



Université du Québec
à Rimouski

ÉVOLUTION DE LA NICHE TROPHIQUE DES GRANDS RORQUALS DU SAINT-LAURENT EN CONTEXTE DE CHANGEMENTS CLIMATIQUES

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en océanographie

pour l'obtention du grade de maître ès sciences (M.Sc.)

PAR

©CHARLOTTE TESSIER-LARIVIÈRE

FÉVRIER 2025

Composition du jury :

Christian Nozais, président du jury, Institut des Sciences de la Mer

Véronique Lesage, directrice de recherche, Ministère de Pêches et Océans Canada

Jory Cabrol, codirecteur de recherche, Ministère de Pêches et Océans Canada

Gesche Winkler, codirectrice de recherche, Institut des Sciences de la Mer

Cory Matthews, examinateur externe, Ministère de Pêches et Océans Canada

Dépôt initial le 1^{er} novembre 2024

Dépôt final le 27 février 2025

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.

REMERCIEMENTS

Je tiens premièrement à remercier ma directrice de maîtrise, **Véronique Lesage**, pour l'opportunité qui m'a permis de découvrir le monde de la recherche sur les mammifères marins et pour m'avoir fait confiance avec un projet de maîtrise rêvé. J'en suis infiniment reconnaissante. Merci pour ta patience, ton support et ton efficacité impressionnante.

Merci à **Jory Cabrol** pour ta présence et ton soutien perpétuel au cours de ce projet. Merci pour ton accueil chaleureux dès le début de cette collaboration. Ta présence a été essentielle pour cet accomplissement.

Merci à **Gesche Winkler** pour ta bienveillance envers tes étudiants. Merci de m'avoir inclus à ton labo – et merci aux membres de ce dernier pour votre écoute et vos conseils, bien que nos espèces d'intérêt diffèrent un peu de grandeur!

Merci à **Christian Ramp**, **Jean-François Ouellet** et **Serge Aucoin** pour les sorties de biopsie et de taggage sur le Namesh et le Sergeant, un des highlights de ces 3 années.

Merci à tous les **MMOs** et les **pilotes** avec qui je suis allée me changer les idées en survolant le Golfe du Saint-Laurent à la recherche de mammifères marins. On a pu partager des moments vraiment spéciaux. Un doux merci pour tout à toi, ma belle amie **Sarah**.

Merci à mes précieuses copines de Rimouski, **Aude**, **Jeanne**, **Margaux**, **Carole-Anne**, **Alexie** et **Aly** pