même individu semble être limitée.

Cependant, il pourrait être intéressant d'équiper des individus au cours de trajets post-mue et post-reproducteur successifs, afin de couvrir la totalité du cycle annuel des éléphants de mer dans le cadre de suivis satellitaires. Il est en effet envisageable que l'ampleur de changements environnementaux, notamment relatifs à la production primaire, varie en fonction de la période de l'année considérée, et déclenchent une variabilité comportementale intra-annuelle de la part des éléphants de mer. L'étude des valeurs isotopiques sanguines de femelles éléphants de mer de l'archipel de Kerguelen a cependant démontré que le meilleur prédicteur de la valeur en  $\delta^{13}\text{C}$  au retour d'un voyage alimentaire était la valeur isotopique au départ de ce trajet en mer (Authier, 2011). Cette étude suggère donc que les éléphants de mer sont fidèles à leur habitat de pêche au cours de voyages alimentaires successifs, et donc au cours de leur cycle annuel. Nous soulignons néanmoins la nécessité de poursuivre ce suivi sur le long terme. Si des modifications environnementales ( $\delta^{13}\text{C}$ ) sont détectées au cours de la dernière décennie (chapitre 1), et que la condition corporelle des éléphants de mer est impactée de façon interannuelle et en fonction de leurs habitats (chapitre 2), il est fort probable que certains écosystèmes de l'océan Austral soient en train de connaître de profondes modifications de leur structure et/ou de leur fonctionnement. À titre d'exemple, des modifications du niveau trophique et de l'habitat de cinq espèces de céphalopodes de l'océan

Austral ont été mises en évidence sur la période 1976-2016 en lien avec deux indices climatiques (SAM et Southern Oscillation Index ; Abreu et al., 2020). Par ailleurs, une étude menée au cours de trois années sur des otaries à fourrure antarctique (*Arctocephalus gazella*) de l'archipel de Kerguelen a révélé l'existence de différences interannuelles dans la composition du régime alimentaire de ces prédateurs, ainsi qu'une variabilité de l'apport énergétique pour une biomasse équivalente de proies consommées (Lea et al., 2002). Une récente étude a également mis en évidence l'influence des conditions environnementales sur l'activité et le succès d'alimentation d'otaries à fourrure (*Arctocephalus pusillus doriferus*) de la côte sud-est de l'Australie au cours de la période 1998-2019 (Speakman et al., 2020).

Cependant, le comportement de plongée et de recherche alimentaire des éléphants de mer ne semble pas varier d'une année sur l'autre. Ces résultats peuvent être interprétés de différentes façons. Premièrement, il est possible que les éléphants de mer présentent une faible « plasticité » comportementale et privilégient la fidélité à leur zone d'alimentation. Cela peut paraître surprenant, mais il semble que la fidélité à une zone d'alimentation sur le long terme confère un avantage énergétique global à l'échelle de la vie d'un individu, malgré le fait que son comportement puisse sembler non-optimal au cours d'une période donnée (McIntyre et al., 2017). Un important degré de fidélité aux zones d'alimentation a également été montré chez une multitude d'espèces telles que le lion de mer australien (*Neophoca cinerea* ; Lowther et al., 2011), le renne (*Rangifer tarandus caribou* ; Faille et al., 2010), la grive à joues grises (*Catharus minimus* ; Ungvari-Martin et al., 2016), une espèce de rouget hawaïen (*Parupeneus porphyreus* ; Meyer et al., 2000), ou encore la tortue caouanne (*Caretta caretta* ; Schofield et al., 2010). Une seconde explication serait que la série temporelle sur laquelle repose cette étude n'est pas suffisamment longue (ou le nombre d'individus échantillonnés trop faible) pour détecter des variations interannuelles du comportement des éléphants de mer. En effet, bien que nous ne connaissions pas la tolérance/plasticité d'un individu donné, il semble que la niche écologique des éléphants de mer à l'échelle de l'espèce soit relativement large. Ainsi, les éléphants de mer issus d'une même population, qui effectuent des trajets de plusieurs milliers de kilomètres (Biuw et al., 2007; Hindell et McMahon, 2000; McConnell et al., 1992) et aux capacités de plongée exceptionnelles (Hindell et al., 1992), utilisent des habitats de pêche extrêmement variés au sein d'une zone géographique très étendue. Il est donc probable que d'autres espèces plus spécialistes, et donc aux niches écologiques beaucoup plus restreintes, soient davantage menacées par des changements environnementaux. Cela a notamment été mis en évidence en Arctique (Laidre et al., 2008)

chez le phoque à capuchon (*Cystophora cristata*), l'ours polaire (*Ursus maritimus*), et le narval (*Monodon monoceros*), qui dépendent directement de la glace de mer pour leurs activités d'alimentation et/ou de reproduction. Dans l'océan Austral, des espèces de prédateurs marins susceptibles d'être davantage impactées que les éléphants de mer par des changements environnementaux pourraient être le manchot Adélie (*Pygoscelis adeliae*) en raison de sa dépendance à la glace de mer et de ses capacités de plongées plus réduites (Cimino et al., 2016), ou encore les otaries à fourrure antarctique (*Arctocephalus gazella*), dont l'élevage du jeune pendant plusieurs mois oblige ces prédateurs à site central à chasser dans un rayon de quelques centaines de kilomètres autour de la colonie (Forcada et Hoffman, 2014). Enfin, un dernier point qu'il convient de soulever est que malgré le fait que les résultats présentés tiennent compte des différentes masses d'eau de l'océan Austral, il semblerait pertinent de réitérer ces mêmes analyses en séparant les individus au regard de leurs stratégies alimentaires. En effet, le chapitre 1 a rappelé l'existence de deux principaux habitats d'alimentation localisés dans les zones antarctique et subantarctique, et impactant le succès reproducteur, tandis que le chapitre 2 a mis en évidence un succès alimentaire différencié entre les zones situées de part et d'autre du plateau de Kerguelen, avec un gain de masse plus rapide à l'ouest de l'archipel qu'à l'est du plateau de Kerguelen. Enfin, le chapitre 3 illustre l'importance de la colonie d'étude, qui semble conditionner l'habitat d'alimentation.

### **3. Coexistence de stratégies alimentaires : mécanismes et implications**

L'analyse conjointe de différents jeux de données relatifs au comportement alimentaire, et/ou la mise en place d'analyses statistiques sophistiquées et adaptées, peuvent permettre l'identification de différentes stratégies alimentaires au sein d'une même population. La coexistence de différentes stratégies alimentaires au sein d'une même population a été mise en évidence chez des espèces au sein de nombreux taxons tels que les oiseaux marins (Ceia and Ramos, 2015), les tortues marines (Hawkes et al., 2006; Reich et al., 2010), les pinnipèdes (Arthur et al., 2016; Jeanniard du Dot et al., 2018), ou encore les céphalopodes (Lorrain et al., 2011). Ces stratégies sont susceptibles d'impacter de façon différente la dynamique de population (Hindell et al., 2017).

Dans le chapitre 1, l'étude de la distribution latitudinale moyenne des femelles au cours des quatre derniers mois de leurs trajets alimentaires post-mue, ainsi que de la distribution bimodale des valeurs isotopiques en carbone ( $\delta^{13}\text{C}$  ; distribution révélée grâce à la

mise en place d'un modèle de mélange intégrant la tendance interannuelle de  $-0,09\%$ ) a permis de mettre en évidence l'existence de deux habitats d'alimentation majeurs chez les femelles éléphants de mer de l'archipel de Kerguelen. Ces femelles s'alimentent respectivement dans l'océan ouvert de la zone subantarctique, ou dans les eaux antarctiques. L'existence de ces deux grandes zones d'alimentation avait déjà été mise en évidence par la télémétrie chez les femelles éléphants de mer de l'archipel de Kerguelen (Bailleul et al., 2010a, 2007; Hindell et al., 2003) ainsi que de la population de Macquarie (Hindell et al., 2016).

L'importance relative de ces deux stratégies reste toutefois à déterminer. En effet, les résultats relatifs aux valeurs des isotopes stables du carbone suggèrent que les deux stratégies alimentaires sont représentées de façon équilibrée au sein de la population (chapitre 1, ESM3 pp68-69). Au contraire, un rapide coup d'œil à la cartographie des trajets post-mue de l'ensemble des femelles équipées de balises depuis 2004 suggère que la stratégie subantarctique est largement dominante (chapitre 1, figure 1, p54). La tendance inverse a été observée au sein de la population d'éléphants de mer de l'île Macquarie, au sein de laquelle 40% des femelles semblent s'alimenter en zone subantarctique, contre 60% en zone antarctique (Hindell et al., 2017). Ces conclusions, qui divergent au sein même de la population de Kerguelen en fonction du jeu de données considéré, peuvent s'expliquer par la taille et la nature des jeux de données utilisés, ainsi que par les méthodes statistiques appliquées. En effet, les données de télémétrie ont permis d'identifier les deux stratégies alimentaires en visualisant la distribution latitudinale des femelles (densité de localisations de plongées). Bien que fournissant une première indication pertinente, cette méthode n'est certainement pas la plus adéquate car chaque individu n'effectuera pas le même nombre de plongées, et n'aura donc pas la même importance relative au sein de l'analyse. Il serait donc intéressant de renouveler l'analyse en interpolant les localisations à un pas de temps régulier (Jonsen et al., 2005), ce qui permettrait d'affiner la distribution latitudinale. De plus, le nombre d'individus équipés de balises reste relativement restreint, et il est impossible d'affirmer que l'échantillon d'individus étudiés est bien représentatif de la population.

Le nombre d'individus équipés de balises revêt un caractère à la fois éthique, logistique, et économique, mais conditionne également la puissance statistique et les inférences qu'il est possible de réaliser pour une taille d'échantillonnage donnée (Sequeira et al., 2019b). Ainsi, une méta-analyse a mis en évidence qu'un échantillon de moins de 10 individus est généralement suffisant pour identifier des différences de la distribution, de



l'utilisation d'habitat, ou encore du comportement d'individus (Sequeira et al., 2019b). À titre d'exemple, une étude menée sur neuf otaries des Galápagos *Zalophus wollebaeki* a permis d'identifier trois stratégies d'approvisionnement en fonction de leur distribution verticale (épi-pélagique, méso-pélagique et benthique ; Villegas-Amtmann et al., 2008). Si un échantillon de 10 individus permet une bonne estimation de la variabilité interindividuelle, un échantillon compris entre 10 et 100 individus semble le mieux adapté afin de déterminer les comportements les plus représentés au sein de la population, notamment pour quantifier l'utilisation d'habitat et déterminer les zones d'importance écologique (Sequeira et al., 2019b). Ainsi, si le jeu de données de bio-logging global analysé dans le cadre de cette thèse (*i.e.* toutes années confondues), relatif aux femelles éléphants de mer de l'archipel de Kerguelen, semble idéal pour caractériser le « comportement moyen » des individus de la population, les sous-échantillons annuels sont (en particulier au cours des premières années d'étude, correspondant à la mise en place du suivi) insuffisants pour déterminer l'importance relative de différentes stratégies alimentaires. Les données d'isotopie sont quant à elles obtenues pour un nombre d'individus bien plus conséquent, et permettent donc d'estimer l'importance relative des différentes stratégies alimentaires avec davantage de confiance. Les dosages d'isotopes stables caractérisent cependant les stratégies alimentaires de façon moins précise, en raison notamment de la dilution de la signature isotopique des individus au cours de leur trajet retour vers la colonie (Chaigne et al., 2012), ainsi qu'à la coexistence de trois gradients environnementaux en  $\delta^{13}\text{C}$  au sein de l'océan Austral (latitudinal, Cherel et Hobson, 2007 ; benthique-pélagique, France, 1995 ; et côte-large, France, 1995).

Pour chacun des jeux de données, la détermination de seuils afin de distinguer les deux stratégies alimentaires est subjective, puisque ces seuils correspondent à une valeur isotopique ou à une limite latitudinale. En effet, (*i*) il existe très probablement un gradient de stratégies alimentaires plutôt que deux stratégies totalement distinctes (voir ESM 3 du chapitre 1, pp68-69), (*ii*) les tailles d'échantillons sont différentes au sein des deux jeux de données, et (*iii*) il est important de garder à l'esprit que les individus étudiés ne sont pas nécessairement représentatifs de la population dans sa globalité. Comme énoncé par Werner Heisenberg en 1958 : « ce que nous observons n'est pas la nature elle-même, mais la nature exposé à notre méthode d'investigation ». Bien que le choix des seuils puisse probablement être affiné, nous avons tenté de nous affranchir de toute subjectivité en déterminant, pour les données de trajets, la limite latitudinale au moyen d'une analyse statistique, et pour les données d'isotopes, en implémentant des priors non-informatifs au sein de nos modèles de mélanges.

Afin de caractériser les stratégies alimentaires des éléphants de mer de façon plus précise, des dosages isotopiques pourraient être réalisés simultanément sur des matrices possédant des durées d'intégration différents (*e.g.* sang et biopsies). De façon encore plus précise, ces analyses pourraient être conduites sur des tissus archives (*e.g.* vibrisses, dents), qui permettent de retracer l'évolution des valeurs isotopiques au cours de la vie d'un individu. Il serait également envisageable de recourir à des balises permettant la réalisation de prélèvements sanguins lors des séjours en mer (Takei et al., 2016), afin d'obtenir des prélèvements biologiques au cours de périodes prédéfinies pour permettre ensuite une meilleure qualification relative et complémentarité des données issues de suivis isotopiques et télémétriques.

Quoi qu'il en soit, l'analyse longitudinale des dosages isotopiques a permis de mettre en évidence qu'au sein de la population échantillonnée (~100 individus par an, soit 1684 entre 2006 et 2018), la proportion de femelles s'alimentant dans chacune des deux zones (*i.e.* antarctique *versus* subantarctique) est restée stable au cours de la période d'étude. Ce résultat suggère que les habitats antarctique et subantarctique fournissent à l'heure actuelle les conditions nécessaires à l'activité d'alimentation des femelles éléphants de mer. Chez les mâles éléphants de mer de cette même population, il a été montré que la proportion d'individus utilisant l'une ou l'autre des stratégies évolue en fonction de l'âge des individus (Authier et al., 2012a; Chaigne et al., 2012), et que les mâles devenant fidèles à un habitat d'alimentation tôt dans leur existence présentent une meilleure survie (Authier et al., 2012a). De plus amples investigations, menées sur de plus longues séries temporelles ou intégrant des données issues de suivis de capture-marquage-recapture (CMR), sont toutefois nécessaires afin de déterminer si l'utilisation privilégiée d'une stratégie alimentaire par rapport à l'autre engendre une survie différenciée chez les femelles éléphants de mer.

Le chapitre 3 a permis de mettre en évidence une structuration des stratégies alimentaires au sein de la population d'éléphants de mer de l'archipel de Kerguelen, et plus particulièrement entre deux colonies localisées sur le site de Rivière du Nord, au nord-ouest de la péninsule Courbet, et de Pointe Morne, situé au sud-est de cette péninsule (Figure 22, p45). Les femelles équipées de balises sur le premier site d'étude se sont dirigées vers le nord-ouest afin de réaliser leur trajet alimentaire post-reproducteur, tandis que celles équipées au sud-est de la péninsule se sont dirigées à l'est ou au sud-est de l'archipel de Kerguelen (Figure 42). Cela suggère que les femelles se reproduisant sur ces deux sites exploitent des habitats différents. Les causes d'un tel comportement sont inconnues, mais nous supposons que cela

est dû au fait que les jeunes éléphants de mer apprennent seuls à se nourrir suite au sevrage (Cox et al., 2020; Orgeret et al., 2019b). L'exploration de leur environnement suite au départ de la colonie pourrait être impactée localement par des facteurs tels que (i) l'orientation de la plage (voir Robson et al., 2004 pour un exemple chez les otaries à fourrure du Nord *Callorhinus ursinus*), (ii) le vent (qui influence la direction de vol au départ de la colonie chez les fous de Bassan *Morus bassanus*, Waggitt et al., 2014, ainsi que la dérive des juvéniles éléphants de mer, Lenghart and Bester, 1982), ou encore (iii) la courantologie (Grémillet et al., 2004; Lenghart and Bester, 1982; McConnell et al., 2002). Les individus deviendraient ensuite fidèles à une zone d'alimentation en fonction des conditions biotiques et abiotiques rencontrées au cours de leurs premiers trajets en mer (Authier et al., 2012a). Il est également possible que les femelles issues de ces deux colonies utilisent des habitats différents afin de réduire la compétition intra-spécifique, comme cela a déjà été supposé chez les otaries à fourrure du Nord (Robson et al., 2004) ou chez deux espèces de pétrels géants *Macronectes* spp. (Reisinger et al., 2020). Quelles soient les causes de cette variabilité interindividuelle, elle n'est pas sans conséquences puisque le chapitre 3 a également mis en évidence que la condition corporelle (rapport de la masse au sevrage sur la longueur totale) des jeunes éléphants de mer est meilleure sur le site de Rivière du Nord qu'à Pointe Morne. La mise en place d'un suivi interannuel sur les deux sites serait toutefois nécessaire afin de confirmer ce résultat, et d'en étudier les déterminismes comportementaux et/ou environnementaux.

La réalisation de dosages isotopiques sur des biopsies a permis de déterminer que les mâles se reproduisant au sein de deux colonies (Morne et Rivière du Nord) de l'archipel de Kerguelen se nourrissent probablement à des niveaux trophiques similaires, et possèdent comme les femelles deux habitats d'alimentation majeurs, situés respectivement dans les eaux antarctiques et subantarctiques (chapitre 3). Ils se nourrissent plus précisément au niveau du plateau de Kerguelen-Heard et du plateau périanarctique (Bailleul et al., 2010a ; Martin et al., 2011). Les analyses ont permis de mettre en évidence que la plus grande proportion des mâles échantillonnés à Rivière du Nord s'alimente en zone subantarctique, tandis que la plupart des mâles échantillonnés à Morne se nourrissent dans les eaux antarctiques. Ces résultats révèlent donc une structuration spatiale des stratégies alimentaires, qui varie entre différentes colonies d'éléphants de mer de l'archipel de Kerguelen. Il serait intéressant de déterminer l'importance relative du hasard, et celle de la génétique et des différents traits d'histoire de vie des individus, dans la détermination des stratégies d'alimentation individuelles. Une récente étude

a notamment mis en évidence une structuration spatiale à fine échelle (en comparant la partie nord et la partie sud de la péninsule Valdés), entre structure génétique de colonies et valeurs des isotopes stables du carbone et de l'azote, chez les femelles otaries de Patagonie *Otaria flavescens* (Grandi et al., 2020). Afin de déterminer l'existence ou l'absence d'un lien entre génétique et stratégies alimentaires, un génotypage des biopsies de mâles éléphants de mer, sur lesquelles ont été réalisés les dosages d'isotopes stables du carbone et de l'azote analysés dans le cadre de cette thèse, est actuellement en cours.

#### **4. De l'activité d'alimentation au succès reproducteur**

La caractérisation des stratégies individuelles au sein d'une population contribue à la compréhension de l'écologie et de la dynamique de cette population (Hertel et al., 2020). C'est également une étape indispensable à l'anticipation de l'impact de changements environnementaux sur une population, ainsi qu'à la mise en place de mesures de conservation et de gestion adaptées (Hindell et al., 2020). Un des résultats majeurs de cette thèse est la mise en évidence de l'influence de l'habitat d'alimentation des femelles sur la masse au sevrage de leurs jeunes (chapitre 1). En effet, au cours de la période 2006-2018, les petits nés de femelles s'étant alimentés dans la zone subantarctique étaient en moyenne 5,8 kg plus lourds que leurs congénères au moment du sevrage. Ce phénomène pourrait avoir des répercussions importantes sur la population d'éléphants de mer de l'archipel de Kerguelen, mais l'analyse d'une plus longue série temporelle est nécessaire afin de déterminer si la tendance détectée persiste. En effet, des résultats contradictoires avaient été obtenus au cours d'une étude couvrant la période 2006-2009 (Authier et al., 2012b), mais il est à noter qu'au-delà des différentes périodes d'étude considérées, les modèles de mélange de l'étude citée ont été réalisés sur la masse au sevrage des jeunes, tandis que le modèle de mélange élaboré dans les présents travaux a été appliqué aux valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$ . De plus, c'est le succès reproducteur d'une femelle à l'échelle de son existence (« lifetime reproductive success »), et donc l'ensemble de ses événements de reproduction, qui déterminera la persistance d'une stratégie au sein de la population.

La masse au sevrage est susceptible d'impacter la dynamique de population, au travers du recrutement au sein de la population reproductrice, vers l'âge de quatre ans (Clausius et al., 2017a; McMahon et al., 2017). Cependant, 40 à 60% des jeunes meurent au cours de leur premier voyage en mer (Cox et al., 2020), et plus que la masse au sevrage, la survie individuelle (McMahon et al., 2000b) est un facteur clé impactant le recrutement des

individus au sein de la population reproductrice (Oosthuizen et al., 2015 ; Pistorius et al., 2004). Il pourrait donc être pertinent d'étudier le lien entre la masse au sevrage des jeunes et la tendance de population, et ce avec un décalage de quelques années (van den Hoff et al., 2014). De telles études nécessitent l'existence de séries temporelles conséquentes, et reposent généralement sur des études de CMR, comme cela a notamment été réalisé au sein de la population d'éléphants de mer de l'île de Macquarie (Clausius et al., 2017a ; McMahon et al., 2017) ou de l'île Marion (Pistorius et al., 2011). Les études de CMR ne sont pas réalisées sur l'archipel de Kerguelen, en raison de la superficie et de la configuration de l'île, ainsi que de la taille conséquente de la population d'éléphants de mer, qui rendent quasiment impossible la recapture d'un individu d'une année sur l'autre, et ne permettent donc pas l'étude de paramètres tels que la survie ou le succès reproducteur à l'échelle de la vie d'un individu.

Une étude réalisée chez 63 femelles éléphants de mer de la population de Macquarie, couplant des données de télémétrie avec des dosages d'acides gras dans des biopsies de lard, a permis de mettre en évidence une différence de la composition du régime alimentaire en fonction de la zone d'alimentation (Bradshaw et al., 2003). De plus, une thèse ayant notamment étudié la dépense énergétique moyenne de femelles éléphants de mer de l'archipel de Kerguelen en période post-mue, entre 2004 et 2015, a mis en évidence que la dépense énergétique moyenne varie en fonction des années (Jouma'a, 2016, chapitre 5). Les auteurs ont suggéré que cette différence interannuelle était probablement liée au succès alimentaire, lui-même dépendant de la disponibilité et de l'accessibilité des proies. Ils ont également mis en évidence une structuration spatiale de la dépense énergétique en fonction de la zone d'alimentation ; les animaux se rendant en Antarctique ayant une dépense énergétique journalière moyenne supérieure ( $108,6 \pm 52,1 \text{ kJ.kg}^{-1}.\text{jour}^{-1}$ ) aux individus se nourrissant en zone subantarctique ( $71,73 \pm 13,7 \text{ kJ.kg}^{-1}.\text{jour}^{-1}$ ). Ils estiment que cette variation pourrait s'expliquer par une différence de la qualité et/ou de la disponibilité des proies, qui procureraient un bénéfice (gains énergétiques supérieurs) autour du continent Antarctique, par comparaison à l'océan ouvert de la zone subantarctique. De la même façon, une co-variation positive a été mise en évidence entre les dépenses énergétiques liées au comportement de recherche alimentaire et les gains liés à la consommation des proies chez les otaries à fourrure (Jeanniard du Dot et al., 2017b). Cette hypothèse a également été évoquée dans une étude se basant sur des dosages isotopiques ainsi que la masse au sevrage de jeunes éléphants de mer, réalisée au cours de quatre années sur l'archipel de Kerguelen (Authier et al., 2012b). La dépense énergétique journalière plus élevée observée chez les femelles s'alimentant en zone

antarctique pourrait expliquer la masse au sevrage globalement plus faible observée chez leurs petits (-5.8 kg en moyenne, sur la période 2006-2018), par comparaison avec la stratégie subantarctique.

La seconde hypothèse pouvant expliquer les différences de dépenses énergétiques observées entre les individus utilisant l'une ou l'autre des zones d'alimentation serait que le comportement de plongée associé à l'habitat subantarctique, dominé par des structures de courantologie à sous-méso-échelle (*e.g.* fronts, tourbillons), serait moins coûteux en énergie. Ceci a déjà été évoqué dans une précédente étude, qui a mis en évidence l'existence d'un comportement « quasi-planctonique » d'un éléphant de mer de l'archipel de Kerguelen. Celui-ci se laissait dériver passivement avec les courants en limitant ses déplacements horizontaux, devenant lagrangien, et plongeant de manière répétitive dans ces zones productives (Della Penna et al., 2015).

Afin de mieux comprendre le lien entre stratégies d'alimentation et succès reproducteur, et de poursuivre les travaux des chapitres 1 et 2, il serait intéressant de comparer le comportement de plongée et de recherche alimentaire, ainsi que la condition corporelle associée, des femelles éléphants de mer en fonction des habitats d'alimentation antarctique et subantarctique. En outre, il semble important de poursuivre ce suivi sur le long terme, afin d'intégrer davantage de variabilité, tant individuelle qu'environnementale, dans le but de viser à une meilleure compréhension de l'impact des changements environnementaux sur la population d'éléphants de mer de l'archipel de Kerguelen.

## **5. Les stratégies alimentaires, à l'origine de différentes tendances populationnelles ?**

Les résultats obtenus, ainsi que les études mentionnées, soulignent l'intérêt de perpétuer un suivi à long terme de la population d'éléphants de mer au sein d'un unique site d'étude. Ils illustrent également la difficulté de généraliser un résultat, relatif à quelques individus, à toute une population. Il est en effet aisé d'imaginer que les individus utilisant l'une ou l'autre des stratégies ne vont pas réagir de la même façon aux changements environnementaux, et donc impacter de manière différente la population globale (Hindell et al., 2016). Déterminer l'impact du changement climatique sur une population dont les individus présentent une vaste diversité comportementale reste donc une question épineuse. Par contre, si des effets sont détectés pour l'ensemble des composantes d'une telle population,

cela suggère que les changements en cours sont de très grande ampleur ou opèrent à très grande échelle, comme le suggère par exemple l'évolution des valeurs en  $\delta^{13}\text{C}$  sur la période 2006-2018 (chapitre 1).

En plus de mettre en évidence une différence significative de la masse au sevrage des jeunes éléphants de mer en fonction de la zone d'alimentation de leur mère (les femelles se nourrissant en zone subantarctique sèvent un jeune en moyenne 5,8 kg plus lourd que les femelles chassant en zone antarctique), ce travail de thèse a révélé que seule la masse au sevrage des jeunes dont la mère s'est nourrie en zone subantarctique se dégrade au cours du temps (-11,7 kg en 13 ans ; chapitre 1). Ceci pourrait s'expliquer par une dégradation de la condition des femelles se nourrissant dans l'habitat subantarctique (par comparaison à l'habitat antarctique), comme cela a été mis en évidence dans le chapitre 2, où les ressources deviendraient moins prédictibles. A l'inverse, et de manière moins intuitive, la diminution de la masse au sevrage des jeunes, observée uniquement en zone subantarctique, pourrait s'expliquer par une augmentation de la productivité de cette zone (hypothèse formulée dans le chapitre 1). En effet, une diminution de la masse au sevrage pourrait être observée dans des populations en forte croissance, au sein desquelles les individus se reproduiraient à un plus jeune âge, et posséderaient donc une taille et une corpulence associée réduites (Arnbom et al., 1997). Un certain nombre de facteurs confondants existent, tels que la taille et le nombre de femelles présentes sur les plages, ou encore la taille des harems (voir Clausius et al., 2017a pour un exemple sur l'île Macquarie, et Oosthuizen et al., 2015 pour des études menées sur les éléphants de mer de l'île Marion). Le lien entre masse au sevrage des jeunes et tendance démographique a été démontré à de nombreuses reprises chez les éléphants de mer (Burton et al., 1997 ; Clausius et al., 2017a ; Oosthuizen et al., 2015). Les taux vitaux ayant un impact majeur sur la valeur sélective des individus sont par ordre d'importance la survie juvénile, la survie adulte, et la fécondité des adultes (McMahon et al., 2005b). L'ensemble de ces informations illustre l'importance de la prise en compte de variables phénotypiques, démographiques, et/ou écologiques supplémentaires lors de l'étude à moyen terme du succès alimentaire et reproducteur d'une espèce sauvage dans son milieu naturel. Comme pour souligner ces propos, une étude récemment publiée a mis en évidence que le statut reproducteur des mâles serait déterminé par leurs traits phénotypiques dès leur plus jeune âge (Lloyd et al., 2020). En outre, la population d'éléphants de mer de l'archipel de Kerguelen est désormais en augmentation (Joris Laborie, communication personnelle), ce qui soulève la

question des conséquences potentielles d'une compétition intra-spécifique accrue, et de l'expression de processus de densité dépendance (Arnbom et al., 1997 ; Lloyd et al., 2020).

En raison de la structuration des stratégies alimentaires entre deux colonies d'éléphants de mer de l'archipel de Kerguelen (chapitre 3), il serait intéressant de suivre le succès reproducteur simultanément sur les deux sites d'étude, mais également d'effectuer des comparaisons dans le cadre d'un suivi démographique à plus long terme. Nous avons de ce fait souhaité comparer les tendances démographiques de ces deux colonies, mais il n'existe à ce jour pas suffisamment de données pour permettre une comparaison entre les deux sites (des comptages sont réalisés pour l'Est de la péninsule Courbet depuis 1956, mais il n'existe aucune donnée de comptages antérieure à 2011 pour le site de Rivière du Nord, pour lequel seules quatre années de données sont disponibles). La mise en place d'un suivi comparatif sur le terrain, ou le dénombrement des individus à partir d'archives d'images satellites pour le site de Rivière du Nord, pourrait permettre une comparaison des tendances des deux colonies, et une meilleure caractérisation de l'importance relative des deux stratégies au sein de la population globale.

La question, complexe, de l'importance relative de deux stratégies alimentaires a déjà été évoquée pour la population d'éléphants de mer de l'archipel de Macquarie (Hindell et al., 2017), et nous sommes conscients qu'il faut rester prudent concernant l'extrapolation des données de succès alimentaire et reproducteur individuels à la dynamique globale de population (Hertel et al., 2020). Il est cependant attrayant de tenter de lier ces deux paramètres, et quelques éléments de réponse peuvent peut-être être obtenus en comparant les tendances de différentes populations d'éléphants de mer à l'échelle de l'océan Austral. En effet, la quasi-totalité des populations d'éléphants de mer des secteurs Indien et Pacifique de l'océan Austral a subi un large déclin entre les années 1950 et 1990 (voir McMahon et al., 2005, et les références qui y sont mentionnées). À l'époque de cette étude, les estimations de population semblaient s'améliorer de manière globale, mais des disparités subsistaient : les populations des îles Macquarie et Marion continuaient de décroître, celle de la péninsule Valdés augmentait, tandis que celles de l'île Heard ainsi que de l'île de Kerguelen se stabilisaient. Actuellement, la population de l'archipel de Kerguelen est de nouveau en (légère) augmentation (Joris Laborie, communication personnelle), tandis que la population de l'île Marion augmente rapidement (McMahon et al., 2009), et celle de l'archipel Crozet a doublé sur la période 1995-2019 (Joris Laborie, communication personnelle). Pour les deux dernières îles mentionnées, l'augmentation des populations d'éléphants de mer est



probablement à mettre en lien avec la relaxation du niveau de prédation exercé par les populations d'orques, qui ont diminué de plus de moitié sur la période 1996-2003 en raison des braconniers à la légine australe *Dissostichus eleginoides* (Poncelet et al., 2009 ; Tixier et al., 2017). À l'inverse, parmi les causes potentielles des déclinés qu'ont connu les populations d'éléphants de mer par le passé, la plus probable est celle de changements environnementaux impactant la disponibilité des proies (McMahon et al., 2005a).

Une étude conduite entre 2004 et 2010 à partir de données de télémétrie obtenues pour huit sites de déploiement (les îles Bouvet, Éléphant, Falkland, Kerguelen, Livingston, Marion, Macquarie, ainsi que la Géorgie du Sud) a mis en lien les tendances de ces différentes populations avec les zones d'alimentation en mer des femelles (Hindell et al., 2016). Les auteurs ont mis en évidence que les femelles issues des différentes populations parcouraient des distances variables entre leur site de reproduction et leur aire d'alimentation (les femelles du secteur Pacifique de l'océan Austral parcourant en moyenne une distance deux fois plus importante que celles de la péninsule Antarctique). Les zones de plateau semblent être des habitats de meilleure qualité que les habitats de l'océan ouvert, mais les plateaux sont toutefois utilisés dans des proportions variables en fonction des colonies. De plus, l'étendue de la glace de mer varie au-dessus du plateau périantarctique en fonction de la longitude considérée, et les principaux habitats d'alimentation sont ciblés de manière différenciée par les différentes populations d'éléphants de mer. Les auteurs estiment que la variabilité des tendances populationnelles observées est expliquée par les effets combinés de la distance entre les colonies et les sites d'alimentation, la qualité des habitats d'alimentation, et l'étendue de la glace de mer dans ces zones. Par ailleurs, les résultats du chapitre 2 ont mis en évidence une différence de la condition des femelles éléphants de mer, selon qu'elles se nourrissent à l'est ou à l'ouest du plateau de Kerguelen, tandis qu'aucune différence comportementale ni environnementale n'a pu être détectée. Les femelles attribuées aux groupes d'individus améliorant « rapidement » ou « lentement » leur condition corporelle, se nourrissant à l'ouest et à l'est de l'archipel de Kerguelen respectivement, possédaient une condition corporelle significativement différente au départ de la colonie, ainsi qu'après 100 jours en mer. Une différence du nombre de jours nécessaire afin d'atteindre la flottabilité neutre a également été observée entre les deux groupes. En plus des stratégies alimentaires antarctique et subantarctique classiquement considérées chez cette espèce, le chapitre 2 a donc révélé une variabilité de la disponibilité et/ou de la qualité des proies des éléphants de mer de l'archipel de Kerguelen en fonction de la longitude. Une spatialisation des ressources de

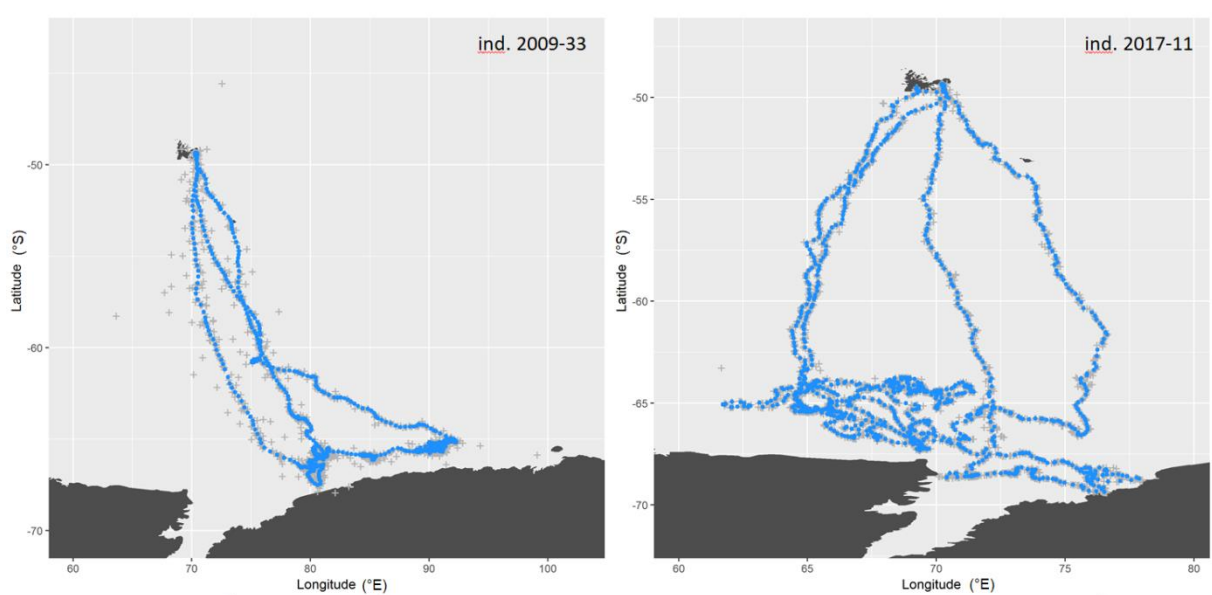
l'océan Austral en fonction de la longitude, et plus précisément des structures de courants, avait déjà été mentionnée à de multiples reprises dans le cadre d'études d'océanographie physique (Cotté et al., 2015 ; d'Ovidio et al., 2013 ; Siegelman et al., 2019).

En outre, des analyses de viabilité de population (McMahon et al., 2005b) ont été réalisées sur deux populations d'éléphants de mer qui étaient à l'époque en diminution, à savoir les populations de l'île Marion et de l'île Macquarie, localisées respectivement dans les secteurs Indien et Pacifique de l'océan Austral. Elles prédisent que la population de Macquarie a peu de chances de disparaître (la durée moyenne d'extinction est estimée à plus de 500 ans), tandis que la population de l'île Marion risque de s'éteindre au cours des 150 années à venir. De plus, une récente étude, réalisée à l'île Gough (secteur Atlantique de l'océan Austral) entre 1973 et 2019, a mis en évidence un déclin de 95% de la population, à un taux annuel de 2,15%, passant de 39 naissances en 1975 à 2 en 2019 (Jones et al., 2020). Les auteurs estiment que cette population, située à la limite nord de son aire de reproduction, devrait s'éteindre au cours des 2 années à venir. Ainsi, la comparaison de l'écologie alimentaire et des trajectoires démographiques de différentes populations d'éléphants de mer, dans le cadre d'une méta-analyse, pourrait potentiellement permettre une meilleure compréhension des processus conditionnant le succès d'alimentation des éléphants de mer de l'archipel de Kerguelen.

## **6. Quelques réflexions supplémentaires en guise de conclusion**

La réalisation d'une thèse implique de faire des choix concernant les questions scientifiques abordées, ainsi que la mise en place d'analyses statistiques spécifiques. Si le présent travail de thèse ne s'est intéressé aux mâles éléphants de mer que dans le seul chapitre 3, la réalisation d'analyses préliminaires (les données de télémétrie des mâles ne sont pas présentées dans le présent manuscrit) a cependant soulevé un certain nombre de questions à leurs sujets. Ainsi, deux individus ont notamment réalisé deux allers-retours entre Kerguelen et l'Antarctique au cours d'une même période post-mue (Figure 51). Un tel comportement illustre une fois de plus l'importance de la variabilité interindividuelle au sein de la population d'éléphants de mer de l'archipel de Kerguelen. Ce comportement questionne sur les mécanismes décisionnels sous-jacents, à savoir dans quelles mesures les conditions océanographiques, biotiques, ou encore le compromis entre les dépenses énergétiques et l'acquisition de ressources vont influencer sur le comportement alimentaire et les déplacements

d'un individu. Afin de mieux appréhender les décisions liées au comportement de recherche alimentaire, il serait également intéressant d'étudier la cinétique de l'amélioration de la condition corporelle des femelles et des mâles éléphants de mer en fonction de leur habitat de pêche et de leurs caractéristiques individuelles (notamment leur taille). En effet, certaines femelles améliorent leur condition corporelle de façon relativement lente et constante, tandis que d'autres vont améliorer très rapidement leur condition corporelle, puis fluctuer entre des phases d'augmentation et de dégradation de cette condition, pour tenter de se stabiliser autour de la flottabilité neutre.



**Figure 51 : Trajets de deux mâles adultes équipés de balises et ayant effectué deux allers-retours jusqu'au continent Antarctique au cours d'un même trajet alimentaire.**

L'archipel de Kerguelen et le continent Antarctique sont représentés en gris foncé. Les « + » de couleur gris clair correspondent aux localisations Argos, tandis que les points bleus correspondent aux trajectoires ré-interpolées à intervalle régulier le long du trajet, d'après la méthode de Jonsen et al., 2005.

Certaines incertitudes demeurent s'agissant de l'interprétation des résultats de cette thèse, qui soulignent que l'on ne peut s'affranchir de la compréhension des phénomènes à fine échelles spatiale et temporelle lors de l'étude de mécanismes à plus large échelle. La compréhension de l'écologie alimentaire d'un prédateur marin à l'échelle interannuelle nécessite une connaissance détaillée du modèle d'étude, ainsi que de l'environnement dans lequel il évolue. Ainsi, dans le cadre de travaux antérieurs, l'influence de nombreux paramètres océanographiques sur le comportement de plongée des éléphants de mer de

l'archipel de Kerguelen a été étudiée ; paramètres parmi lesquels figurent la température des masses d'eau (Guinet et al., 2014 ; Vacquié-Garcia et al., 2015), la courantologie (Della Penna et al., 2015), les caractéristiques de la glace de mer (Labrousse et al., 2015), l'atténuation de la lumière (Guinet et al., 2014 ; Jaud et al., 2012), ou encore la bioluminescence (Vacquié-Garcia et al., 2012). Les structures de courant à sous-méso-échelle (Siegelman et al., 2020) ainsi que la glace de mer (Labrousse et al., 2017b, 2017a, 2015) sont deux variables environnementales capitales qui n'ont pas été prises en compte dans le cadre de cette thèse, et pourraient contribuer à expliquer le succès alimentaire des éléphants de mer à large échelle. La modélisation dynamique et à fine échelle spatio-temporelle de l'habitat de pêche des éléphants de mer, intégrant l'ensemble de ces paramètres océanographiques, est actuellement en cours au laboratoire (thèse de Martin Tournier, CEBC-Sea Mammal Research Unit, 2018-2021). Elle devrait permettre une meilleure compréhension de l'importance des différents paramètres environnementaux, et de leurs interactions, afin de déterminer l'habitat des éléphants de mer de la population de Kerguelen. Une fois ce travail effectué, la réalisation de modèles et simulations intégrant par exemple les prédictions climatiques du Groupe d'Experts Intergouvernemental sur l'Évolution du Climat (GIEC) pourrait permettre de déterminer avec davantage de précision l'impact des changements climatiques à venir sur l'écologie des éléphants de mer, à l'échelle de la population globale, mais également en fonction des différentes stratégies alimentaires.

La connaissance du réseau trophique dans lequel s'intègrent les éléphants de mer est également indispensable afin d'affiner les résultats de cette thèse, ainsi que ceux de nombreuses études antérieures. Cela est notamment illustré par le chapitre 1, dans lequel nous émettons l'hypothèse que la diminution des valeurs en isotopes stables du carbone dans le sang des éléphants de mer, observée au cours de la dernière décennie, serait liée à une augmentation de la production primaire, et/ou à une modification des communautés phytoplanctoniques. Le manque de données récoltées *in situ* ne permet à l'heure actuelle pas de confirmer ou d'infirmer cette hypothèse, et illustre la nécessité d'augmenter l'effort de recherche et d'observation multiplateformes (bio-logging, profileurs biogéochimiques, campagnes océanographiques) sur la production primaire de l'océan Austral. Une méthode d'étude indirecte de ce compartiment biologique pourrait notamment consister en l'étude de la cinétique de la production primaire, ainsi que l'identification des principaux groupes fonctionnels du phytoplancton, au moyen de l'analyse d'images satellites de couleur de l'eau (Alvain et al., 2008, 2005). De tels travaux seront réalisés dans le cadre d'une thèse qui

débutera cette année au laboratoire (Loïc Le Ster, CEBC-Laboratoire Océanographique de Villefranche sur Mer, 2020-2023).

A l'heure actuelle, l'une des principales limites des études sur l'écologie des prédateurs marins dans l'océan Austral est le manque de connaissances sur les niveaux trophiques intermédiaires. Nous entendons par « niveaux trophiques intermédiaires » l'ensemble des organismes dont le niveau trophique se situe entre les organismes phytoplanctoniques et les prédateurs supérieurs ; et dont font partie les proies des éléphants de mer. Cependant, en raison du manque de connaissances sur les facteurs d'enrichissement trophique au sein des chaînes alimentaires de l'océan Austral (Hobson, 1993 ; Hobson et Clark, 1992 ; Kelly, 2000), et puisqu'une tentative a déjà été menée en ce sens (Authier, 2011, section 5.4), nous estimons que l'identification précise des proies des éléphants de mer, et la compréhension de l'écologie de ces proies, pourront être menées au moyen de techniques d'études plus « directes ». Si la plupart des informations disponibles actuellement sur les proies proviennent de rares campagnes océanographiques menées *in situ* (chalutage, Cherel et al., 2020 ; Collins et al., 2008 ; Duhamel et al., 2000, et acoustique active, Collins et al., 2008), et d'études plus nombreuses menées sur leurs prédateurs, de nombreux questionnements persistent. L'utilisation de caméras embarquées a notamment permis l'identification de grandes catégories de proies, permettant parfois même l'identification du genre ou de l'espèce (*e.g.* Knight, 2020 ; McGovern et al., 2019 ; Takahashi et al., 2004 ; Watanabe and Takahashi, 2013 ; Yoshino et al., 2020). Cependant, de tels enregistreurs sont très coûteux en énergie. Plus récemment, le développement de nouvelles balises (thèse de Pauline Goulet, SMRU, 2016-2020), telles que des micro-échosondeurs (*i.e.* microsonars actifs, Goulet et al., 2020, 2019), semble prometteur afin de déterminer la distribution des maillons trophiques intermédiaires (Martin Tournier, communication personnelle), et pour inférer avec davantage de précision le comportement de recherche alimentaire des éléphants de mer à très fine échelle spatiale et temporelle (Mathilde Chevally, communication personnelle). Une compréhension plus globale de la structure et du fonctionnement des écosystèmes de l'océan Austral permettra la détermination plus précise des conséquences éventuelles des changements climatiques sur l'écologie alimentaire et le succès reproducteur de prédateurs marins tels que les éléphants de mer.

Une telle tâche reste ardue malgré les connaissances accumulées sur la population d'éléphants de mer de l'archipel de Kerguelen, ainsi que la multitude de jeux de données disponibles et de méthodes d'analyse associées, et ce en raison d'une part du manque de

connaissances sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes de l'océan Austral (et notamment sur les maillons trophiques intermédiaires), et d'autre part en raison de l'importante variabilité de comportements observée chez les éléphants de mer. L'ensemble des résultats obtenus dans le cadre de cette thèse, couplés à la vaste bibliographie disponible sur les éléphants de mer austraux, confirme que les éléphants de mer pourraient constituer, de par leur écologie alimentaire et leur distribution circumpolaire, de véritables sentinelles de l'océan Austral (Hindell et al., 2016). Cependant, ils se déplacent sur des étendues considérables et utilisent des habitats très variés, et le présent travail de thèse a de plus mis en évidence la très grande variabilité interindividuelle des habitats d'alimentation, au sein d'une population, mais également entre colonies reproductrices. Il est donc complexe de déterminer la plasticité phénotypique, et plus particulièrement l'importance relative des phénomènes de variabilité intra- et interindividuelle, chez les éléphants de mer austraux. De ce fait, cette espèce constitue un bio-indicateur pertinent, mais à l'utilisation complexe, à l'échelle de l'océan Austral (Angus, 1990). Cependant, les éléphants de mer sont des bio-échantillonneurs remarquables (Harcourt et al., 2019), dont la taille permet de les équiper de nouvelles générations de balises aux capteurs innovants, et dont le large domaine vital et la variabilité comportementale individuelle permettent de couvrir une vaste étendue de l'océan Austral. Poursuivre l'étude du couplage entre le comportement de recherche alimentaire et le succès reproducteur des éléphants de mer de l'archipel de Kerguelen, mais également de populations se reproduisant sur d'autres îles subantarctiques, et ce au regard de l'existence des différentes stratégies alimentaires, pourrait certainement apporter des indications pertinentes sur l'évolution des conditions océanographiques pour différents secteurs de l'océan Austral.

Le présent travail de thèse ne permet donc pas de statuer avec certitude sur l'importance relative des différentes stratégies alimentaires présentées par l'espèce dans un contexte de changement climatique, et sur les potentielles conséquences que celles-ci pourraient avoir sur la population globale. En s'intéressant à l'évolution de paramètres comportementaux liés à l'activité d'alimentation, ainsi qu'au succès reproducteur associé, ce travail de thèse contribue cependant à une meilleure compréhension et caractérisation des stratégies alimentaires des éléphants de mer de l'archipel de Kerguelen au cours des quatorze dernières années, et se veut d'apporter les premiers éléments de réponse à ce sujet.

## Bibliographie

- Abecasis, D., Bentes, L., Lino, P.G., Santos, M.N., Erzini, K., 2013. Residency, movements and habitat use of adult white seabream (*Diplodus sargus*) between natural and artificial reefs. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 118, 80–85. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2012.12.014>
- Abrahms, B., Scales, K.L., Hazen, E.L., Bograd, S.J., Schick, R.S., Robinson, P.W., Costa, D.P., 2018. Mesoscale activity facilitates energy gain in a top predator. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 285, 20181101. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.1101>
- Abreu, J., Phillips, R.A., Ceia, F.R., Ireland, L., Paiva, V.H., Xavier, J.C., 2020. Long-term changes in habitat and trophic level of Southern Ocean squid in relation to environmental conditions. *Sci. Rep.* 10, 15215. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-72103-6>
- Akaike, H., 1998. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle, in: Parzen, E., Tanabe, K., Kitagawa, G. (Eds.), *Selected Papers of Hirotugu Akaike*, Springer Series in Statistics. Springer, New York, NY, pp. 199–213. [https://doi.org/10.1007/978-1-4612-1694-0\\_15](https://doi.org/10.1007/978-1-4612-1694-0_15)
- Allen, S., Allen, D., Phoenix, V.R., Roux, G.L., Jiménez, P.D., Simonneau, A., Binet, S., Galop, D., 2019. Atmospheric transport and deposition of microplastics in a remote mountain catchment. *Nat. Geosci.* 12, 339–344. <https://doi.org/10.1038/s41561-019-0335-5>
- Allison, E.H., Bassett, H.R., 2015. Climate change in the oceans: Human impacts and responses. *Science* 350, 778–782. <https://doi.org/10.1126/science.aac8721>
- Alvain, S., Moulin, C., Dandonneau, Y., Bréon, F.M., 2005. Remote sensing of phytoplankton groups in case 1 waters from global SeaWiFS imagery. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* 52, 1989–2004. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2005.06.015>
- Alvain, S., Moulin, C., Dandonneau, Y., Loisel, H., 2008. Seasonal distribution and succession of dominant phytoplankton groups in the global ocean: A satellite view. *Glob. Biogeochem. Cycles* 22. <https://doi.org/10.1029/2007GB003154>
- Angus, T., 1990. Criteria for choosing indicator species for ecological risk assessments at Superfund sites (90-6402). Final report (No. PB-91-204321/XAB). North Carolina Univ., Chapel Hill, NC (United States). Dept. of Environmental Sciences and Engineering.
- Araújo, M.S., Bolnick, D.I., Layman, C.A., 2011. The ecological causes of individual specialisation. *Ecol. Lett.* 14, 948–958. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01662.x>
- Arce, F., Bestley, S., Hindell, M., McMahon, C.R., Wotherspoon, S.J., 2019. A quantitative, hierarchical approach for detecting drift dives and tracking buoyancy changes in southern elephant seals. *Sci. Rep.* <https://doi.org/10.1038/s41598-019-44970-1>
- Arnborn, T., Fedak, M.A., Boyd, I.L., 1997. Factors affecting maternal expenditure in southern elephant seals during lactation. *Ecology* 78, 471–483. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[0471:FAMEIS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[0471:FAMEIS]2.0.CO;2)
- Arrigo, K.R., Dijken, G.L. van, Bushinsky, S., 2008. Primary production in the Southern Ocean, 1997–2006. *J. Geophys. Res. Oceans* 113. <https://doi.org/10.1029/2007JC004551>

- Arthur, B., Hindell, M., Bester, M.N., Oosthuizen, W.C., Wege, M., Lea, M.-A., 2016. South for the winter? Within-dive foraging effort reveals the trade-offs between divergent foraging strategies in a free-ranging predator. *Funct. Ecol.* 30, 1623–1637. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12636>
- Auster, P.J., Friswold, C.A., Youngbluth, M.J., Bailey, T.G., 1992. Aggregations of myctophid fishes with other pelagic fauna. *Aggreg. Myctophid Fishes Pelagic Fauna* 35, 133–139.
- Authier, M., 2011. L'écologie en mer des éléphants de mer austraux au travers des isotopes stables du carbone et de l'azote (These de doctorat). Poitiers.
- Authier, M., Bentaleb, I., Ponchon, A., Martin, C., Guinet, C., 2012a. Foraging fidelity as a recipe for a long life: foraging strategy and longevity in male southern elephant seals. *PLoS ONE* 7, e32026. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0032026>
- Authier, M., Delord, K., Guinet, C., 2011. Population trends of female Elephant Seals breeding on the Courbet Peninsula, îles Kerguelen. *Polar Biol.* 34, 319–328. <https://doi.org/10.1007/s00300-010-0881-1>
- Authier, M., Dragon, A.-C., Richard, P., Cherel, Y., Guinet, C., 2012b. O' mother where wert thou? Maternal strategies in the southern elephant seal: a stable isotope investigation. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 279, 2681–2690. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.0199>
- Badyaev, A.V., 2005. Stress-induced variation in evolution: from behavioural plasticity to genetic assimilation. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 272, 877–886. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.3045>
- Bailleul, F., Authier, M., Ducatez, S., Roquet, F., Charrassin, J.-B., Cherel, Y., Guinet, C., 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, 709–719. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06034.x>
- Bailleul, F., Charrassin, J.-B., Monestiez, P., Roquet, F., Biuw, M., Guinet, C., 2007. Successful foraging zones of southern elephant seals from the Kerguelen Islands in relation to oceanographic conditions. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 362, 2169–2181. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2109>
- Bailleul, F., Cotté, C., Guinet, C., 2010b. Mesoscale eddies as foraging area of a deep-diving predator, the southern elephant seal. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 408, 251–264. <https://doi.org/10.3354/meps08560>
- Barboza, L.G.A., Lopes, C., Oliveira, P., Bessa, F., Otero, V., Henriques, B., Raimundo, J., Caetano, M., Vale, C., Guilhermino, L., 2020. Microplastics in wild fish from North East Atlantic Ocean and its potential for causing neurotoxic effects, lipid oxidative damage, and human health risks associated with ingestion exposure. *Sci. Total Environ.* 717, 134625. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.134625>
- Barbraud, C., Weimerskirch, H., 2003. Climate and density shape population dynamics of a marine top predator. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 270, 2111–2116. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2488>
- Barnhouse, L.W., Glaser, D., Young, J., 2003. Effects of historic PCB exposures on the reproductive success of the Hudson River striped bass population. *Environ. Sci. Technol.* 37, 223–228. <https://doi.org/10.1021/es025876f>
- Barreau, E., Ropert-Coudert, Y., Delord, K., Barbraud, C., Kato-Ropert, A., 2019. Scale matters: sea ice and breeding success of Adélie penguins. *Polar Biol.* 42, 1405–1410. <https://doi.org/10.1007/s00300-019-02531-2>



- Baylis, A.M.M., Page, B., Goldsworthy, S.D., 2008. Colony-specific foraging areas of lactating New Zealand fur seals. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 361, 279–290. <https://doi.org/10.3354/meps07258>
- Beaugrand, G., 2015. *Marine biodiversity, climatic variability and global change*. Routledge, Taylor & Francis Group.
- Beaugrand, G., 2009. Rapid biogeographical plankton shifts in the North Atlantic Ocean. *Glob. Change Biol.* 15, 1790–1803.
- Beaugrand, G., 2005. Monitoring pelagic ecosystems using plankton indicators. *ICES J. Mar. Sci.* 62, 333–338. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2005.01.002>
- Beesley, D., Olejarz, J., Tandon, A., Marshall, J., 2008. A laboratory demonstration of Coriolis effects on wind-driven ocean currents. *Oceanography* 21, 72–76.
- Bergmann, C., 1848. Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Größe.
- Berta, A., Sumich, J.L., Kovacs, K.M., 2005. *Marine mammals: evolutionary biology*. Elsevier.
- Bester, M., Lenghart, P.Y., 1982. Analysis of the southern elephant seal *Mirounga leonina* breeding population at Kerguelen. *South Afr. J. Antarct. Res.* 12, 11–16.
- Bestley, S., van Wijk, E., Rosenberg, M., Eriksen, R., Corney, S., Tattersall, K., Rintoul, S., 2020. Ocean circulation and frontal structure near the southern Kerguelen Plateau: The physical context for the Kerguelen Axis ecosystem study. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr., Ecosystem drivers of food webs on the Kerguelen Axis of the Southern Ocean* 174. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2018.07.013>
- Bidigare, R.R., Fluegge, A., Freeman, K.H., Hanson, K.L., Hayes, J.M., Hollander, D., Jasper, J.P., King, L.L., Laws, E.A., Milder, J., Millero, F.J., Pancost, R., Popp, B.N., Steinberg, P.A., Wakeham, S.G., 1997. Consistent fractionation of  $^{13}\text{C}$  in nature and in the laboratory: Growth-rate effects in some haptophyte algae. *Glob. Biogeochem. Cycles* 11, 279–292. <https://doi.org/10.1029/96GB03939>
- Bison, M., Ibanez, S., Redjadj, C., Boyer, F., Coissac, E., Miquel, C., Rioux, D., Said, S., Maillard, D., Taberlet, P., Yoccoz, N.G., Loison, A., 2015. Upscaling the niche variation hypothesis from the intra- to the inter-specific level. *Oecologia* 179, 835–842. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3390-7>
- Biuw, M., Boehme, L., Guinet, C., Hindell, M., Costa, D., Charrassin, J.-B., Roquet, F., Bailleul, F., Meredith, M., Thorpe, S., Tremblay, Y., McDonald, B., Park, Y.-H., Rintoul, S.R., Bindoff, N., Goebel, M., Crocker, D., Lovell, P., Nicholson, J., Monks, F., Fedak, M.A., 2007. Variations in behavior and condition of a Southern Ocean top predator in relation to in situ oceanographic conditions. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104, 13705–13710. <https://doi.org/10.1073/pnas.0701121104>
- Biuw, M., McConnell, B., Bradshaw, C.J.A., Burton, H., Fedak, M., 2003. Blubber and buoyancy: monitoring the body condition of free-ranging seals using simple dive characteristics. *J. Exp. Biol.* 206, 3405–3423. <https://doi.org/10.1242/jeb.00583>

- Blain, S., Quéguiner, B., Armand, L., Belviso, S., Bombled, B., Bopp, L., Bowie, A., Brunet, C., Brussaard, C., Carlotti, F., Christaki, U., Corbière, A., Durand, I., Ebersbach, F., Fuda, J.-L., Garcia, N., Gerringa, L., Griffiths, B., Guigue, C., Guillerm, C., Jacquet, S., Jeandel, C., Laan, P., Lefèvre, D., Monaco, C.L., Malits, A., Mosseri, J., Obernosterer, I., Park, Y.-H., Picheral, M., Pondaven, P., Remenyi, T., Sandroni, V., Sarthou, G., Savoye, N., Scouarnec, L., Souhaut, M., Thuiller, D., Timmermans, K., Trull, T., Uitz, J., Beek, P. van, Veldhuis, M., Vincent, D., Viollier, E., Vong, L., Wagener, T., 2007. Effect of natural iron fertilization on carbon sequestration in the Southern Ocean. *Nature* 446, 1070–1074. <https://doi.org/10.1038/nature05700>
- Blévin, P., Aars, J., Andersen, M., Blanchet, M.-A., Hanssen, L., Herzke, D., Jeffreys, R.M., Nordøy, E.S., Pinzone, M., de la Vega, C., Routti, H., 2020. Pelagic vs coastal—Key drivers of pollutant levels in Barents Sea polar bears with contrasted space-use strategies. *Environ. Sci. Technol.* 54, 985–995. <https://doi.org/10.1021/acs.est.9b04626>
- Boehlert, G.W., Costa, D.P., Crocker, D.E., Green, P., O'Brien, T., Levitus, S., Le Boeuf, B.J., 2001. Autonomous Pinniped environmental samplers: using instrumented animals as oceanographic data collectors. *J. Atmospheric Ocean. Technol.* 18, 1882–1893. [https://doi.org/10.1175/1520-0426\(2001\)018<1882:APESUI>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0426(2001)018<1882:APESUI>2.0.CO;2)
- Boehme, L., Lovell, P., Biuw, M., Roquet, F., Nicholson, J., Thorpe, S.E., Meredith, M.P., Fedak, M., 2009. Technical note: animal-borne CTD-Satellite Relay Data Loggers for real-time oceanographic data collection. *Ocean Sci.* 5, 685–695. <https://doi.org/10.5194/os-5-685-2009>
- Bograd, S.J., Block, B.A., Costa, D.P., Godley, B.J., 2010. Biologging technologies: new tools for conservation. Introduction. *Endanger. Species Res.* 10, 1–7. <https://doi.org/10.3354/esr00269>
- Bolnick, D.I., Amarasekare, P., Araújo, M.S., Bürger, R., Levine, J.M., Novak, M., Rudolf, V.H.W., Schreiber, S.J., Urban, M.C., Vasseur, D.A., 2011. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends Ecol. Evol.* 26, 183–192. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.01.009>
- Bolnick, D.I., Svanbäck, R., Fordyce, J.A., Yang, L.H., Davis, J.M., Hulsey, C.D., Forister, M.L., McPeck, A.E.M.A., 2003. The Ecology of Individuals: Incidence and Implications of Individual Specialization. *Am. Nat.* 161, 1–28. <https://doi.org/10.1086/343878>
- Bolton, M., Conolly, G., Carroll, M., Wakefield, E.D., Caldow, R., 2019. A review of the occurrence of inter-colony segregation of seabird foraging areas and the implications for marine environmental impact assessment. *Ibis* 161, 241–259. <https://doi.org/10.1111/ibi.12677>
- Bon, R., Campan, R., 1996. Unexplained sexual segregation in polygamous ungulates: a defense of an ontogenetic approach. *Behav. Processes* 38, 131–154. [https://doi.org/10.1016/S0376-6357\(96\)00029-0](https://doi.org/10.1016/S0376-6357(96)00029-0)
- Bonadonna, F., Lea, M.-A., Dehorter, O., Guinet, C., 2001. Foraging ground fidelity and route-choice tactics of a marine predator: the Antarctic fur seal *Arctocephalus gazella*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 223, 287–297. <https://doi.org/10.3354/meps223287>
- Bost, C.A., Cotté, C., Bailleul, F., Cherel, Y., Charrassin, J.B., Guinet, C., Ainley, D.G., Weimerskirch, H., 2009. The importance of oceanographic fronts to marine birds and mammals of the southern oceans. *J. Mar. Syst.*, Special Issue on Observational Studies of Oceanic Fronts 78, 363–376. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2008.11.022>
- Bost, C.A., Cotté, C., Terray, P., Barbraud, C., Bon, C., Delord, K., Gimenez, O., Handrich, Y., Naito, Y., Guinet, C., Weimerskirch, H., 2015. Large-scale climatic anomalies affect marine predator foraging behaviour and demography. *Nat. Commun.* 6, 1–9. <https://doi.org/10.1038/ncomms9220>

- Bowie, A.R., Van Der Merwe, P., Queroue, F., Trull, T., Fourquez, M., Planchon, F., Sarthou, G., Chever, F., Townsend, A.T., Obernosterer, I., Sallee, J.-B., Blain, S., 2015. Iron budgets for three distinct biogeochemical sites around the Kerguelen Archipelago (Southern Ocean) during the natural fertilisation study, KEOPS-2. *Biogeosciences* 12, 4421–4445. <https://doi.org/10.5194/bg-12-4421-2015>
- Boyd, I.L., Staniland, I.J., Martin, A.R., 2002. Distribution of foraging by female Antarctic fur seals. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 242, 285–294. <https://doi.org/10.3354/meps242285>
- Boyd, P.W., Watson, A.J., Law, C.S., Abraham, E.R., Trull, T., Murdoch, R., Bakker, D.C.E., Bowie, A.R., Buesseler, K.O., Chang, H., Charette, M., Croot, P., Downing, K., Frew, R., Gall, M., Hadfield, M., Hall, J., Harvey, M., Jameson, G., LaRoche, J., Liddicoat, M., Ling, R., Maldonado, M.T., McKay, R.M., Nodder, S., Pickmere, S., Pridmore, R., Rintoul, S., Safi, K., Sutton, P., Strzepek, R., Tanneberger, K., Turner, S., Waite, A., Zeldis, J., 2000. A mesoscale phytoplankton bloom in the polar Southern Ocean stimulated by iron fertilization. *Nature* 407, 695–702. <https://doi.org/10.1038/35037500>
- Bradshaw, C.J.A., Hindell, M.A., Best, N.J., Phillips, K.L., Wilson, G., Nichols, P.D., 2003. You are what you eat: describing the foraging ecology of southern elephant seals (*Mirounga leonina*) using blubber fatty acids. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 270, 1283–1292. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2371>
- Bradshaw, C.J.A., Hindell, M.A., Sumner, M.D., Michael, K.J., Hindell, M.A., 2004. Loyalty pays: potential life history consequences of fidelity to marine foraging regions by southern elephant seals. *Anim. Behav.* 68, 1349–1360. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2003.12.013>
- Brown, B.E., 1997. Coral bleaching: causes and consequences. *Coral Reefs* 16, S129–S138. <https://doi.org/10.1007/s003380050249>
- Burg, T.M., Lomax, J., Almond, R., Brooke, M. de L., Amos, W., 2003. Unravelling dispersal patterns in an expanding population of a highly mobile seabird, the northern fulmar (*Fulmarus glacialis*). *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 270, 979–984. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2322>
- Burton, H.R., Arnbom, T., Boyd, I.L., Bester, M., Vergani, D., Wilkinson, I., 1997. Significant differences in weaning mass of southern elephant seals from five sub-Antarctic islands in relation to population declines., in: Battaglia, B., Valencia, J., Walton, D.W.H. (Eds.), *Antarctic Communities: Species, Structure and Survival*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 335–338.
- Calenge, C., 2006. The package “adehabitat” for the R software: A tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecol. Model.* 197, 516–519. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.03.017>
- Camprasse, E.C.M., Cherel, Y., Arnould, J.P.Y., Hoskins, A.J., Bost, C.-A., 2017. Combined bio-logging and stable isotopes reveal individual specialisations in a benthic coastal seabird, the Kerguelen shag. *PLOS ONE* 12, e0172278. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0172278>
- Cao, L., Caldeira, K., Jain, A.K., 2007. Effects of carbon dioxide and climate change on ocean acidification and carbonate mineral saturation. *Geophys. Res. Lett.* 34. <https://doi.org/10.1029/2006GL028605>
- Carpenter, B., Gelman, A., Hoffman, M.D., Lee, D., Goodrich, B., Betancourt, M., Brubaker, M., Guo, J., Li, P., Riddell, A., 2017. Stan: a probabilistic programming language. *J. Stat. Softw.* 76, 1–32. <https://doi.org/10.18637/jss.v076.i01>

- Carpenter-Kling, T., Pistorius, P., Reisinger, R., Cherel, Y., Connan, M., 2020. A critical assessment of marine predator isoscapes within the southern Indian Ocean. *Mov. Ecol.* 8, 29. <https://doi.org/10.1186/s40462-020-00208-8>
- Catul, V., Gauns, M., Karuppasamy, P.K., 2011. A review on mesopelagic fishes belonging to family Myctophidae. *Rev. Fish Biol. Fish.* 3, 339–354. <https://doi.org/10.1007/s11160-010-9176-4>
- Ceia, F.R., Paiva, V.H., Ceia, R.S., Hervías, S., Garthe, S., Marques, J.C., Ramos, J.A., 2015. Spatial foraging segregation by close neighbours in a wide-ranging seabird. *Oecologia* 177, 431–440. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-3109-1>
- Ceia, F.R., Ramos, J.A., 2015. Individual specialization in the foraging and feeding strategies of seabirds: a review. *Mar. Biol.* 162, 1923–1938. <https://doi.org/10.1007/s00227-015-2735-4>
- Chaigne, A., Authier, M., Richard, P., Cherel, Y., Guinet, C., 2012. Shift in foraging ground and diet broadening during ontogeny in southern elephant seals from Kerguelen islands. *Mar. Biol.* 160, 977–986. <https://doi.org/10.1007/s00227-012-2149-5>
- Chaise, L.L., McCafferty, D.J., Krellenstein, A., Gallon, S.L., Paterson, W.D., Théry, M., Ancel, A., Gilbert, C., 2019. Environmental and physiological determinants of huddling behavior of molting female southern elephant seals (*Mirounga leonina*). *Physiol. Behav.* 199, 182–190. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2018.10.016>
- Chapperon, C., Seuront, L., 2011. Space–time variability in environmental thermal properties and snail thermoregulatory behaviour. *Funct. Ecol.* 25, 1040–1050. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2011.01859.x>
- 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. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 370, 239–247. <https://doi.org/10.3354/meps07673>
- Cherel, Y., Hobson, K.A., 2007. Geographical variation in carbon stable isotope signatures of marine predators: a tool to investigate their foraging areas in the Southern Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 329, 281–287. <https://doi.org/10.3354/meps329281>
- Cherel, Y., Romanov, E., Annasawmy, P., Thibault, D., Ménard, F., 2020. Micronektonic fish species over three seamounts in the southwestern Indian Ocean. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 176, 104777. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2020.104777>
- Chouvelon, T., Caurant, F., Cherel, Y., Simon-Bouhet, B., Spitz, J., Bustamante, P., 2014. Species- and size-related patterns in stable isotopes and mercury concentrations in fish help refine marine ecosystem indicators and provide evidence for distinct management units for hake in the Northeast Atlantic. *ICES J. Mar. Sci.* 71, 1073–1087. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fst199>
- Chouvelon T., Richard P., Caurant F., Méndez-Fernandez P., Bustamante P. Cyclohexane as an efficient solvent for lipid extraction before stable isotope analysis that does not affect  $\delta^{15}\text{N}$  values of marine organisms. En préparation.
- Cimino, M.A., Lynch, H.J., Saba, V.S., Oliver, M.J., 2016. Projected asymmetric response of Adélie penguins to Antarctic climate change. *Sci. Rep.* 6, 1–9. <https://doi.org/10.1038/srep28785>
- Clarke, A., Murphy, E.J., Meredith, M.P., King, J.C., Peck, L.S., Barnes, D.K.A., Smith, R.C., 2007. Climate change and the marine ecosystem of the western Antarctic Peninsula. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 362, 149–166. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1958>

- Clausius, E., McMahon, C.R., Harcourt, R., Hindell, M.A., 2017a. Effect of climate variability on weaning mass in a declining population of southern elephant seals *Mirounga leonina*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 568, 249–260. <https://doi.org/10.3354/meps12085>
- Clausius, E., McMahon, C.R., Hindell, M.A., 2017b. Five decades on: Use of historical weaning size data reveals that a decrease in maternal foraging success underpins the long-term decline in population of southern elephant seals (*Mirounga leonina*). *PLOS ONE* 12, e0173427. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0173427>
- Clavero, M., García-Berthou, E., 2005. Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends Ecol. Evol.* 20, 110. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.01.003>
- Coffey, D.M., Holland, K.N., 2015. First autonomous recording of in situ dissolved oxygen from free-ranging fish. *Anim. Biotelemetry* 3, 47. <https://doi.org/10.1186/s40317-015-0088-x>
- Cole, M., Lindeque, P., Fileman, E., Halsband, C., Goodhead, R., Moger, J., Galloway, T.S., 2013. Microplastic ingestion by zooplankton. *Environ. Sci. Technol.* 47, 6646–6655. <https://doi.org/10.1021/es400663f>
- Collins, M.A., Xavier, J.C., Johnston, N.M., North, A.W., Enderlein, P., Tarling, G.A., Waluda, C.M., Hawker, E.J., Cunningham, N.J., 2008. Patterns in the distribution of myctophid fish in the northern Scotia Sea ecosystem. *Polar Biol.* 31, 837–851. <https://doi.org/10.1007/s00300-008-0423-2>
- Comiso, J.C., Parkinson, C.L., Gersten, R., Stock, L., 2008. Accelerated decline in the Arctic sea ice cover. *Geophys. Res. Lett.* 35. <https://doi.org/10.1029/2007GL031972>
- Condy, P.R., 1979. Annual cycle of the southern elephant seal *Mirounga leonina* (Linn.) at Marion Island. *South Afr. J. Zool.* 14, 95–102. <https://doi.org/10.1080/02541858.1979.11447655>
- Constable, A.J., Melbourne-Thomas, J., Corney, S.P., Arrigo, K.R., Barbraud, C., Barnes, D.K.A., Bindoff, N.L., Boyd, P.W., Brandt, A., Costa, D.P., Davidson, A.T., Ducklow, H.W., Emmerson, L., Fukuchi, M., Gutt, J., Hindell, M.A., Hofmann, E.E., Hosie, G.W., Iida, T., Jacob, S., Johnston, N.M., Kawaguchi, S., Kokubun, N., Koubbi, P., Lea, M.-A., Makhado, A., Massom, R.A., Meiners, K., Meredith, M.P., Murphy, E.J., Nicol, S., Reid, K., Richerson, K., Riddle, M.J., Rintoul, S.R., Smith, W.O., Southwell, C., Stark, J.S., Sumner, M., Swadling, K.M., Takahashi, K.T., Trathan, P.N., Welsford, D.C., Weimerskirch, H., Westwood, K.J., Wienecke, B.C., Wolf-Gladrow, D., Wright, S.W., Xavier, J.C., Ziegler, P., 2014. Climate change and Southern Ocean ecosystems I: how changes in physical habitats directly affect marine biota. *Glob. Change Biol.* 20, 3004–3025. <https://doi.org/10.1111/gcb.12623>
- Cotté, C., d'Ovidio, F., Dragon, A.-C., Guinet, C., Lévy, M., 2015. Flexible preference of southern elephant seals for distinct mesoscale features within the Antarctic Circumpolar Current. *Prog. Oceanogr.* 131, 46–58. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2014.11.011>
- Cox, S.L., Authier, M., Orgeret, F., Weimerskirch, H., Guinet, C., 2020. High mortality rates in a juvenile free-ranging marine predator and links to dive and forage ability. *Ecol. Evol.* 10, 410–430. <https://doi.org/10.1002/ece3.5905>
- d'Ovidio, F., Monte, S.D., Penna, A.D., Cotté, C., Guinet, C., 2013. Ecological implications of eddy retention in the open ocean: a Lagrangian approach. *J. Phys. Math. Theor.* 46, 254023. <https://doi.org/10.1088/1751-8113/46/25/254023>
- Dalsgaard, J., St. John, M., Kattner, G., Müller-Navarra, D., Hagen, W., 2003. Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment, in: *Advances in Marine Biology*. Academic Press, pp. 225–340. [https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(03\)46005-7](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(03)46005-7)

- Daneri, G.A., Carlini, A.R., 2002. Fish prey of southern elephant seals, *Mirounga leonina*, at King George Island. *Polar Biol.* 25. <https://doi.org/10.1007/s00300-002-0408-5>
- Darimont, C.T., Paquet, P.C., Reimchen, T.E., 2007. Stable isotopic niche predicts fitness of prey in a wolf–deer system. *Biol. J. Linn. Soc.* 90, 125–137. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2007.00716.x>
- Darwin, C., 1859. On the origin of species by means of natural selection, or, the preservation of favoured races in the struggle for life. J. Murray.
- Daunt, F., Afanasyev, V., Silk, J.R.D., Wanless, S., 2006. Extrinsic and intrinsic determinants of winter foraging and breeding phenology in a temperate seabird. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 59, 381–388. <https://doi.org/10.1007/s00265-005-0061-4>
- Davis, D.E., 1976. Hibernation and circannual rhythms of food consumption in marmots and ground squirrels. *Q. Rev. Biol.* 51, 477–514. <https://doi.org/10.1086/409594>
- De Bruyn, N., Bester, M., Oosthuizen, W.C., Hofmeyr, G., Pistorius, P., 2017. The red list of mammals of South Africa, Lesotho and Swaziland *Mirounga leonina* | 1.
- de Bruyn, P.J.N., Tosh, C.A., Bester, M.N., Cameron, E.Z., McIntyre, T., Wilkinson, I.S., 2011. Sex at sea: alternative mating system in an extremely polygynous mammal. *Anim. Behav.* 82, 445–451. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.06.006>
- De La Mare, W.K., 1997. Abrupt mid-twentieth-century decline in Antarctic sea-ice extent from whaling records. *Nature* 389, 57–60. <https://doi.org/10.1038/37956>
- De La Vega, C., Jeffreys, R.M., Tuerena, R., Ganeshram, R., Mahaffey, C., 2019. Temporal and spatial trends in marine carbon isotopes in the Arctic Ocean and implications for food web studies. *Glob. Change Biol.* 25, 4116–4130. <https://doi.org/10.1111/gcb.14832>
- Deacon, G.E.R., 1982. Physical and biological zonation in the Southern Ocean. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* 29, 1–15. [https://doi.org/10.1016/0198-0149\(82\)90058-9](https://doi.org/10.1016/0198-0149(82)90058-9)
- Del Castillo, C.E., Signorini, S.R., Karaköylü, E.M., Rivero-Calle, S., 2019. Is the Southern Ocean getting greener? *Geophys. Res. Lett.* 46, 6034–6040. <https://doi.org/10.1029/2019GL083163>
- Della Penna, A., De Monte, S., Kestenare, E., Guinet, C., d’Ovidio, F., 2015. Quasi-planktonic behavior of foraging top marine predators. *Sci. Rep. - Nat.* 5. <https://doi.org/10.1038/srep18063>
- DeNiro, M.J., Epstein, S., 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta* 42, 495–506. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(78\)90199-0](https://doi.org/10.1016/0016-7037(78)90199-0)
- DeNiro, M.J., Epstein, S., 1977. Mechanism of carbon isotope fractionation associated with lipid synthesis. *Science* 197, 261–263. <https://doi.org/10.1126/science.327543>
- Desforges, J.-P.W., Galbraith, M., Ross, P.S., 2015. Ingestion of microplastics by zooplankton in the northeast Pacific Ocean. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 69, 320–330. <https://doi.org/10.1007/s00244-015-0172-5>
- Deuser, W.G., 1970. Isotopic evidence for diminishing supply of available carbon during diatom bloom in the Black Sea. *Nature* 225, 1069–1071. <https://doi.org/10.1038/2251069a0>
- Dingemans, N.J., Kazem, A.J.N., Réale, D., Wright, J., 2010. Behavioural reaction norms: animal personality meets individual plasticity. *Trends Ecol. Evol.* 25, 81–89. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.07.013>

- Doniol-Valcroze, T., Lesage, V., Giard, J., Michaud, R., 2011. Optimal foraging theory predicts diving and feeding strategies of the largest marine predator. *Behav. Ecol.* 22, 880–888. <https://doi.org/10.1093/beheco/arr038>
- Ducatez, S., Dalloyau, S., Richard, P., Guinet, C., Cherel, Y., 2008. Stable isotopes document winter trophic ecology and maternal investment of adult female southern elephant seals (*Mirounga leonina*) breeding at the Kerguelen Islands. *Mar. Biol.* 155, 413–420. <https://doi.org/10.1007/s00227-008-1039-3>
- Duffy, M.A., 2010. Ecological consequences of intraspecific variation in lake Daphnia. *Freshw. Biol.* 55, 995–1004. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02336.x>
- Duhamel, G., Koubbi, P., Ravier, C., 2000. Day and night mesopelagic fish assemblages off the Kerguelen Islands (Southern Ocean). *Polar Biol.* 23, 106–112. <https://doi.org/10.1007/s003000050015>
- Durant, J.M., Hjermmann, D.Ø., Frederiksen, M., Charrassin, J.-B., Le Maho, Y., Sabarros, P.S., Crawford, R.J.M., Stenseth, N.C., 2009. Pros and cons of using seabirds as ecological indicators. *Clim. Res.* 39, 115–129. <https://doi.org/10.3354/cr00798>
- Elliott, P.F., 1988. Foraging behavior of a central-place forager: field tests of theoretical predictions. *Am. Nat.* 131, 159–174. <https://doi.org/10.1086/284784>
- Evans, K., Lea, M.-A., Patterson, T.A., 2013. Recent advances in bio-logging science: Technologies and methods for understanding animal behaviour and physiology and their environments. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr., Fourth International Symposium on Bio-logging Science* 88–89, 1–6. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2012.10.005>
- Everitt, R.D., Gearin, P.J., Skidmore, J.S., DeLong, R.L., 1981. Prey items of harbor seals and California sea lions in Puget Sound, Washington. *The Murrelet* 62, 83–86. <https://doi.org/10.2307/3534248>
- Fabiani, A., Galimberti, F., Sanvito, S., Hoelzel, A.R., 2006. Relatedness and site fidelity at the southern elephant seal, *Mirounga leonina*, breeding colony in the Falkland Islands. *Anim. Behav.* 72, 617–626. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.11.024>
- Fahrig, L., 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34, 487–515.
- Faille, G., Dussault, Christian, Ouellet, J.-P., Fortin, D., Courtois, R., St-Laurent, M.-H., Dussault, Claude, 2010. Range fidelity: The missing link between caribou decline and habitat alteration? *Biol. Conserv.* 143, 2840–2850. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.08.001>
- Fauchald, P., Tveraa, T., 2003. Using First-Passage Time in the analysis of Area-Restricted Search and habitat selection. *Ecology* 84, 282–288.
- Fedak, M., Lovell, P., McConnell, B., Hunter, C., 2002. Overcoming the constraints of long range radio telemetry from animals: getting more useful data from smaller packages. *Integr. Comp. Biol.* 42, 3–10. <https://doi.org/10.1093/icb/42.1.3>
- Fedak, M.A., 2013. The impact of animal platforms on polar ocean observation. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr., Fourth International Symposium on Bio-logging Science* 88–89, 7–13. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2012.07.007>
- Fedak, M.A., Arnbom, T., Boyd, I.L., 1996. The relation between the size of southern elephant seal mothers, the growth of their pups, and the use of maternal energy, fat, and protein during lactation. *Physiol. Zool.* 69, 887–911. <https://doi.org/10.1086/physzool.69.4.30164234>

- Fedak, M.A., Lovell, P., Grant, S.M., 2001. Two approaches to compressing and interpreting time-depth information as collected by Time-Depth Recorders and Satellite-Linked Data Recorders. *Mar. Mammal Sci.* 17, 94–110. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2001.tb00982.x>
- Ferreira, A., Costa, R.R., Dotto, T.S., Kerr, R., Tavano, V.M., Brito, A.C., Brotas, V., Secchi, E.R., Mendes, C.R.B., 2020. Changes in phytoplankton communities along the northern Antarctic Peninsula: Causes, impacts and research priorities. *Front. Mar. Sci.* 7. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.576254>
- Field, I.C., McMahon, C.R., Burton, H.R., Bradshaw, C.J.A., Harrington, J., 2002. Effects of age, size and condition of elephant seals (*Mirounga leonina*) on their intravenous anaesthesia with tiletamine and zolazepam. *Vet. Rec.* 151, 235–240. <https://doi.org/10.1136/vr.151.8.235>
- Fischer, G., 1991. Stable carbon isotope ratios of plankton carbon and sinking organic matter from the Atlantic sector of the Southern Ocean. *Mar. Chem.* 35, 581–596. [https://doi.org/10.1016/S0304-4203\(09\)90044-5](https://doi.org/10.1016/S0304-4203(09)90044-5)
- Forcada, J., Hoffman, J., 2014. Climate change selects for heterozygosity in a declining fur seal population. *Nature* 511. <https://doi.org/10.1038/nature13542>
- France, R., 1995. Carbon-13 enrichment in benthic compared to planktonic algae: foodweb implications. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 124, 307–312. <https://doi.org/10.3354/meps124307>
- Frederich, M., Pörtner, H.O., 2000. Oxygen limitation of thermal tolerance defined by cardiac and ventilatory performance in spider crab, *Maja squinado*. *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* 279, R1531–1538. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.2000.279.5.R1531>
- Freer, J.J., Tarling, G.A., Collins, M.A., Partridge, J.C., Genner, M.J., 2019. Predicting future distributions of lanternfish, a significant ecological resource within the Southern Ocean. *Divers. Distrib.* 25, 1259–1272. <https://doi.org/10.1111/ddi.12934>
- Fuglei, E., Tarroux, A., 2019. Arctic fox dispersal from Svalbard to Canada: one female's long run across sea ice. *Polar Res.* <https://doi.org/10.33265/polar.v38.3512>
- Gallon, S., Hindell, M.A., Muelbert, M.M.C., 2018. Foraging insights from whisker isotopic signatures of southern elephant seals around the Antarctic Peninsula. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 149, 229–239. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2018.01.006>
- Geraci, J.R., Smith, T.G., 1975. Functional hematology of ringed seals (*Phoca hispida*) in the Canadian Arctic. *J. Fish. Board Can.* <https://doi.org/10.1139/f75-302>
- GIEC, 2013: Glossaire [Planton, S. (coord.)]. In: Changements climatiques 2013: Les éléments scientifiques. Contribution du Groupe de travail I au cinquième Rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat [Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex et P.M. Midgley (dir. publ.)]. Cambridge University Press, Cambridge, Royaume-Uni et New York, NY, États-Unis d'Amérique.
- Gille, S.T., 2008. Decadal-scale temperature trends in the Southern Hemisphere Ocean. *J. Clim.* 21, 4749–4765. <https://doi.org/10.1175/2008JCLI2131.1>
- Giménez, J., Ramírez, F., Almunia, J., G. Forero, M., de Stephanis, R., 2016. From the pool to the sea: Applicable isotope turnover rates and diet to skin discrimination factors for bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 475, 54–61. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2015.11.001>
- Goericke, R., 1994. Physiology of isotopic fractionation in algae and cyanobacteria. *Stable Isot. Ecol. Environ. Sci.* 187–221.



- Gong, D., Wang, S., 1999. Definition of Antarctic Oscillation index. *Geophys. Res. Lett.* 26, 459–462. <https://doi.org/10.1029/1999GL900003>
- González, A.F., López, A., Guerra, A., Barreiro, A., 1994. Diets of marine mammals stranded on the northwestern Spanish Atlantic coast with special reference to Cephalopoda. *Fish. Res., Fishery Biology of Northeast Atlantic Squid* 21, 179–191. [https://doi.org/10.1016/0165-7836\(94\)90103-1](https://doi.org/10.1016/0165-7836(94)90103-1)
- Gordine, S.A., Fedak, M., Boehme, L., 2015. Fishing for drifts: detecting buoyancy changes of a top marine predator using a step-wise filtering method. *J. Exp. Biol.* 218, 3816–3824. <https://doi.org/10.1242/jeb.118109>
- Gottschalk, J., Skinner, L.C., Lippold, J., Vogel, H., Frank, N., Jaccard, S.L., Waelbroeck, C., 2016. Biological and physical controls in the Southern Ocean on past millennial-scale atmospheric CO<sub>2</sub> changes. *Nat. Commun.* 7, 1–11. <https://doi.org/10.1038/ncomms11539>
- Goulet, P., Guinet, C., Campagna, C., Campagna, J., Tyack, P.L., Johnson, M., 2020. Flash and grab: deep-diving southern elephant seals trigger anti-predator flashes in bioluminescent prey. *J. Exp. Biol.* 223. <https://doi.org/10.1242/jeb.222810>
- Goulet, P., Guinet, C., Swift, R., Madsen, P.T., Johnson, M., 2019. A miniature biomimetic sonar and movement tag to study the biotic environment and predator-prey interactions in aquatic animals. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* 148, 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2019.04.007>
- Grandi, M.F., Vales, D.G., Crespo, E.A., Loizaga, R., 2020. Variation in trophic resources in female South American sea lions at a small geographic scale. *Mar. Mammal Sci.* 37, 314–327. <https://doi.org/10.1111/mms.12746>
- Gregg, W.W., Conkright, M.E., Ginoux, P., O'Reilly, J.E., Casey, N.W., 2003. Ocean primary production and climate: Global decadal changes. *Geophys. Res. Lett.* 30. <https://doi.org/10.1029/2003GL016889>
- Grémillet, D., Dell'Omo, G., Ryan, P.G., Peters, G., Ropert-Coudert, Y., Weeks, S.J., 2004. Offshore diplomacy, or how seabirds mitigate intra-specific competition: a case study based on GPS tracking of Cape gannets from neighbouring colonies. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 268, 265–279. <https://doi.org/10.3354/meps268265>
- Gruber, N., Clement, D., Carter, B.R., Feely, R.A., van Heuven, S., Hoppema, M., Ishii, M., Key, R.M., Kozyr, A., Lauvset, S.K., Lo Monaco, C., Mathis, J.T., Murata, A., Olsen, A., Perez, F.F., Sabine, C.L., Tanhua, T., Wanninkhof, R., 2019. The oceanic sink for anthropogenic CO<sub>2</sub> from 1994 to 2007. *Science* 363, 1193–1199. <https://doi.org/10.1126/science.aau5153>
- Guidetti, R., Altiero, T., Rebecchi, L., 2011. On dormancy strategies in tardigrades. *J. Insect Physiol., Dormancy and Developmental Arrest in Invertebrates* 57, 567–576. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2011.03.003>
- Guinet, C., Cherel, Y., Ridoux, V., Jouventin, P., 1996. Consumption of marine resources by seabirds and seals in Crozet and Kerguelen waters: changes in relation to consumer biomass 1962–85. *Antarct. Sci.* 8, 23–30. <https://doi.org/10.1017/S0954102096000053>
- Guinet, C., Jouventin, P., Weimerskirch, H., 1999. Recent population change of the southern elephant seal at Îles Crozet and Îles Kerguelen: the end of the decrease? *Antarct. Sci.* 11, 193–197. <https://doi.org/10.1017/S0954102099000255>

- Guinet, C., Roux, J.P., Bonnet, M., Mison, V., 1998. Effect of body size, body mass, and body condition on reproduction of female South African fur seals (*Arctocephalus pusillus*) in Namibia. <https://doi.org/10.1139/Z98-082>
- Guinet, C., Vacqu -Garcia, J., Picard, B., Bessigneul, G., Lebras, Y., Dragon, A.-C., Viviant, M., Arnould, J.P.Y., Bailleul, F., 2014. Southern elephant seal foraging success in relation to temperature and light conditions: insight into prey distribution. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 499, 285–301. <https://doi.org/10.3354/meps10660>
- Hamilton, C.D., Vacqu -Garcia, J., Kovacs, K.M., Ims, R.A., Kohler, J., Lydersen, C., 2019. Contrasting changes in space use induced by climate change in two Arctic marine mammal species. *Biol. Lett.* 15, 20180834. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2018.0834>
- Hansman, R.L., Sessions, A.L., 2016. Measuring the in situ carbon isotopic composition of distinct marine plankton populations sorted by flow cytometry. *Limnol. Oceanogr. Methods* 14, 87–99. <https://doi.org/10.1002/lom3.10073>
- Harcourt, R., Sequeira, A.M.M., Zhang, X., Roquet, F., Komatsu, K., Heupel, M., McMahon, C.R., Whoriskey, F., Meekan, M., Carroll, G., Brodie, S., Simpfendorfer, C., Hindell, M., Jonsen, I., Costa, D., Block, B., Muelbert, M., Woodward, B., Weise, M., Aarestrup, K., Biuw, M., Boehme, L., Bograd, S., Cazau, D., Charrassin, J.-B., Cooke, S., Cowley, P., Bruyn, P. de, Dot, T.J. du, Duarte, C., Eguiluz, V., Ferreira, L., Fern -ndez-Gracia, J., Goetz, K., Goto, Y., Guinet, C., Hammill, M., Hays, G., Hazen, E., Huckstadt, L., Huveneers, C., Iverson, S., Jaaman, S.A., Kittiwattawanong, K., Kovacs, K., Lydersen, C., Moltmann, T., Naruoka, M., Phillips, L., Picard, B., Queiroz, N., Reverdin, G., Sato, K., Sims, D., Thorstad, E., Thums, M., Treasure, A., Trites, A., Williams, G., Yonehara, Y., Fedak, M., 2019. Animal-borne telemetry: An integral component of the ocean observing toolkit. *Front. Mar. Sci.* 6. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00326>
- Hardin, G., 1960. The competitive exclusion principle. *Science* 131, 1292–1297. <https://doi.org/10.1126/science.131.3409.1292>
- Hauck, J., V lker, C., Wolf-Gladrow, D.A., Laufk tter, C., Vogt, M., Aumont, O., Bopp, L., Buitenhuis, E.T., Doney, S.C., Dunne, J., Gruber, N., Hashioka, T., John, J., Qu r , C.L., Lima, I.D., Nakano, H., S f rian, R., Totterdell, I., 2015. On the Southern Ocean CO<sub>2</sub> uptake and the role of the biological carbon pump in the 21st century. *Glob. Biogeochem. Cycles* 29, 1451–1470. <https://doi.org/10.1002/2015GB005140>
- Hawkes, L.A., Broderick, A.C., Coyne, M.S., Godfrey, M.H., Lopez-Jurado, L.-F., Lopez-Suarez, P., Merino, S.E., Varo-Cruz, N., Godley, B.J., 2006. Phenotypically linked dichotomy in sea turtle foraging requires multiple conservation approaches. *Curr. Biol.* 16, 990–995. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.03.063>
- Hazen, E.L., Abrahms, B., Brodie, S., Carroll, G., Jacox, M.G., Savoca, M.S., Scales, K.L., Sydeman, W.J., Bograd, S.J., 2019. Marine top predators as climate and ecosystem sentinels. *Front. Ecol. Environ.* 17, 565–574. <https://doi.org/10.1002/fee.2125>
- Hecht, T., 1987. A guide to the otoliths of Southern Ocean fishes. South African Scientific Committee for Antarctic Research.
- Heerah, K., Hindell, M., Andrew-Goff, V., Field, I., McMahon, C.R., Charrassin, J.-B., 2016. Contrasting behavior between two populations of an ice-obligate predator in East Antarctica. *Ecol. Evol.* 7, 606–618. <https://doi.org/10.1002/ece3.2652>
- Heerah, K., Hindell, M., Guinet, C., Charrassin, J.-B., 2015. From high-resolution to low-resolution dive datasets: a new index to quantify the foraging effort of marine predators. *Anim. Biotelemetry* 3, 42. <https://doi.org/10.1186/s40317-015-0074-3>

- Heerah, K., Hindell, M., Guinet, C., Charrassin, J.-B., 2014. A new method to quantify within dive foraging behaviour in marine predators. *PLOS ONE* 9, e99329. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0099329>
- Helaouët, P., Beaugrand, G., 2009. Physiology, ecological niches and species distribution. *Ecosystems* 12, 1235–1245. <https://doi.org/10.1007/s10021-009-9261-5>
- Henley, S.F., Annett, A.L., Ganeshram, R.S., Carson, D.S., Weston, K., Crosta, X., Tait, A., Dougans, J., Fallick, A.E., Clarke, A., 2012. Factors influencing the stable carbon isotopic composition of suspended and sinking organic matter in the coastal Antarctic sea ice environment. *Biogeochemistry* 9, 1137–1157. <https://doi.org/10.5194/bg-9-1137-2012>
- Henson, S.A., Cole, H.S., Hopkins, J., Martin, A.P., Yool, A., 2018. Detection of climate change-driven trends in phytoplankton phenology. *Glob. Change Biol.* 24, e101–e111. <https://doi.org/10.1111/gcb.13886>
- Herring, P.J., 1983. The spectral characteristics of luminous marine organisms. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 220, 183–217.
- Hertel, A.G., Niemelä, P.T., Dingemanse, N.J., Mueller, T., 2020. A guide for studying among-individual behavioral variation from movement data in the wild. *Mov. Ecol.* 8, 30. <https://doi.org/10.1186/s40462-020-00216-8>
- Heylen, B.C., Nachtsheim, D.A., 2018. Bio-telemetry as an essential tool in movement ecology and marine conservation, in: Jungblut, S., Liebich, V., Bode, M. (Eds.), *YOUMARES 8 – Oceans Across Boundaries: Learning from Each Other*. Springer International Publishing, Cham, pp. 83–107. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-93284-2\\_7](https://doi.org/10.1007/978-3-319-93284-2_7)
- Hilton, G.M., Thompson, D.R., Sagar, P.M., Cuthbert, R.J., Cherel, Y., Bury, S.J., 2006. A stable isotopic investigation into the causes of decline in a sub-Antarctic predator, the rockhopper penguin *Eudyptes chrysocome*. *Glob. Change Biol.* 12, 611–625. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01130.x>
- Hindell, M.A., Bradshaw, C.J.A., Sumner, M.D., Michael, K.J., Burton, H.R., 2003. Dispersal of female southern elephant seals and their prey consumption during the austral summer: relevance to management and oceanographic zones. *J. Appl. Ecol.* 40, 703–715. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2003.00832.x>
- Hindell, M.A., McMahon, C.R., 2000. Long distance movement of a southern elephant seal (*Mirounga leonina*) from *Macquarie Island* to Peter 1 Øy. *Mar. Mammal Sci.* 16, 504–507. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2000.tb00944.x>
- Hindell, M.A., McMahon, C.R., Bester, M.N., Boehme, L., Costa, D., Fedak, M.A., Guinet, C., Herraiz-Borreguero, L., Harcourt, R.G., Huckstadt, L., Kovacs, K.M., Lydersen, C., McIntyre, T., Muelbert, M., Patterson, T., Roquet, F., Williams, G., Charrassin, J.-B., 2016. Circumpolar habitat use in the southern elephant seal: implications for foraging success and population trajectories. *Ecosphere* 7, e01213. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1213>

- Hindell, M.A., Reisinger, R.R., Ropert-Coudert, Y., Hückstädt, L.A., Trathan, P.N., Bornemann, H., Charrassin, J.-B., Chown, S.L., Costa, D.P., Danis, B., Lea, M.-A., Thompson, D., Torres, L.G., Putte, A.P.V. de, Alderman, R., Andrews-Goff, V., Arthur, B., Ballard, G., Bengtson, J., Bester, M.N., Blix, A.S., Boehme, L., Bost, C.-A., Boveng, P., Cleeland, J., Constantine, R., Corney, S., Crawford, R.J.M., Rosa, L.D., Bruyn, P.J.N. de, Delord, K., Descamps, S., Double, M., Emmer-son, L., Fedak, M., Friedlaender, A., Gales, N., Goebel, M.E., Goetz, K.T., Guinet, C., Goldsworthy, S.D., Harcourt, R., Hinke, J.T., Jerosch, K., Kato, A., Kerry, K.R., Kirkwood, R., Kooyman, G.L., Kovacs, K.M., Lawton, K., Lowther, A.D., Lydersen, C., Lyver, P.O., Makhado, A.B., Márquez, M.E.I., McDonald, B.I., McMahon, C.R., Muelbert, M., Nachtsheim, D., Nicholls, K.W., Nordøy, E.S., Olmastroni, S., Phillips, R.A., Pistorius, P., Plötz, J., Pütz, K., Ratcliffe, N., Ryan, P.G., Santos, M., Southwell, C., Staniland, I., Takahashi, A., Tarroux, A., Trivelpiece, W., Wakefield, E., Weimerskirch, H., Wienecke, B., Xavier, J.C., Wotherspoon, S., Jonsen, I.D., Raymond, B., 2020. Tracking of marine predators to protect Southern Ocean ecosystems. *Nature* 580, 87–92. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-2126-y>
- Hindell, M.A., Slip, D.J., Burton, H.R., 1991. The diving behavior of adult male and female southern elephant seals, *Mirounga Leonina* (Pinnipedia, Phocidae). *Aust. J. Zool.* 39, 595–619. <https://doi.org/10.1071/zo9910595>
- Hindell, M.A., Slip, D.J., Burton, H.R., Bryden, M.M., 1992. Physiological implications of continuous, prolonged, and deep dives of the southern elephant seal (*Mirounga leonina*). *Can. J. Zool.* 70, 370–379. <https://doi.org/10.1139/z92-055>
- Hindell, M.A., Sumner, M., Bestley, S., Wotherspoon, S., Harcourt, R.G., Lea, M.-A., Alderman, R., McMahon, C.R., 2017. Decadal changes in habitat characteristics influence population trajectories of southern elephant seals. *Glob. Change Biol.* 23, 5136–5150. <https://doi.org/10.1111/gcb.13776>
- Hirons, A.C., Schell, D.M., Finney, B.P., 2001. Temporal records of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  in North Pacific pin-nipeds: inferences regarding environmental change and diet. *Oecologia* 129, 591–601. <https://doi.org/10.1007/s004420100756>
- Hobson, K.A., 1993. Trophic relationships among high Arctic seabirds: insights from tissue-dependent stable-isotope models. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 95, 7–18. <https://doi.org/10.3354/meps095007>
- Hobson, K.A., Clark, R.G., 1992. Assessing avian diets using stable isotopes II: Factors influencing diet-tissue fractionation. *The Condor* 94, 189–197. <https://doi.org/10.2307/1368808>
- Hobson, K.A., Schell, D.M., Renouf, D., Noseworthy, E., 1996. Stable carbon and nitrogen isotopic fractionation between diet and tissues of captive seals : implications for dietary reconstructions involving marine mammals. *Stable Carbon Nitrogen Isot. Fractionation Diet Tissues Cap-tive Seals Implic. Diet. Reconstr. Invol. Mar. Mamm.* 53, 528–533. <https://doi.org/10.1139/cjfas-53-3-528>
- Hobson, K.A., Sinclair, E., York, A., Thomason, J., Merrick, R., 2004. Retrospective isotopic analyses os stellar sea lion tooth annuli and sea-bird feathers: a cross-taxa approach to investigating re-gime and dietary shifts in the gulf of Alaska. *Mar. Mammal Sci.* 20, 621–638. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2004.tb01183.x>
- Hoegh-Guldberg, O., 1999. Climate change, coral bleaching and the future of the world’s coral reefs. *Mar. Freshw. Res.* 50, 839–866. <https://doi.org/10.1071/mf99078>
- Hoffmann, A.A., Sgrò, C.M., 2011. Climate change and evolutionary adaptation. *Nature* 470, 479–485. <https://doi.org/10.1038/nature09670>

- Holland, P.R., Bracegirdle, T.J., Dutrieux, P., Jenkins, A., Steig, E.J., 2019. West Antarctic ice loss influenced by internal climate variability and anthropogenic forcing. *Nat. Geosci.* 12, 718–724. <https://doi.org/10.1038/s41561-019-0420-9>
- Houston, A.I., Carbone, C., 1992. The optimal allocation of time during the diving cycle. *Behav. Ecol.* 3, 255–265. <https://doi.org/10.1093/beheco/3.3.255>
- Hueter, R.E., Tyminski, J.P., Parra, R. de la, 2013. Horizontal movements, migration patterns, and population structure of whale sharks in the Gulf of Mexico and Northwestern Caribbean Sea. *PLOS ONE* 8, e71883. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0071883>
- Hutchinson, G.E., 1957. Concluding eemarks. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* 22, 415–427. <https://doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039>
- IPCC, 2019: Summary for Policymakers. In: IPCC Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate[H.-O. Pörtner, D.C. Roberts, V. Masson-Delmotte, P. Zhai, M. Tignor, E. Poloczanska, K. Mintenbeck, M. Nicolai, A. Okem, J. Petzold, B. Rama, N. Weyer (eds.)]. In press
- Jaeger, A., Connan, M., Richard, P., Cherel, Y., 2010. Use of stable isotopes to quantify seasonal changes of trophic niche and levels of population and individual specialisation in seabirds. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 401, 269–277. <https://doi.org/10.3354/meps08380>
- James, B.S., McIntyre, T., Tosh, C.A., Bornemann, H., Plötz, J., Bester, M.N., 2012. Inter-population differences in diving behaviour of adult male southern elephant seals (*Mirounga leonina*). *Polar Biol.* 35, 1759–1766. <https://doi.org/10.1007/s00300-012-1214-3>
- Jaud, T., Dragon, A.-C., Garcia, J.V., Guinet, C., 2012. Relationship between chlorophyll a concentration, light attenuation and diving depth of the southern elephant seal *Mirounga leonina*. *PLOS ONE* 7, e47444. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0047444>
- Jeanniard du Dot, T., Thomas, A.C., Cherel, Y., Trites, A.W., Guinet, C., 2017a. Combining hard-part and DNA analyses of scats with biologging and stable isotopes can reveal different diet compositions and feeding strategies within a fur seal population. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 584, 1–16. <https://doi.org/10.3354/meps12381>
- Jeanniard du Dot, T., Trites, A., Arnould, J., Speakman, J., Guinet, C., 2018. Trade-offs between foraging efficiency and pup feeding rate of lactating northern fur seals in a declining population. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 600, 207–222. <https://doi.org/10.3354/meps12638>
- Jeanniard du Dot, Tiphaine, Trites, A.W., Arnould, J.P.Y., Guinet, C., 2017b. Reproductive success is energetically linked to foraging efficiency in Antarctic fur seals. *PLoS ONE* 12. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0174001>
- Jenouvrier, S., Barbraud, C., Weimerskirch, H., 2005. Long-term contrasted responses to climate of two antarctic seabird species. *Ecology* 86, 2889–2903. <https://doi.org/10.1890/05-0514>
- Jenouvrier, S., Barbraud, C., Weimerskirch, H., 2003. Effects of climate variability on the temporal population dynamics of southern fulmars. *J. Anim. Ecol.* 72, 576–587. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00727.x>
- Jessopp, M., Arneill, G.E., Nykänen, M., Bennison, A., Rogan, E., 2020. Central place foraging drives niche partitioning in seabirds. *Oikos*. <https://doi.org/10.1111/oik.07509>

- Johannessen, O.M., Bengtsson, L., Miles, M.W., Kuzmina, S.I., Semenov, V.A., Alekseev, G.V., Nagurnyi, A.P., Zakharov, V.F., Bobylev, L.P., Pettersson, L.H., Hasselmann, K., Cattle, H.P., 2004. Arctic climate change: observed and modelled temperature and sea-ice variability. *Tellus Dyn. Meteorol. Oceanogr.* 56, 328–341. <https://doi.org/10.3402/tellusa.v56i4.14418>
- Johnson, C.K., Tinker, M.T., Estes, J.A., Conrad, P.A., Staedler, M., Miller, M.A., Jessup, D.A., Mazet, J.A.K., 2009. Prey choice and habitat use drive sea otter pathogen exposure in a resource-limited coastal system. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106, 2242–2247. <https://doi.org/10.1073/pnas.0806449106>
- Johnson, K.S., Berelson, W.M., Boss, E.S., Chase, Z., Claustre, H., Emerson, S.R., Gruber, N., Körtzinger, A., Perry, M.J., Riser, S.C., 2009. Observing biogeochemical cycles at global scales with profiling floats and gliders: Prospects for a global array. *Oceanogr. Serv. Ocean Sci. Its Appl. Off. Mag. Oceanogr. Soc.* 22, 216–225. <https://doi.org/10.5670/oceanogr.2009.81>
- Johnson, M.P., Tyack, P.L., 2003. A digital acoustic recording tag for measuring the response of wild marine mammals to sound. *IEEE J. Ocean. Eng.* 28, 3–12. <https://doi.org/10.1109/JOE.2002.808212>
- Jones, C.W., Risi, M.M., Bester, M.N., 2020. Local extinction imminent for southern elephant seals *Mirounga leonina* at their northernmost breeding site, Gough Island—South Atlantic Ocean. *Polar Biol.* 43, 893–897. <https://doi.org/10.1007/s00300-020-02679-2>
- Jonsen, I.D., Flemming, J.M., Myers, R.A., 2005. Robust state–space modeling of animal movement data. *Ecology* 86, 2874–2880. <https://doi.org/10.1890/04-1852>
- Jonsen, I.D., McMahon, C.R., Patterson, T.A., Auger-Méthé, M., Harcourt, R., Hindell, M.A., Bestley, S., 2019. Movement responses to environment: fast inference of variation among southern elephant seals with a mixed effects model. *Ecology* 100, e02566. <https://doi.org/10.1002/ecy.2566>
- Jonsen, I.D., Patterson, T.A., Costa, D.P., Doherty, P.D., Godley, B.J., Grecian, W.J., Guinet, C., Hoenner, X., Kienle, S.S., Robinson, P.W., Votier, S.C., Whiting, S., Witt, M.J., Hindell, M.A., Harcourt, R.G., McMahon, C.R., 2020. A continuous-time state-space model for rapid quality control of argos locations from animal-borne tags. *Mov. Ecol.* 8, 31. <https://doi.org/10.1186/s40462-020-00217-7>
- Jouma'a, J., 2016. Stratégies d'acquisition des ressources en proies et coût du transport chez l'éléphant de mer austral (These de doctorat). La Rochelle.
- Jouma'a, J., Bras, Y.L., Richard, G., Vacquié-Garcia, J., Picard, B., Ksabi, N.E., Guinet, C., 2016. Adjustment of diving behaviour with prey encounters and body condition in a deep diving predator: the Southern Elephant Seal. *Funct. Ecol.* 30, 636–648. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12514>
- Kaufman, D., McKay, N., Routson, C., Erb, M., Dätwyler, C., Sommer, P.S., Heiri, O., Davis, B., 2020. Holocene global mean surface temperature, a multi-method reconstruction approach. *Sci. Data* 7, 1–13. <https://doi.org/10.1038/s41597-020-0530-7>
- Kelly, A., Lannuzel, D., Rodemann, T., Meiners, K.M., Auman, H.J., 2020. Microplastic contamination in east Antarctic sea ice. *Mar. Pollut. Bull.* 154, 111130. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2020.111130>
- Kelly, J.F., 2000. Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology. *Can. J. Zool.* 78, 1–27. <https://doi.org/10.1139/z99-165>

- Kirkwood, R., Arnould, J.P.Y., 2012. Foraging trip strategies and habitat use during late pup rearing by lactating Australian fur seals. *Aust. J. Zool.* 59, 216–226. <https://doi.org/10.1071/ZO11080>
- Knight, K., 2020. Cameras do not lie: elephant seals prefer fish. *J. Exp. Biol.* 223. <https://doi.org/10.1242/jeb.222976>
- Kooyman G.L., 2004. Genesis and evolution of bio-logging devices: 1963-2002 *58*, 15–22.
- Korb, R.E., Whitehouse, M.J., Ward, P., 2004. SeaWiFS in the southern ocean: spatial and temporal variability in phytoplankton biomass around South Georgia. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr., Views of Ocean Processes from the Sea-viewing Wide Field-of-view Sensor (SeaWiFS) Mission: Volume 1* 51, 99–116. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2003.04.002>
- Kowalczyk, N.D., Chiaradia, A., Preston, T.J., Reina, R.D., 2014. Linking dietary shifts and reproductive failure in seabirds: a stable isotope approach. *Funct. Ecol.* 28, 755–765. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12216>
- Kurle, C.M., Worthy, G.A.J., 2001. Stable isotope assessment of temporal and geographic differences in feeding ecology of northern fur seals (*Callorhinus ursinus*) and their prey. *Oecologia* 126, 254–265. <https://doi.org/10.1007/s004420000518>
- Labrousse, S., Sallée, J.-B., Fraser, A.D., Massom, R.A., Reid, P., Hobbs, W., Guinet, C., Harcourt, R., McMahon, C.R., Authier, M., Bailleul, F., Hindell, M.A., Charrassin, J.-B., 2017a. Variability in sea ice cover and climate elicit sex specific responses in an Antarctic predator. *Sci. Rep.* 7, 1–13. <https://doi.org/10.1038/srep43236>
- Labrousse, S., Sallée, J.-B., Fraser, A.D., Massom, R.A., Reid, P., Sumner, M., Guinet, C., Harcourt, R., McMahon, C.R., Bailleul, F., Hindell, M.A., Charrassin, J.-B., 2017b. Under the sea ice: Exploring the relationship between sea ice and the foraging behaviour of southern elephant seals in East Antarctica. *Prog. Oceanogr.* 156, 17–40. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2017.05.014>
- Labrousse, S., Vacquié-Garcia, J., Heerah, K., Guinet, C., Sallée, J.-B., Authier, M., Picard, B., Roquet, F., Bailleul, F., Hindell, M., Charrassin, J.-B., 2015. Winter use of sea ice and ocean water mass habitat by southern elephant seals: The length and breadth of the mystery. *Prog. Oceanogr.* 137, 52–68. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2015.05.023>
- Laidre, K.L., Born, E.W., Heagerty, P., Wiig, Ø., Stern, H., Dietz, R., Aars, J., Andersen, M., 2015. Shifts in female polar bear (*Ursus maritimus*) habitat use in East Greenland. *Polar Biol.* 38, 879–893. <https://doi.org/10.1007/s00300-015-1648-5>
- Laidre, K.L., Stirling, I., Lowry, L.F., Wiig, Ø., Heide-Jørgensen, M.P., Ferguson, S.H., 2008. Quantifying the sensitivity of arctic marine mammals to climate-induced habitat change. *Ecol. Appl.* 18, S97–S125. <https://doi.org/10.1890/06-0546.1>
- Langrognet, F., Lebreton, R., Poli, C., Iovleff, S., Auder, B., 2019. Rmixmod: Classification with mixture modelling. R package version 2.1.2.2. <https://CRAN.R-project.org/package=Rmixmod>.
- Laws, E.A., Popp, B.N., Bidigare, R.R., Kennicutt, M.C., Macko, S.A., 1995. Dependence of phytoplankton carbon isotopic composition on growth rate and [CO<sub>2</sub>]<sub>aq</sub>: Theoretical considerations and experimental results. *Geochim. Cosmochim. Acta* 59, 1131–1138. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(95\)00030-4](https://doi.org/10.1016/0016-7037(95)00030-4)
- Le Bras, Y., 2016. rbl: Biologging tools for diving predators in R. v0.1.30.0-ca93380. <https://github.com/SESman/rbl>.

- Le Guen, C., Kato, A., Raymond, B., Barbraud, C., Beaulieu, M., Bost, C.-A., Delord, K., MacIntosh, A.J.J., Meyer, X., Raclot, T., Sumner, M., Takahashi, A., Thiebot, J.-B., Ropert-Coudert, Y., 2018. Reproductive performance and diving behaviour share a common sea-ice concentration optimum in Adélie penguins (*Pygoscelis adeliae*). *Glob. Change Biol.* 24, 5304–5317. <https://doi.org/10.1111/gcb.14377>
- Lea, M., Cherel, Y., Guinet, C., Nichols, P., 2002. Antarctic fur seals foraging in the Polar Frontal Zone: inter-annual shifts in diet as shown from fecal and fatty acid analyses. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 245, 281–297. <https://doi.org/10.3354/meps245281>
- Lea, M., Guinet, C., Cherel, Y., Hindell, M., Dubroca, L., Thalmann, S., 2008. Colony-based foraging segregation by Antarctic fur seals at the Kerguelen Archipelago. <https://doi.org/10.3354/MEPS07305>
- Lea, M.-A., Johnson, D., Ream, R., Sterling, J., Melin, S., Gelatt, T., 2009. Extreme weather events influence dispersal of naive northern fur seals. *Biol. Lett.* 5, 252–257. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2008.0643>
- Leboeuf, B.J., Costa, D.P., Huntley, A.C., Kooyman, G.L., Davis, R.W., 1986. Pattern and depth of dives in Northern elephant seals, *Mirounga angustirostris*. *J. Zool.* 208, 1–7. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1986.tb04705.x>
- Lefort, K.J., Garroway, C.J., Ferguson, S.H., 2020. Killer whale abundance and predicted narwhal consumption in the Canadian Arctic. *Glob. Change Biol.* 26, 4276–4283. <https://doi.org/10.1111/gcb.15152>
- Lenglart, P.Y., Bester, M.N., 1982. Post-weaning dispersion of southern elephant seal *Mirounga leonina* underlayings at Kerguelen. *Rev. Ecol.*
- Lepage, M., Rochard, E., 1995. Threatened fishes of the world: *Acipenser sturio* Linnaeus, 1758 (Acipenseridae). *Environ. Biol. Fishes* 43, 28–28. <https://doi.org/10.1007/BF00001813>
- Lévy, M., Ferrari, R., Franks, P.J.S., Martin, A.P., Rivièrè, P., 2012. Bringing physics to life at the sub-mesoscale. *Geophys. Res. Lett.* 39. <https://doi.org/10.1029/2012GL052756>
- Lévy, M., Franks, P.J.S., Smith, K.S., 2018. The role of submesoscale currents in structuring marine ecosystems. *Nat. Commun.* 9, 4758. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-07059-3>
- Lewis, K.M., Dijken, G.L. van, Arrigo, K.R., 2020. Changes in phytoplankton concentration now drive increased Arctic Ocean primary production. *Science* 369, 198–202. <https://doi.org/10.1126/science.aay8380>
- Lewis, M., Campagna, C., Quintana, F., 1996. Site fidelity and dispersion of southern elephant seals from Patagonia. *Mar. Mammal Sci.* 12, 138–147. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.1996.tb00312.x>
- Lewis, S.L., Maslin, M.A., 2015. Defining the Anthropocene. *Nature* 519, 171–180. <https://doi.org/10.1038/nature14258>
- Li, J., Green, C., Reynolds, A., Shi, H., Rotchell, J.M., 2018. Microplastics in mussels sampled from coastal waters and supermarkets in the United Kingdom. *Environ. Pollut.* 241, 35–44. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2018.05.038>
- Ling, J.K., Bryden, M.M., 1992. *Mirounga leonina*. *Mamm. Species* 1–8. <https://doi.org/10.2307/3504169>
- Lingle, S., 2002. Coyote predation and habitat segregation of white-tailed deer and mule deer. *Ecology* 83, 2037–2048. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2037:CPAHSO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2037:CPAHSO]2.0.CO;2)



- Liu, B.L., Xu, W., Chen, X.J., Huan, M.Y., Liu, N., 2020. Ontogenetic shifts in trophic geography of jumbo squid, *Dosidicus gigas*, inferred from stable isotopes in eye lens. *Fish. Res.* 226, 105507. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2020.105507>
- Lizotte, M.P., 2001. The contributions of sea ice algae to antarctic marine primary production. *Integr. Comp. Biol.* 41, 57–73. <https://doi.org/10.1093/icb/41.1.57>
- Lloyd, K.J., Oosthuizen, W.C., Fay, R., Bester, M.N., Bruyn, P.J.N. de, 2020. Selective disappearance of frail juveniles: consequences for understanding social dominance in adult male elephant seals. *Oikos* 129, 1566–1578. <https://doi.org/10.1111/oik.07434>
- Longo, S.B., Clausen, R., 2011. The tragedy of the commodity: The overexploitation of the mediterranean bluefin tuna fishery. *Organ. Environ.* 24, 312–328. <https://doi.org/10.1177/1086026611419860>
- Lorenzen, C.J., 1966. A method for the continuous measurement of in vivo chlorophyll concentration. *Deep Sea Res. Oceanogr. Abstr.* 13, 223–227. [https://doi.org/10.1016/0011-7471\(66\)91102-8](https://doi.org/10.1016/0011-7471(66)91102-8)
- Lorrain, A., Argüelles, J., Alegre, A., Bertrand, A., Munaron, J.-M., Richard, P., Cherel, Y., 2011. Sequential Isotopic Signature Along Gladius Highlights Contrasted Individual Foraging Strategies of Jumbo Squid (*Dosidicus gigas*). *PLOS ONE* 6, e22194. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0022194>
- Lorrain, A., Pethybridge, H., Cassar, N., Receveur, A., Allain, V., Bodin, N., Bopp, L., Choy, C.A., Duffy, L., Fry, B., Goñi, N., Graham, B.S., Hobday, A.J., Logan, J.M., Ménard, F., Menkes, C.E., Olson, R.J., Pagendam, D.E., Point, D., Revill, A.T., Somes, C.J., Young, J.W., 2019. Trends in tuna carbon isotopes suggest global changes in pelagic phytoplankton communities. *Glob. Change Biol.* 26, 458–470. <https://doi.org/10.1111/gcb.14858>
- Loughlin, T.R., 1999. Use of a surface-current model and satellite telemetry to assess marine mammal movements in the Bering Sea. *Dyn. Bering Sea*.
- Lowther, A.D., Harcourt, R.G., Hamer, D.J., Goldsworthy, S.D., 2011. Creatures of habit: foraging habitat fidelity of adult female Australian sea lions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 443, 249–263. <https://doi.org/10.3354/meps09392>
- Lübcker, N., Condit, R., Beltran, R.S., De Bruyn, P.J.N., Bester, M.N., 2016. Vibrissal growth parameters of southern elephant seals *Mirounga leonina*: obtaining fine-scale, time-based stable isotope data. <https://doi.org/10.3354/meps11899>
- Lübcker, N., Reisinger, R.R., Oosthuizen, W.C., De Bruyn, P.J.N., Van Tonder, A., Pistorius, P.A., Bester, M.N., 2017. Low trophic level diet of juvenile southern elephant seals *Mirounga leonina* from Marion Island: a stable isotope investigation using vibrissal regrowths. <https://doi.org/10.3354/meps12240>
- Lübcker, N., Whiteman, J.P., Newsome, S.D., Millar, R.P., de Bruyn, P.J.N., 2020. Can the carbon and nitrogen isotope values of offspring be used as a proxy for their mother's diet? Using foetal physiology to interpret bulk tissue and amino acid  $\delta^{15}\text{N}$  values. *Conserv. Physiol.* 8. <https://doi.org/10.1093/conphys/coaa060>
- Lythgoe, J.N., Dartnall, H.J.A., 1970. A "Deep Sea Rhodopsin" in a Mammal. *Nature* 227, 955–956. <https://doi.org/10.1038/227955a0>
- MacArthur, R.H., Pianka, E.R., 1966. On optimal use of a patchy environment. *Am. Nat.* 100, 603–609. <https://doi.org/10.1086/282454>

- Maldonado, M.T., Surma, S., Pakhomov, E.A., 2016. Southern Ocean biological iron cycling in the pre-whaling and present ecosystems. *Philos. Trans. R. Soc. Math. Phys. Eng. Sci.* 374, 20150292. <https://doi.org/10.1098/rsta.2015.0292>
- Martin, C., Bentaleb, I., Steelandt, S., Guinet, C., 2011. Stable carbon and nitrogen isotope variations in canine dentine growth layers of Kerguelen southern elephant seals. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 439, 295–305. <https://doi.org/10.3354/meps09331>
- Matthews, C.J., Ferguson, S.H., 2018. Validation of dentine deposition rates in beluga whales by interspecies cross dating of temporal  $\delta^{13}\text{C}$  trends in teeth. *NAMMCO Sci. Publ.* 10. <https://doi.org/10.7557/3.3196>
- McConnell, B., Fedak, M., Burton, H.R., Engelhard, G.H., Reijnders, P.J.H., 2002. Movements and foraging areas of naïve, recently weaned southern elephant seal pups. *J. Anim. Ecol.* 71, 65–78. <https://doi.org/10.1046/j.0021-8790.2001.00576.x>
- McConnell, B.J., Chambers, C., Fedak, M.A., 1992. Foraging ecology of southern elephant seals in relation to the bathymetry and productivity of the Southern Ocean. *Antarct. Sci.* 4, 393–398. <https://doi.org/10.1017/S0954102092000580>
- McCutchan, J.H., Lewis Jr, W.M., Kendall, C., McGrath, C.C., 2003. Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos* 102, 378–390. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12098.x>
- McGovern, K.A., Marshall, Christopher D., Davis, R.W., 2015. Are vibrissae viable sensory structures for prey capture in northern elephant seals, *Mirounga angustirostris*? *Anat. Rec.* 298, 750–760. <https://doi.org/10.1002/ar.23061>
- McGovern, K.A., Rodríguez, D.H., Lewis, M.N., Davis, R.W., 2019. Diving classification and behavior of free-ranging female southern elephant seals based on three-dimensional movements and video-recorded observations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 620, 215–232. <https://doi.org/10.3354/meps12936>
- McIntyre, T., Ansorge, I.J., Bornemann, H., Plötz, J., Tosh, C.A., Bester, M.N., 2011a. Elephant seal dive behaviour is influenced by ocean temperature: implications for climate change impacts on an ocean predator. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 441, 257–272. <https://doi.org/10.3354/meps09383>
- McIntyre, T., Bester, M.N., Bornemann, H., Tosh, C.A., De Bruyn, P.J.N., 2017. Slow to change? Individual fidelity to three-dimensional foraging habitats in southern elephant seals, *Mirounga leonina*. *Anim. Behav.* 127, 91–99. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.03.006>
- McIntyre, T., Bornemann, H., Plötz, J., Tosh, C.A., Bester, M.N., 2012. Deep divers in even deeper seas: habitat use of male southern elephant seals from Marion Island. *Antarct. Sci.* 24, 561–570. <https://doi.org/10.1017/S0954102012000570>
- McIntyre, T., Bornemann, H., Plötz, J., Tosh, C.A., Bester, M.N., 2011b. Water column use and forage strategies of female southern elephant seals from Marion Island. *Mar. Biol.* 158, 2125–2139. <https://doi.org/10.1007/s00227-011-1719-2>
- McIntyre, T., de Bruyn, P.J.N., Ansorge, I.J., Bester, M.N., Bornemann, H., Plötz, J., Tosh, C.A., 2010. A lifetime at depth: vertical distribution of southern elephant seals in the water column. *Polar Biol.* 33, 1037–1048. <https://doi.org/10.1007/s00300-010-0782-3>
- McIntyre, T., Donaldson, A., Bester, M.N., 2016. Spatial and temporal patterns of changes in condition of southern elephant seals. *Antarct. Sci.* 28, 81–90. <https://doi.org/10.1017/S0954102015000553>

- McMahon, C.R., Bester, M.N., Burton, H.R., Hindell, M.A., Bradshaw, C.J.A., 2005a. Population status, trends and a re-examination of the hypotheses explaining the recent declines of the southern elephant seal *Mirounga leonina*. *Mammal Rev.* 35, 82–100. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2005.00055.x>
- McMahon, C.R., Bester, M.N., Hindell, M.A., Brook, B.W., Bradshaw, C.J.A., 2009. Shifting trends: detecting environmentally mediated regulation in long-lived marine vertebrates using time-series data. *Oecologia* 159, 69–82. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1205-9>
- McMahon, C.R., Bradshaw, C.J.A., 2004. Harem choice and breeding experience of female southern elephant seals influence offspring survival. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 55, 349–362. <https://doi.org/10.1007/s00265-003-0721-1>
- McMahon, C.R., Burton, H., McLean, S., Slip, D., Bester, M., 2000a. Field immobilisation of southern elephant seals with intravenous tiletamine and zolazepam. *Vet. Rec.* 146, 251–254. <https://doi.org/10.1136/vr.146.9.251>
- McMahon, C.R., Burton, H.R., 2005. Climate change and seal survival: evidence for environmentally mediated changes in elephant seal, *Mirounga leonina*, pup survival. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 272, 923–928. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.3038>
- McMahon, C.R., Burton, H.R., Bester, M.N., 2003. A demographic comparison of two southern elephant seal populations. *J. Anim. Ecol.* 72, 61–74. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00685.x>
- McMahon, C.R., Burton, H.R., Bester, M.N., 2000b. Weaning mass and the future survival of juvenile southern elephant seals, *Mirounga leonina*, at Macquarie Island. *Antarct. Sci.* 12, 149–153. <https://doi.org/10.1017/S0954102000000195>
- McMahon, C.R., Field, I.C., Bradshaw, C.J.A., White, G.C., Hindell, M.A., 2008. Tracking and data-logging devices attached to elephant seals do not affect individual mass gain or survival. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 360, 71–77. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.03.012>
- McMahon, C.R., Harcourt, R.G., Burton, H.R., Daniel, O., Hindell, M.A., 2017. Seal mothers expend more on offspring under favourable conditions and less when resources are limited. *J. Anim. Ecol.* 86, 359–370. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12611>
- McMahon, C.R., Hindell, M.A., Burton, H.R., Bester, M.N., 2005b. Comparison of southern elephant seal populations, and observations of a population on a demographic knife-edge. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 288, 273–283. <https://doi.org/10.3354/meps288273>
- McMahon, C.R., Hindell, M.A., Charrassin, J.-B., Corney, S., Guinet, C., Harcourt, R., Jonsen, I., Trebilco, R., Williams, G., Bestley, S., 2019. Finding mesopelagic prey in a changing Southern Ocean. *Sci. Rep.* 9, 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-55152-4>
- Meijers, A.J.S., Shuckburgh, E., Bruneau, N., Sallee, J.-B., Bracegirdle, T.J., Wang, Z., 2012. Representation of the Antarctic Circumpolar Current in the CMIP5 climate models and future changes under warming scenarios. *J. Geophys. Res. Oceans* 117. <https://doi.org/10.1029/2012JC008412>
- Meredith, M.P., Naveira Garabato, A.C., Hogg, A.M., Farneti, R., 2012. Sensitivity of the overturning circulation in the Southern Ocean to decadal changes in wind forcing. *J. Clim.* 25, 99–110. <https://doi.org/10.1175/2011JCLI4204.1>

- Meredith, M., M. Sommerkorn, S. Cassotta, C. Derksen, A. Ekaykin, A. Hollowed, G. Kofinas, A. Mackintosh, J. Melbourne-Thomas, M.M.C. Muelbert, G. Ottersen, H. Pritchard, and E.A.G. Schuur, 2019: Polar Regions. In: *IPCC Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate* [H.-O. Pörtner, D.C. Roberts, V. Masson-Delmotte, P. Zhai, M. Tignor, E. Poloczanska, K. Mintenbeck, A. Alegría, M. Nicolai, A. Okem, J. Petzold, B. Rama, N.M. Weyer (eds.)]. In press.
- Mestre, J., Authier, M., Cherel, Y., Harcourt, R., McMahon, C.R., Hindell, M.A., Charrassin, J.-B., Guinet, C., 2020. Decadal changes in blood  $\delta^{13}\text{C}$  values, at-sea distribution, and weaning mass of southern elephant seals from Kerguelen Islands. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 287, 20201544. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.1544>
- Meyer, C.G., Holland, K.N., Wetherbee, B.M., Lowe, C.G., 2000. Movement patterns, habitat utilization, home range size and site fidelity of Whitesaddle Goatfish, *Parupeneus Porphyreus*, in a marine reserve. *Environ. Biol. Fishes* 59, 235–242. <https://doi.org/10.1023/A:1007664813814>
- Mitani, Y., Andrews, R.D., Sato, K., Kato, A., Naito, Y., Costa, D.P., 2010. Three-dimensional resting behaviour of northern elephant seals: drifting like a falling leaf. *Biol. Lett.* 6, 163–166. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2009.0719>
- Molnár, P.K., Bitz, C.M., Holland, M.M., Kay, J.E., Penk, S.R., Amstrup, S.C., 2020. Fasting season length sets temporal limits for global polar bear persistence. *Nat. Clim. Change* 10, 732–738. <https://doi.org/10.1038/s41558-020-0818-9>
- Mongin, M.M., Abraham, E.R., Trull, T.W., 2009. Winter advection of iron can explain the summer phytoplankton bloom that extends 1000 km downstream of the Kerguelen Plateau in the Southern Ocean. *J. Mar. Res.* 67, 225–237. <https://doi.org/10.1357/002224009789051218>
- Montes-Hugo, M., Doney, S.C., Ducklow, H.W., Fraser, W., Martinson, D., Stammerjohn, S.E., Schofield, O., 2009. Recent changes in phytoplankton communities associated with rapid regional climate change along the Western Antarctic Peninsula. *Science* 323, 1470–1473. <https://doi.org/10.1126/science.1164533>
- Moore, J.K., Abbott, M.R., Richman, J.G., Smith, W.O., Cowles, T.J., Coale, K.H., Gardner, W.D., Barber, R.T., 1999. SeaWiFS satellite ocean color data from the Southern Ocean. *Geophys. Res. Lett.* 26, 1465–1468. <https://doi.org/10.1029/1999GL900242>
- Mori, Y., 2002. Optimal diving behaviour for foraging in relation to body size. *J. Evol. Biol.* 15, 269–276. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2002.00382.x>
- Mortier, F., Jacob, S., Vandegehuchte, M.L., Bonte, D., 2019. Habitat choice stabilizes metapopulation dynamics by enabling ecological specialization. *Oikos* 128, 529–539. <https://doi.org/10.1111/oik.05885>
- Nelms, S.E., Barnett, J., Brownlow, A., Davison, N.J., Deaville, R., Galloway, T.S., Lindeque, P.K., Santillo, D., Godley, B.J., 2019. Microplastics in marine mammals stranded around the British coast: ubiquitous but transitory? *Sci. Rep.* 9, 1075. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-37428-3>
- Newsome, S.D., Clementz, M.T., Koch, P.L., 2010. Using stable isotope biogeochemistry to study marine mammal ecology. *Mar. Mammal Sci.* 26, 509–572. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2009.00354.x>

- Newsome, S.D., Etnier, M.A., Gifford-Gonzalez, D., Phillips, D.L., van Tuinen, M., Hadly, E.A., Costa, D.P., Kennett, D.J., Guilderson, T.P., Koch, P.L., 2007. The shifting baseline of northern fur seal ecology in the northeast Pacific Ocean. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104, 9709–9714. <https://doi.org/10.1073/pnas.0610986104>
- Newton, J., 2016. Stable Isotopes as Tools in Ecological Research, in: ELS. American Cancer Society, pp. 1–8. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0021231.pub2>
- Nghiem, S.V., Rigor, I.G., Perovich, D.K., Clemente-Colón, P., Weatherly, J.W., Neumann, G., 2007. Rapid reduction of Arctic perennial sea ice. *Geophys. Res. Lett.* 34. <https://doi.org/10.1029/2007GL031138>
- Ohshima, K.I., Fukamachi, Y., Williams, G.D., Nihashi, S., Roquet, F., Kitade, Y., Tamura, T., Hirano, D., Herraiz-Borreguero, L., Field, I., Hindell, M., Aoki, S., Wakatsuchi, M., 2013. Antarctic Bottom Water production by intense sea-ice formation in the Cape Darnley polynya. *Nat. Geosci.* 6, 235–240. <https://doi.org/10.1038/ngeo1738>
- Omeyer, L.C.M., Fuller, W.J., Godley, B.J., Snape, R.T.E., Broderick, A.C., 2019. The effect of biologging systems on reproduction, growth and survival of adult sea turtles. *Mov. Ecol.* 7, 2. <https://doi.org/10.1186/s40462-018-0145-1>
- Oosthuizen, W.C., Altwegg, R., Nevoux, M., Bester, M.N., de Bruyn, P.J.N., 2018. Phenotypic selection and covariation in the life-history traits of elephant seals: heavier offspring gain a double selective advantage. *Oikos* 127, 875–889. <https://doi.org/10.1111/oik.04998>
- Oosthuizen, W.C., Bester, M.N., Altwegg, R., McIntyre, T., De Bruyn, P.J.N., 2015. Decomposing the variance in southern elephant seal weaning mass: partitioning environmental signals and maternal effects. <https://doi.org/10.1890/ES14-00508.1>
- Orgeret, F., Cox, S.L., Weimerskirch, H., Guinet, C., 2019a. Body condition influences ontogeny of foraging behavior in juvenile southern elephant seals. *Ecol. Evol.* 9, 223–236. <https://doi.org/10.1002/ece3.4717>
- Orgeret, F., Péron, C., Enstipp, M.R., Delord, K., Weimerskirch, H., Bost, C.A., 2019b. Exploration during early life: distribution, habitat and orientation preferences in juvenile king penguins. *Mov. Ecol.* 7, 29. <https://doi.org/10.1186/s40462-019-0175-3>
- Orsi, A.H., Whitworth, T., Nowlin, W.D., 1995. On the meridional extent and fronts of the Antarctic Circumpolar Current. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* 42, 641–673. [https://doi.org/10.1016/0967-0637\(95\)00021-W](https://doi.org/10.1016/0967-0637(95)00021-W)
- O’Toole, M., Hindell, M.A., Charrassin, J.-B., Guinet, C., 2014. Foraging behaviour of southern elephant seals over the Kerguelen Plateau. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 502, 281–294. <https://doi.org/10.3354/meps10709>
- Park, Y.-H., Durand, I., Kestenare, E., Rougier, G., Zhou, M., d’Ovidio, F., Cotté, C., Lee, J.-H., 2014. Polar Front around the Kerguelen Islands: An up-to-date determination and associated circulation of surface/subsurface waters. *J. Geophys. Res. Oceans* 119, 6575–6592. <https://doi.org/10.1002/2014JC010061>
- Park, Y.-H., Fuda, J.-L., Durand, I., Naveira Garabato, A.C., 2008. Internal tides and vertical mixing over the Kerguelen Plateau. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr., KEOPS: Kerguelen Ocean and Plateau compared Study* 55, 582–593. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2007.12.027>
- Parkinson, C.L., 2004. Southern Ocean sea ice and its wider linkages: insights revealed from models and observations. *Antarct. Sci.* 16, 387–400. <https://doi.org/10.1017/S0954102004002214>

- Parkinson, C.L., Cavalieri, D.J., Gloersen, P., Zwally, H.J., Comiso, J.C., 1999. Arctic sea ice extents, areas, and trends, 1978–1996. *J. Geophys. Res. Oceans* 104, 20837–20856. <https://doi.org/10.1029/1999JC900082>
- Patel, S.H., Morreale, S.J., Saba, V.S., Panagopoulou, A., Margaritoulis, D., Spotila, J.R., 2016. Climate impacts on sea turtle breeding phenology in Greece and associated foraging habitats in the wider Mediterranean region. *PLOS ONE* 11, e0157170. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0157170>
- Paterson, J.T., Rotella, J.J., Arrigo, K.R., Garrott, R.A., 2015. Tight coupling of primary production and marine mammal reproduction in the Southern Ocean. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 282, 20143137. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.3137>
- Pauthenet, E., Roquet, F., Madec, G., Guinet, C., Hindell, M., McMahon, C.R., Harcourt, R., Nerini, D., 2018. Seasonal meandering of the Polar Front upstream of the Kerguelen Plateau. *Geophys. Res. Lett.* 45, 9774–9781. <https://doi.org/10.1029/2018GL079614>
- Pereira, N.S., Sial, A.N., Kilbourne, K.H., Liu, S.-C., Shen, C.-C., Ullmann, C.V., Frei, R., Korte, C., Kikuchi, R.K.P., Ferreira, V.P., Braga, B.L.S.S., 2018. Carbon stable isotope record in the coral species *Siderastrea stellata*: A link to the Suess Effect in the tropical South Atlantic Ocean. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 497, 82–90. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2018.02.007>
- Péron, C., Weimerskirch, H., Bost, C.-A., 2012. Projected poleward shift of king penguins' (*Aptenodytes patagonicus*) foraging range at the Crozet Islands, southern Indian Ocean. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 279, 2515–2523. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.2705>
- Peterson, B.J., Fry, B., 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18, 293–320. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.18.110187.001453>
- Phillips, R.A., Silk, J.R.D., Croxall, J.P., Afanasyev, V., Briggs, D.R., 2004. Accuracy of geolocation estimates for flying seabirds. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 266, 265–272. <https://doi.org/10.3354/meps266265>
- Phillips, R.A., Xavier, J.C., Croxall, J.P., 2003. Effects of satellite transmitters on Albatrosses and Petrels. *The Auk* 120, 1082–1090. <https://doi.org/10.2307/4090279>
- Pianka, E.R., 1976. Natural selection of optimal reproductive tactics. *Integr. Comp. Biol.* 16, 775–784. <https://doi.org/10.1093/icb/16.4.775>
- Pierce, G.J., Boyle, P.R., Diack, J.S.W., 1991. Identification of fish otoliths and bones in faeces and digestive tracts of seals. *J. Zool.* 224, 320–328. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1991.tb04810.x>
- Pinet, P., Jaquemet, S., Phillips, R.A., Le Corre, M., 2012. Sex-specific foraging strategies throughout the breeding season in a tropical, sexually monomorphic small petrel. *Anim. Behav.* 83, 979–989. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.01.019>
- Pinheiro, J., Bates, D., 2020. Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R Package Version 3, 1–89.
- Piñones, A., Hofmann, E.E., Costa, D.P., Goetz, K., Burns, J.M., Roquet, F., Dinniman, M.S., Klinck, J.M., 2019. Hydrographic variability along the inner and mid-shelf region of the western Ross Sea obtained using instrumented seals. *Prog. Oceanogr., Subantarctic and Antarctic Marine Ecosystems: outlining patterns and processes in a changing ocean* 174, 131–142. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2019.01.003>

- Pistorius, P.A., Bester, M.N., Lewis, M.N., Taylor, F.E., Campagna, C., Kirkman, S.P., 2004. Adult female survival, population trend, and the implications of early primiparity in a capital breeder, the southern elephant seal (*Mirounga leonina*). *J. Zool.* 263, 107–119. <https://doi.org/10.1017/S0952836904004984>
- Pistorius, P.A., De Bruyn, P.J.N., Bester, M.N., 2011. Population dynamics of southern elephant seals: a synthesis of three decades of demographic research at Marion Island. *Afr. J. Mar. Sci.* 33, 523–534. <https://doi.org/10.2989/1814232X.2011.637357>
- Planque, Y., Huon, M., Caurant, F., Pinaud, D., Vincent, C., 2020. Comparing the horizontal and vertical approaches used to identify foraging areas of two diving marine predators. *Mar. Biol.* 167, 25. <https://doi.org/10.1007/s00227-019-3636-8>
- Planque Y., Huon M., Caurant F., Picard M.-H., Beaudet M., Besson K., Blanchard A., Dubois M., Riti A., Tykarska M., Windstein AM., Vincent C., Spitz J. 2018. Ecologie alimentaire des phoques. *In* : Eco-Phoques : Bases scientifiques pour une meilleure connaissance des phoques et de leurs interactions avec les activités humaines en Manche Nord-Est (Vincent C., Planque Y., Brevart C., Leviez F., Karpouzopoulos J., Monnet S., Dupuis L., Fremau M.H., Ruellet T., Decomble M., Caurant F., Spitz J., eds). Rapport final pour la région Hauts-de-France et l'AFB. 127 PP.
- Poisot, T., Bever, J.D., Nemri, A., Thrall, P.H., Hochberg, M.E., 2011. A conceptual framework for the evolution of ecological specialisation. *Ecol. Lett.* 14, 841–851. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01645.x>
- Pollard, R.T., Venables, H.J., Read, J.F., Allen, J.T., 2007. Large-scale circulation around the Crozet Plateau controls an annual phytoplankton bloom in the Crozet Basin. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr., The Crozet Natural Iron Bloom and Export Experiment* 54, 1915–1929. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2007.06.012>
- Poncelet, É., Barbraud, C., Guinet, C., 2009. Population dynamics of killer whales (*Orcinus orca*) in Crozet Archipelago, southern Indian Ocean: a mark recapture study from 1977 to 2002. *J CETACEAN RES MANAGE J CETACEAN RES MANAGE* 11, 41–5041.
- Popp, B.N., Laws, E.A., Bidigare, R.R., Dore, J.E., Hanson, K.L., Wakeham, S.G., 1998. Effect of phytoplankton cell geometry on carbon isotopic fractionation. *Geochim. Cosmochim. Acta* 62, 69–77. [https://doi.org/10.1016/S0016-7037\(97\)00333-5](https://doi.org/10.1016/S0016-7037(97)00333-5)
- Post, D.M., 2003. Individual variation in the timing of ontogenetic niche shifts in Largemouth Bass. *Ecology* 84, 1298–1310. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[1298:IVITTO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[1298:IVITTO]2.0.CO;2)
- Postma, M., Bester, M.N., de Bruyn, P.J.N., 2013. Age-related reproductive variation in a wild marine mammal population. *Polar Biol.* 36, 719–729. <https://doi.org/10.1007/s00300-013-1298-4>
- Quay, P.D., Tilbrook, B., Wong, C.S., 1992. Oceanic uptake of fossil fuel CO<sub>2</sub>: Carbon-13 evidence. *Science* 256, 74–79. <https://doi.org/10.1126/science.256.5053.74>
- Quérroué, F., Sarthou, G., Planquette, H., Bucciarelli, E., Chever, F., Van Der Merwe, P., Lannuzel, D., Townsend, A.T., Cheize, M., Blain, S., D'Ovidio, F., Bowie, A.R., 2015. High variability in dissolved iron concentrations in the vicinity of the Kerguelen Islands (Southern Ocean). *Biogeochemistry* 12, 3869–3883. <https://doi.org/10.5194/bg-12-3869-2015>
- R Core Team, 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

- Racapé, V., Monaco, C.L., Metzl, N., Pierre, C., 2010. Summer and winter distribution of  $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$  in surface waters of the South Indian Ocean [20°S–60°S]. *Tellus B* 62, 660–673. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0889.2010.00504.x>
- Raclot, T., Groscolas, R., Cherel, Y., 1998. Fatty acid evidence for the importance of myctophid fishes in the diet of king penguins, *Aptenodytes patagonicus*. *Mar. Biol.* 3, 523–533. <https://doi.org/10.1007/s002270050418>
- Ramos, R., Granadeiro, J.P., Rodríguez, B., Navarro, J., Paiva, V.H., Bécarea, J., Reyes-González, J.M., Fagundes, I., Ruiz, A., Arcos, P., González-Solís, J., Catry, P., 2013. Meta-population feeding grounds of Cory's shearwater in the subtropical Atlantic Ocean: implications for the definition of Marine Protected Areas based on tracking studies. *Divers. Distrib.* 19, 1284–1298. <https://doi.org/10.1111/ddi.12088>
- Rattner, B.A., McGowan, P.C., Golden, N.H., Hatfield, J.S., Toschik, P.C., Lukei, R.F., Hale, R.C., Schmitz-Afonso, I., Rice, C.P., 2004. Contaminant exposure and reproductive success of ospreys (*Pandion haliaetus*) nesting in Chesapeake Bay regions of concern. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 47, 126–140. <https://doi.org/10.1007/s00244-003-3160-0>
- Reich, K.J., Bjorndal, K.A., Frick, M.G., Witherington, B.E., Johnson, C., Bolten, A.B., 2010. Polymodal foraging in adult female loggerheads (*Caretta caretta*). *Mar. Biol.* 157, 113–121. <https://doi.org/10.1007/s00227-009-1300-4>
- Reisinger, R.R., Carpenter-Kling, T., Connan, M., Cherel, Y., Pistorius, P.A., 2020. Foraging behaviour and habitat-use drives niche segregation in sibling seabird species. *R. Soc. Open Sci.* 7, 200649. <https://doi.org/10.1098/rsos.200649>
- Reygondeau, G., Longhurst, A., Martinez, E., Beaugrand, G., Antoine, D., Maury, O., 2013. Dynamic biogeochemical provinces in the global ocean. *Glob. Biogeochem. Cycles* 27, 1046–1058. <https://doi.org/10.1002/gbc.20089>
- Richard, G., Vacquié-Garcia, J., Jouma'a, J., Picard, B., Génin, A., Arnould, J.P.Y., Bailleul, F., Guinet, C., 2014. Variation in body condition during the post-moult foraging trip of southern elephant seals and its consequences on diving behaviour. *J. Exp. Biol.* 217, 2609–2619. <https://doi.org/10.1242/jeb.088542>
- Rivière, P., Jaud, T., Siegelman, L., Klein, P., Cotté, C., Sommer, J.L., Dencausse, G., Guinet, C., 2019. Sub-mesoscale fronts modify elephant seals foraging behavior. *Limnol. Oceanogr. Lett.* 4, 193–204. <https://doi.org/10.1002/lol2.10121>
- Robison, B.H., 2003. What drives the diel vertical migrations of Antarctic midwater fish? *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 83, 639–642. <https://doi.org/10.1017/S0025315403007586h>
- Robson, B.W., Goebel, M.E., Baker, J.D., Ream, R.R., Loughlin, T.R., Francis, R.C., Antonelis, G.A., Costa, D.P., 2004. Separation of foraging habitat among breeding sites of a colonial marine predator, the northern fur seal (*Callorhinus ursinus*). *Can. J. Zool.* 82, 20–29.
- Root, R.B., 1967. The Niche Exploitation Pattern of the Blue-Gray Gnatcatcher. *Ecol. Monogr.* 37, 317–350. <https://doi.org/10.2307/1942327>
- Ropert-Coudert, Y., Wilson, R.P., 2005. Trends and perspectives in animal-attached remote sensing. *Front. Ecol. Environ.* 3, 437–444. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2005\)003\[0437:TAPIAR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2005)003[0437:TAPIAR]2.0.CO;2)



- Roquet, F., Williams, G., Hindell, M.A., Harcourt, R., McMahon, C.R., Guinet, C., Charrassin, J.-B., Reverdin, G., Boehme, L., Lovell, P., Fedak, M., 2014. A Southern Indian Ocean database of hydrographic profiles obtained with instrumented elephant seals. *Sci. Data* 1, 1–10. <https://doi.org/10.1038/sdata.2014.28>
- Rose, G.A., 2004. Reconciling overfishing and climate change with stock dynamics of Atlantic cod (*Gadus morhua*) over 500 years. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 61, 1553–1557. <https://doi.org/10.1139/f04-173>
- Rosser, A.M., Mainka, S.A., 2002. Overexploitation and Species Extinctions. *Conserv. Biol.* 16, 584–586. <https://doi.org/Overexploitation and Species Extinctions>
- Rothrock, D.A., Yu, Y., Maykut, G.A., 1999. Thinning of the Arctic sea-ice cover. *Geophys. Res. Lett.* 26, 3469–3472. <https://doi.org/10.1029/1999GL010863>
- Roughgarden, J., 1972. Evolution of Niche Width. *Am. Nat.* 106, 683–718. <https://doi.org/10.1086/282807>
- Ruckstuhl, K.E., 1998. Foraging behaviour and sexual segregation in bighorn sheep. *Anim. Behav.* 56, 99–106. <https://doi.org/10.1006/anbe.1998.0745>
- Ruimy, A., Saugier, B., Dedieu, G., 1994. Methodology for the estimation of terrestrial net primary production from remotely sensed data. *J. Geophys. Res. Atmospheres* 99, 5263–5283. <https://doi.org/10.1029/93JD03221>
- Rus Hoelzel, A., Campagna, C., Arnbom, T., 2001. Genetic and morphometric differentiation between island and mainland southern elephant seal populations. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 268, 325–332. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1375>
- Sadykova, D., Scott, B.E., Dominicis, M.D., Wakelin, S.L., Wolf, J., Sadykov, A., 2020. Ecological costs of climate change on marine predator-prey population distributions by 2050. *Ecol. Evol.* 10, 1069–1086. <https://doi.org/10.1002/ece3.5973>
- Sato, K., Aoki, K., Watanabe, Y.Y., Miller, P.J.O., 2013. Neutral buoyancy is optimal to minimize the cost of transport in horizontally swimming seals. *Sci. Rep.* 3, 2205. <https://doi.org/10.1038/srep02205>
- Saunders, R.A., Hill, S.L., Tarling, G.A., Murphy, E.J., 2019. Myctophid fish (Family Myctophidae) are central consumers in the food web of the Scotia Sea (Southern Ocean). *Front. Mar. Sci.* 6. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00530>
- Sauser, C., Delord, K., Barbraud, C., 2018. Increased sea ice concentration worsens fledging condition and juvenile survival in a pagophilic seabird, the snow petrel. *Biol. Lett.* 14, 20180140. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2018.0140>
- Schell, D.M., 2001. Carbon isotope ratio variations in Bering Sea biota: The role of anthropogenic carbon dioxide. *Limnol. Oceanogr.* 46, 999–1000. <https://doi.org/10.4319/lo.2001.46.4.0999>
- Schoener, T. W., J. Kikkawa, and D. J. Anderson. "Community ecology: pattern and process." (1986): 91-126.
- Schofield, G., Hobson, V.J., Fossette, S., Lilley, M.K.S., Katselidis, K.A., Hays, G.C., 2010. Fidelity to foraging sites, consistency of migration routes and habitat modulation of home range by sea turtles. *Divers. Distrib.* 16, 840–853. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00694.x>
- Schreer, J.F., Kovacs, K.M., Hines, R.J.O., 2001. Comparative diving patterns of pinnipeds and sea-birds. *Ecol. Monogr.* 71, 137–162. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2001\)071\[0137:CDPOPA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2001)071[0137:CDPOPA]2.0.CO;2)

- Scriven, J.J., Woodall, L.C., Tinsley, M.C., Knight, M.E., Williams, P.H., Carolan, J.C., Brown, M.J.F., Goulson, D., 2015. Revealing the hidden niches of cryptic bumblebees in Great Britain: Implications for conservation. *Biol. Conserv.* 182, 126–133. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.11.027>
- Sequeira, A.M.M., Hays, G.C., Sims, D.W., Eguíluz, V.M., Rodríguez, J.P., Heupel, M.R., Harcourt, R., Calich, H., Queiroz, N., Costa, D.P., Fernández-Gracia, J., Ferreira, L.C., Goldsworthy, S.D., Hindell, M.A., Lea, M.-A., Meekan, M.G., Pagano, A.M., Shaffer, S.A., Reisser, J., Thums, M., Weise, M., Duarte, C.M., 2019a. Overhauling ocean spatial planning to improve marine megafauna conservation. *Front. Mar. Sci.* 6. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00639>
- Sequeira, A.M.M., Heupel, M.R., Lea, M.-A., Eguíluz, V.M., Duarte, C.M., Meekan, M.G., Thums, M., Calich, H.J., Carmichael, R.H., Costa, D.P., Ferreira, L.C., Fernández-Gracia, J., Harcourt, R., Harrison, A.-L., Jonsen, I., McMahon, C.R., Sims, D.W., Wilson, R.P., Hays, G.C., 2019b. The importance of sample size in marine megafauna tagging studies. *Ecol. Appl.* 29, e01947. <https://doi.org/10.1002/eap.1947>
- Sergi, S., Baudena, A., Cotté, C., Ardyna, M., Blain, S., d’Ovidio, F., 2020. Interaction of the Antarctic Circumpolar Current With seamounts fuels moderate blooms but vast foraging grounds for multiple marine predators. *Front. Mar. Sci.* 7. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00416>
- Sergio, F., 2003. From individual behaviour to population pattern: weather-dependent foraging and breeding performance in black kites. *Anim. Behav.* 66, 1109–1117. <https://doi.org/10.1006/anbe.2003.2303>
- Shirihai, H., 2007. *Guide des mammifères marins du monde : toutes les espèces décrites et illustrées.* Delachaux et Niestlé. Paris.
- Siegelman, L., Klein, P., Rivière, P., Thompson, A.F., Torres, H.S., Flexas, M., Menemenlis, D., 2020. Enhanced upward heat transport at deep submesoscale ocean fronts. *Nat. Geosci.* 13, 50–55. <https://doi.org/10.1038/s41561-019-0489-1>
- Siegelman, L., O’Toole, M., Flexas, M., Rivière, P., Klein, P., 2019. Submesoscale ocean fronts act as biological hotspot for southern elephant seal. *Sci. Rep.* 9, 5588. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-42117-w>
- Siniff, D.B., Garrott, R.A., Rotella, J.J., Fraser, W.R., Ainley, D.G., 2008. Opinion: Projecting the effects of environmental change on Antarctic seals. *Antarct. Sci.* 20, 425–435. <https://doi.org/10.1017/S0954102008001351>
- Slade, R.W., Moritz, C., Hoelzel, A.R., Burton, H.R., 1998. Molecular population genetics of the southern elephant seal *Mirounga leonina*. *Genetics* 149, 1945–1957.
- Slip, D.J., 1995. The diet of southern elephant seals (*Mirounga leonina*) from Heard Island. *Can. J. Zool.* 73, 1519–1528. <https://doi.org/10.1139/z95-180>
- Smith, R.E., Grutter, A.S., Tibbetts, I.R., 2012. Extreme habitat specialisation and population structure of two gorgonian-associated pygmy seahorses. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 444, 195–206. <https://doi.org/10.3354/meps09471>
- Sokolov, S., Rintoul, S.R., 2009. Circumpolar structure and distribution of the Antarctic Circumpolar Current fronts: 2. Variability and relationship to sea surface height. *J. Geophys. Res. Oceans* 114. <https://doi.org/10.1029/2008JC005248>
- Sousa, L.L., Queiroz, N., Mucientes, G., Humphries, N.E., Sims, D.W., 2016. Environmental influence on the seasonal movements of satellite-tracked ocean sunfish *Mola mola* in the north-east Atlantic. *Anim. Biotelemetry* 4, 7. <https://doi.org/10.1186/s40317-016-0099-2>

- Speakman, C.N., Hoskins, A.J., Hindell, M.A., Costa, D.P., Hartog, J.R., Hobday, A.J., Arnould, J.P.Y., 2020. Environmental influences on foraging effort, success and efficiency in female Australian fur seals. *Sci. Rep.* 10, 17710. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-73579-y>
- Stammerjohn, S., Massom, R., Rind, D., Martinson, D., 2012. Regions of rapid sea ice change: An inter-hemispheric seasonal comparison. *Geophys. Res. Lett.* 39. <https://doi.org/10.1029/2012GL050874>
- Stan Development Team, 2019. RStan: the R interface to Stan. R package version 2.19.2. <http://mc-stan.org/>.
- Staniland, I.J., Robinson, S.L., 2008. Segregation between the sexes: Antarctic fur seals, *Arctocephalus gazella*, foraging at South Georgia. *Anim. Behav.* 75, 1581–1590. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.10.012>
- Stearns, S.C., 1989. Trade-Offs in Life-History Evolution. *Funct. Ecol.* 3, 259–268. <https://doi.org/10.2307/2389364>
- Stenseth, N.Chr., Ottersen, G., Hurrell, J.W., Mysterud, A., Lima, M., Chan, K., Yoccoz, N.G., Ådlandsvik, B., 2003. Review article. Studying climate effects on ecology through the use of climate indices: the North Atlantic Oscillation, El Niño Southern Oscillation and beyond. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 270, 2087–2096. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2415>
- Stern, D.L., 2013. The genetic causes of convergent evolution. *Nat. Rev. Genet.* 14, 751–764. <https://doi.org/10.1038/nrg3483>
- Stewart, B.S., DeLong, R.L., 1995. Double migrations of the northern elephant seal, *Mirounga angustirostris*. *J. Mammal.* 76, 196–205. <https://doi.org/10.2307/1382328>
- Stillman, J.H., 2003. Acclimation capacity underlies susceptibility to climate change. *Science* 301, 65–65. <https://doi.org/10.1126/science.1083073>
- Stirling, I., 1966. A technique for handling live seals. *J. Mammal.* 47, 543–544. <https://doi.org/10.2307/1377712>
- Sunday, J.M., Bates, A.E., Dulvy, N.K., 2012. Thermal tolerance and the global redistribution of animals. *Nat. Clim. Change* 2, 686–690. <https://doi.org/10.1038/nclimate1539>
- Tagliabue, A., Bopp, L., 2008. Towards understanding global variability in ocean carbon-13: variability in ocean carbon-13. *Glob. Biogeochem. Cycles* 22, GB1025. <https://doi.org/10.1029/2007GB003037>
- Takahashi, A., Sato, K., Naito, Y., Dunn, M.J., Trathan, P.N., Croxall, J.P., 2004. Penguin-mounted cameras glimpse underwater group behaviour. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 271, S281–S282. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2004.0182>
- Takahashi, M., Okamura, H., Yokawa, K., Okazaki, M., 2003. Swimming behaviour and migration of a swordfish recorded by an archival tag. *Mar. Freshw. Res.* 54, 527–534. <https://doi.org/10.1071/mf01245>
- Takei, Y., Suzuki, I., Wong, M.K.S., Milne, R., Moss, S., Sato, K., Hall, A., 2016. Development of an animal-borne blood sample collection device and its deployment for the determination of cardiovascular and stress hormones in phocid seals. *Am. J. Physiol.-Regul. Integr. Comp. Physiol.* 311, R788–R796. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.00211.2016>

- Taucher, J., Aristegui, J., Bach, L.T., Guan, W., Montero, M.F., Nauendorf, A., Achterberg, E.P., Riebesell, U., 2018. Response of subtropical phytoplankton communities to ocean acidification under oligotrophic conditions and during nutrient fertilization. *Front. Mar. Sci.* 5. <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00330>
- Thompson, A.F., Naveira Garabato, A.C., 2014. Equilibration of the Antarctic Circumpolar Current by standing meanders. *J. Phys. Oceanogr.* 44, 1811–1828. <https://doi.org/10.1175/JPO-D-13-0163.1>
- Thompson, D., Fedak, M.A., 2001. How long should a dive last? A simple model of foraging decisions by breath-hold divers in a patchy environment. *Anim. Behav.* 61, 287–296. <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1539>
- Thomson, D.J., 1997. Dependence of global temperatures on atmospheric CO<sub>2</sub> and solar irradiance. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 94, 8370–8377. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.16.8370>
- Thums, M., Bradshaw, C.J.A., Hindell, M.A., 2011. In situ measures of foraging success and prey encounter reveal marine habitat-dependent search strategies. *Ecology* 92, 1258–1270. <https://doi.org/10.1890/09-1299.1>
- Tixier, P., Barbraud, C., Pardo, D., Gasco, N., Duhamel, G., Guinet, C., 2017. Demographic consequences of fisheries interaction within a killer whale (*Orcinus orca*) population. *Mar. Biol.* 164, 170. <https://doi.org/10.1007/s00227-017-3195-9>
- Tixier, P., Giménez, J., Reisinger, R.R., Méndez-Fernandez, P., Arnould, J.P.Y., Cherel, Y., Guinet, C., 2019. Importance of toothfish in the diet of generalist subantarctic killer whales: implications for fisheries interactions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 613, 197–210. <https://doi.org/10.3354/meps12894>
- Tollit, D.J., Steward, M.J., Thompson, P.M., Pierce, G.J., Santos, M.B., Hughes, S., 2011. Species and size differences in the digestion of otoliths and beaks: implications for estimates of pinniped diet composition. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* <https://doi.org/10.1139/f96-264>
- Toscano, B.J., Gownaris, N.J., Heerhartz, S.M., Monaco, C.J., 2016. Personality, foraging behavior and specialization: integrating behavioral and food web ecology at the individual level. *Oecologia* 182, 55–69. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3648-8>
- Turner, J., Hosking, J.S., Bracegirdle, T.J., Marshall, G.J., Phillips, T., 2015. Recent changes in Antarctic Sea Ice. *Philos. Trans. R. Soc. Math. Phys. Eng. Sci.* 373, 20140163. <https://doi.org/10.1098/rsta.2014.0163>
- Uchida, T., Balwada, D., Abernathey, R.P., McKinley, G.A., Smith, S.K., Lévy, M., 2020. Vertical eddy iron fluxes support primary production in the open Southern Ocean. *Nat. Commun.* 11, 1–8. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-14955-0>
- Uitz, J., Claustre, H., Gentili, B., Stramski, D., 2010. Phytoplankton class-specific primary production in the world's oceans: Seasonal and interannual variability from satellite observations. *Glob. Biogeochem. Cycles* 24. <https://doi.org/10.1029/2009GB003680>
- Ungvari-Martin, J., Heckscher, C.M., Hobson, K.A., 2016. Inter-annual site fidelity and breeding origins of Gray-cheeked Thrushes in white sand forests of the Peruvian Amazon. *J. Field Ornithol.* 87, 55–64. <https://doi.org/10.1111/jfo.12133>
- Vacquié-Garcia, J., Guinet, C., Laurent, C., Bailleul, F., 2015. Delineation of the southern elephant seal's main foraging environments defined by temperature and light conditions. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr., Impacts of climate on marine top predators* 113, 145–153. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2014.10.029>

- Vacquié-García, J., Royer, F., Dragon, A.-C., Viviant, M., Bailleul, F., Guinet, C., 2012. Foraging in the Darkness of the Southern Ocean: Influence of Bioluminescence on a Deep Diving Predator. PLOS ONE 7, e43565. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0043565>
- van den Hoff, J., McMahon, C.R., Simpkins, G.R., Hindell, M.A., Alderman, R., Burton, H.R., 2014. Bottom-up regulation of a pole-ward migratory predator population. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 281, 20132842. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2842>
- Vasas, V., Lancelot, C., Rousseau, V., Jordán, F., 2007. Eutrophication and overfishing in temperate nearshore pelagic food webs: a network perspective. Mar. Ecol. Prog. Ser. 336, 1–14. <https://doi.org/10.3354/meps336001>
- Venables, W.N., Ripley, B.D., 2002. Modern Applied Statistics with S, 4th ed, Statistics and Computing. Springer-Verlag, New York. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-21706-2>
- Venegas, D.J.P., Toro, C., Meneses, D., Ayala, F., Seguel, M., Pavés, H., Cárdenas, S., Sepúlveda, M., Malagón, C.J.G., 2018. Microfiber ingestion in otariids along Chilean and Peruvian coast: a possible sentinel of biomagnification?, in: MICRO 2018. Fate and Impact of Microplastics: Knowledge, Actions and Solutions, 2018, ISBN 9788409064779, Págs. 138-139. Presented at the MICRO 2018. Fate and Impact of Microplastics: Knowledge, Actions and Solutions, MSFS-RBLZ, pp. 138–139.
- Veytia, D., Corney, S., Meiners, K.M., Kawaguchi, S., Murphy, E.J., Bestley, S., 2020. Circumpolar projections of Antarctic krill growth potential. Nat. Clim. Change. <https://doi.org/10.1038/s41558-020-0758-4>
- Villegas-Amtmann, S., Costa, D.P., Tremblay, Y., Salazar, S., Aurióles-Gamboa, D., 2008. Multiple foraging strategies in a marine apex predator, the Galapagos sea lion *Zalophus wollebaeki*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 363, 299–309. <https://doi.org/10.3354/meps07457>
- Vincent, C., McConnell, B.J., Delayat, S., Elder, J.-F., Gautier, G., Ridoux, V., 2010. Winter habitat use of harbour seals (*Phoca vitulina*) fitted with Fastloc™GPS/GSM tags in two tidal bays in France. NAMMCO Sci. Publ. 8, 285–302. <https://doi.org/10.7557/3.2691>
- Viviant, M., Trites, A.W., Rosen, D.A.S., Monestiez, P., Guinet, C., 2010. Prey capture attempts can be detected in Steller sea lions and other marine predators using accelerometers. Polar Biol. 33, 713–719. <https://doi.org/10.1007/s00300-009-0750-y>
- Waggitt, J.J., Briffa, M., Grecian, W.J., Newton, J., Patrick, S.C., Stauss, C., Votier, S.C., 2014. Testing for sub-colony variation in seabird foraging behaviour: ecological and methodological consequences for understanding colonial living. Mar. Ecol. Prog. Ser. 498, 275–285. <https://doi.org/10.3354/meps10628>
- Wakefield, E.D., Bodey, T.W., Bearhop, S., Blackburn, J., Colhoun, K., Davies, R., Dwyer, R.G., Green, J.A., Grémillet, D., Jackson, A.L., Jessopp, M.J., Kane, A., Langston, R.H.W., Lescroë, A., Murray, S., Nuz, M.L., Patrick, S.C., Péron, C., Soanes, L.M., Wanless, S., Votier, S.C., Hamer, K.C., 2013. Space partitioning without territoriality in Gannets. Science 341, 68–70. <https://doi.org/10.1126/science.1236077>
- Walters, A., Hindell, M., Goebel, M.E., Bester, M.N., Trathan, P.N., Oosthuizen, W.C., Lea, M.-A., 2020. Southern Ocean isoscapes derived from a wide-ranging circumpolar marine predator, the Antarctic fur seal. Ecol. Indic. 118, 106694. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106694>

- Walters, A., Lea, M.-A., Hoff, J. van den, Field, I.C., Virtue, P., Sokolov, S., Pinkerton, M.H., Hindell, M.A., 2014. Spatially Explicit Estimates of Prey Consumption Reveal a New Krill Predator in the Southern Ocean. *PLOS ONE* 9, e86452. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0086452>
- Watanabe, Y., Takahashi, A., 2013. Linking animal-borne video to accelerometers reveals prey capture variability. *Proc. Natl. Acad. Sci.* <https://doi.org/10.1073/pnas.1216244110>
- Weimerskirch, H., Wilson, R.P., Guinet, C., Koudil, M., 1995. Use of seabirds to monitor sea-surface temperatures and to validate satellite remote-sensing measurements in the Southern Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 126, 299–303. <https://doi.org/10.3354/meps126299>
- Werner, E.E., Gilliam, J.F., 1984. The Ontogenetic Niche and Species Interactions in Size-Structured Populations. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 15, 393–425. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.15.110184.002141>
- Wickham, H., 2016. *ggplot2: Elegant graphics for data analysis.* Springer-Verlag New York.
- Widder, E.A., Latz, M.I., Case, J.F., 1983. Marine bioluminescence spectra measured with an optical multichannel detection system. *Biol. Bull.* 165, 791–810. <https://doi.org/10.2307/1541479>
- Williams, G.D., Herraiz-Borreguero, L., Roquet, F., Tamura, T., Ohshima, K.I., Fukamachi, Y., Fraser, A.D., Gao, L., Chen, H., McMahon, C.R., Harcourt, R., Hindell, M., 2016. The suppression of Antarctic bottom water formation by melting ice shelves in Prydz Bay. *Nat. Commun.* 7, 1–9. <https://doi.org/10.1038/ncomms12577>
- Wilson, J.A., Vigliola, L., Meekan, M.G., 2009. The back-calculation of size and growth from otoliths: Validation and comparison of models at an individual level. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 368, 9–21. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.09.005>
- Wilson, R., Shepard, E.L., Liebsch, N., 2008. Prying into the intimate details of animal lives: use of a daily diary on animals. <https://doi.org/10.3354/ESR00064>
- Winograd, I.J., Coplen, T.B., Landwehr, J.M., Riggs, A.C., Ludwig, K.R., Szabo, B.J., Kolesar, P.T., Revesz, K.M., 1992. Continuous 500,000-Year Climate Record from Vein Calcite in Devils Hole, Nevada. *Science* 258, 255–260. <https://doi.org/10.1126/science.258.5080.255>
- Wolter, K., Timlin, M.S., 2011. El Niño/Southern Oscillation behaviour since 1871 as diagnosed in an extended multivariate ENSO index (MEI.ext). *Int. J. Climatol.* 31, 1074–1087. <https://doi.org/10.1002/joc.2336>
- Wright, S.J., Muller-Landau, H.C., Schipper, J., 2009. The Future of Tropical Species on a Warmer Planet. *Conserv. Biol.* 23, 1418–1426. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01337.x>
- Xavier, J., Cherel, Y., 2009. *Cephalopod beak guide for the Southern Ocean.* British Antarctic Survey, Cambridge.
- Yoshino, K., Takahashi, A., Adachi, T., Costa, D.P., Robinson, P.W., Peterson, S.H., Hückstädt, L.A., Holser, R.R., Naito, Y., 2020. Acceleration-triggered animal-borne videos show a dominance of fish in the diet of female northern elephant seals. *J. Exp. Biol.* 223. <https://doi.org/10.1242/jeb.212936>
- Zanden, H.B.V., Tucker, A.D., Bolten, A.B., Reich, K.J., Bjorndal, K.A., 2014. Stable isotopic comparison between loggerhead sea turtle tissues. *Rapid Commun. Mass Spectrom.* 28, 2059–2064. <https://doi.org/10.1002/rcm.6995>
- Zhang, Y., Kang, S., Allen, S., Allen, D., Gao, T., Sillanpää, M., 2020. Atmospheric microplastics: A review on current status and perspectives. *Earth-Sci. Rev.* 203, 103118. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2020.103118>

Zickfeld, K., Levermann, A., Morgan, M.G., Kuhlbrodt, T., Rahmstorf, S., Keith, D.W., 2007. Expert judgements on the response of the Atlantic meridional overturning circulation to climate change. *Clim. Change* 82, 235–265. <https://doi.org/10.1007/s10584-007-9246-3>

## Table des illustrations

Figure 1 : Courbe illustrant les effets d'une variable environnementale (X) sur l'abondance d'une espèce (Y).....	4
Figure 2 : Exemples de menaces globales opérant en milieu océanique : trafic maritime (A), intensité de pêche (B), densité de matières plastiques (C), et réchauffement des températures de surface (D). .....	6
Figure 3 : Température de surface globale estimée à partir de différents modèles de reconstruction du climat au cours des 12 000 dernières années.....	8
Figure 4 : Évolution des anomalies de la température de surface de l'océan global sur la période 1880-2007.....	9
Figure 5 : Représentation de quelques changements environnementaux majeurs affectant l'océan Austral. ....	10
Figure 6 : Système concentrique des principales structures frontales observées dans l'océan Austral. ....	12
Figure 7 : Évolution du nombre d'espèces zooplanctoniques constituant des assemblages déterminés en fonction de leurs préférences thermiques. ....	15
Figure 8 : Structure du réseau trophique de l'océan Austral, établi en 2008 à partir d'un modèle Ecompath. ....	16
Figure 9 : Schéma conceptuel illustrant les liens entre forçages environnementaux et dynamique des réseaux trophiques.....	18
Figure 10 : Distribution circumpolaire des éléphants de mer austraux, les quatre principales populations étant localisées au sein de la partie australe des océans Indien (vert), Pacifique (orange), Atlantique (violet), et en Amérique du Sud (rouge). ....	27
Figure 11 : Dimorphisme sexuel chez les éléphants de mer du sud.....	28
Figure 12 : Vues de face (a) et de profil (b) du proboscis d'un éléphant de mer mâle adulte reproducteur. ....	29
Figure 13 : Cycle de vie annuel des éléphants de mer austraux.....	30
Figure 14 : Gros plan de l'œil et des vibrisses d'un juvénile d'éléphant de mer. ....	32
Figure 15 : Représentation d'un profil de plongée en basse résolution. ....	35
Figure 16 : Représentation schématique de la multitude de paramètres environnementaux, physiologiques, et écologiques pouvant être mesurés par différentes balises.....	36
Figure 17 : Balise Conductivity-Temperature-Depth Satellite-Relayed Data Loggers (CTD-SRDL). ....	37
Figure 18 : Étapes des manipulations de pose/récupération de balise. ....	39
Figure 19 : Processus de réalisation d'une biopsie sur un mâle éléphant de mer. ....	40
Figure 20 : Bagueage d'un jeune éléphant de mer. ....	43



Figure 21 : Biométries d'un jeune éléphant de mer au sevrage.....	44
Figure 22 : Localisation des sites d'étude.....	45
Figure 23: Satellite tracking of 64 complete post-moult foraging trips of adult female southern elephant seals from Kerguelen Islands.....	54
Figure 24: Hybrid box- and scatterplot of inter-annual blood $\delta^{13}\text{C}$ values of southern elephant seal pups at Kerguelen Islands. ....	56
Figure 25: Marginal probabilities of southern elephant seal pups to be assigned to the Antarctic or sub-Antarctic group.....	57
Figure 26: Mean $\pm$ standard deviation of pup weaning mass through time. ....	58
Figure 27: Latitudinal distribution of female southern elephant seals satellite locations during their post-moult trips. ....	63
Figure 28: Relationship between blood $\delta^{13}\text{C}$ values of female elephant seals and the mean latitude (May-July) of their post-moult trips.....	64
Figure 29: Hybrid box- and scatterplot of interannual blood $\delta^{15}\text{N}$ values of southern elephant seal pups at Kerguelen Islands. ....	65
Figure 30: Relationship between blood $\delta^{13}\text{C}$ values of female elephant seals and their pups' at weaning. ....	66
Figure 31: Empirical distribution of the blood $\delta^{13}\text{C}$ values of pups superimposed with the probability density functions of the mixture model. ....	68
Figure 32: Annual percentages of pups presumably born from female southern elephant seals that foraged either in the Antarctic (light grey) or in sub-Antarctic (dark grey) zones. ....	69
Figure 33: Evolution of the number of days needed by seals to reach neutral buoyancy.....	84
Figure 34: Evolution of the body condition (predicted sinking rate according to the number of days spent at sea during the post-moult foraging trip) of 67 adult females seals. ....	88
Figure 35: Distribution of the post-moult tracks (dots with low opacity) of 67 adult females satellite-tagged on the Courbet Peninsula (2004-2018). ....	89
Figure 36: Generalized additive model of drift rate against the number of days elapsed since the departure from the colony fitted for female 2009-4.....	95
Figure 37: Diagnostic plots of the fitted GAM model for female 2009-4. ....	96
Figure 38: Distribution of residuals for the GLMM explaining the drift rate of individuals...	97
Figure 39: Inter-annual evolution of the predicted drift rate of seals when they left the colony (top) and after 100 days at sea (bottom).....	98
Figure 40: Distribution of the improvement rate of the body condition of seals between 0 and 100 days.....	99
Figure 41: Tracks of the 67 adult female seals for which the kinetic of the drift rate was modelled over the study period. ....	100

Figure 42: Spatial distribution of the post-breeding foraging trips of female southern elephant seals. Tagging was performed at Rivière du Nord in 2017 (orange), and at Morne all the other years (purple).....	113
Figure 43: Boxplots of body length of females (cm). .....	114
Figure 44: Predicted values of the mean (a) maximum diving depth (m) and (b) dive duration (min) during the day (left) and at night (right).....	115
Figure 45: Boxplots of (a) the mean sea surface chlorophyll-a concentration ( $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ), (b) the mixed layer depth (m), and (c) the current speed ( $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ ) at female foraging dives. ....	118
Figure 46: Scatterplot showing the carbon ( $\delta^{13}\text{C}$ ) and nitrogen ( $\delta^{15}\text{N}$ ) stable isotope composition of biopsies of adult and subadult male southern elephant seals, surrounded by marginal density plots showing respectively the distribution of $\delta^{13}\text{C}$ (top) and $\delta^{15}\text{N}$ (right) values.....	119
Figure 47: (a) Predicted body condition index and (b) boxplots of the blood $\delta^{13}\text{C}$ values of pups at weaning. ....	120
Figure 48: Relationship between male skin-fur and blubber stable isotopic values for (a) $\delta^{13}\text{C}$ and (b) $\delta^{15}\text{N}$ . ....	130
Figure 49: Tracks of the post-breeding foraging trips of female southern elephant seals. ....	138
Figure 50: Tracks of the post-breeding foraging trips of female southern elephant seals overlapped on sea surface chlorophyll-a concentration ( $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ). ....	139
Figure 51 : Trajets de deux mâles adultes équipés de balises et ayant effectué deux allers-retours jusqu'au continent Antarctique au cours d'un même trajet alimentaire.....	165

## Table des tableaux

Table I: Blood $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of southern elephant seal pups from 2006-2018 at Kerguelen Islands. Female predicted values after Ducatez et al., 2008 are displayed in the last row.....	55
Table II: Linear models establishing the relationship between female elephant seals blood $\delta^{13}\text{C}$ values (y) and the value of their pups (x).....	66
Table III: Number of dives performed by female seals in each water mass. ....	79
Table IV: Generalized mixed-effect model output of the diving depth including each of the significant fixed explanatory variables (the water mass with PF-SACCF as reference, the time period, and the bathymetry; the year was dropped during the model selection).....	81
Table V: Generalized mixed-effect model output of the dive duration including each of the significant fixed explanatory variables (the water mass with PF-SACCF as reference, the year, the bathymetry, and the time period). ....	82
Table VI: Generalized mixed-effect model output of the percentage of the duration of the hunting time behavior according to the dive duration, including each of the significant fixed explanatory variables (the water mass with PF-SACCF as reference, the diving depth, the number of days elapsed since departure, the bathymetry and the time period; the year was dropped during the model selection). ....	83
Table VII: Generalized mixed-effect model output of the predicted drift rate including each of the significant fixed explanatory variables (the cumulative sum of the duration of the hunting time behavior according to the dive duration, the water mass with PF-SACC as reference, the cumulative sum of the horizontal distance, the year, and the bathymetry).....	87
Table VIII: Linear model output of the mean maximum distance from colony, the horizontal speed, the latitude, and the longitude of foraging trips of adult breeding females. ....	112
Table IX: Linear model output of the breeding female body length. Predictors are the site [year] (Rivière du Nord in 2017 as reference). ....	114
Table X: Linear model output of the mean dive duration and the mean maximum diving depth of foraging dives of breeding females.....	116
Table XI: Linear model output of the mean chlorophyll-a concentration, the mixed layer depth and the current speed at foraging dives of breeding females. ....	117
Table XII: Linear model output of the biopsy $\delta^{13}\text{C}$ of breeding males.....	118
Table XIII: Linear model output of the pup blood $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values (‰), body length and body condition index.....	121

## Résumé :

En raison du manque de séries temporelles associant écologie en mer, paramètres océanographiques, et trajectoires démographiques, peu d'études se sont intéressées aux mécanismes reliant conditions océanographiques, succès alimentaire à l'échelle des trajets en mer, et succès reproducteur associé chez des prédateurs marins. Le présent travail de thèse propose de déterminer l'effet de la variabilité interannuelle des paramètres environnementaux, ainsi que des stratégies alimentaires individuelles, sur l'écologie alimentaire et le succès reproducteur d'une espèce emblématique de l'océan Austral : l'éléphant de mer du sud (*Mirounga leonina*). Grâce à l'étude de séries temporelles d'isotopes stables du carbone et de l'azote, ainsi que de données de télémétrie, cette thèse a mis en évidence que les habitats d'alimentation, ainsi que le comportement de plongée et de recherche alimentaire de femelles éléphants de mer, ont très peu changé au cours des quatorze dernières années. Cette thèse a également révélé que les habitats d'alimentation antarctique et subantarctique sont utilisés dans des proportions similaires par les femelles au cours de la période d'étude. La condition corporelle des femelles s'améliore plus lentement lorsqu'elles s'alimentent dans l'habitat subantarctique (comparé à l'habitat antarctique), et la masse au sevrage de leurs jeunes (considérée comme un proxy du succès reproducteur) est globalement plus élevée que celle de leurs congénères, mais tend à diminuer au cours du temps. Une différence de qualité entre les habitats situés de part et d'autre de l'archipel de Kerguelen a également été mise en évidence, révélant que l'habitat situé à l'ouest de l'archipel semble plus profitable aux femelles éléphants de mer en termes de succès alimentaire et reproducteur. En outre, une structuration des stratégies d'approvisionnement a été mise en évidence entre deux sites d'étude localisés sur l'archipel de Kerguelen. Malgré une constance du comportement des éléphants de mer, une augmentation globale de leur condition corporelle a été mise en évidence au cours de la période d'étude, qui, cumulée à une diminution continue des valeurs en  $\delta^{13}\text{C}$ , suggère que des changements non négligeables sont en train d'opérer au sein des réseaux trophiques de l'océan Austral.

Mots clés : écologie alimentaire, télémétrie, isotopes stables, stratégies alimentaires, succès reproducteur, éléphants de mer austraux.

## **Impacts of environmental parameters on the foraging behaviour and breeding success of southern elephant seals from Kerguelen Islands: influence of individual strategies and inter-annual variability.**

### Abstract :

Because time-series relative to foraging ecology, environmental parameters and population trends are scarce, few studies focused on the mechanisms linking oceanographic variables with the foraging behaviour and breeding success in marine top predators. This PhD thesis aims to assess the effects of inter-annual environmental conditions and individual strategies on the foraging ecology and breeding success of the southern elephant seal (*Mirounga leonina*), a key species of the Southern Ocean. The simultaneous analysis of stable isotopes and tracking-diving time-series highlighted that the foraging habitats, as well as the diving- and foraging behaviour of female seals, remained stable over the last fourteen years. This thesis also revealed a consistency in the utilization proportion of the Antarctic and sub-Antarctic foraging habitats. The body condition of female seals tend to improve less when they exploit the latter habitat, and the corresponding weaning mass of their pups, considered as a proxy of the breeding success, was globally higher but tended to decrease over the study period. A difference in habitat quality was detected between the areas located east and west of the Kerguelen archipelago, with the area located west providing higher foraging and breeding success. Moreover, a structuration in foraging habitat and breeding success was highlighted between two colonies (*i.e.* breeding sites) located at Kerguelen Island. Despite consistency in the behaviour of female seals, an overall improvement in body condition was assessed over the study period. Combined with a global decrease in  $\delta^{13}\text{C}$  values, this result suggests that some modifications are occurring in the food webs of the Southern Ocean.

Keywords: foraging ecology, bio-logging, stable isotopes, foraging strategies, breeding success, southern elephant seals.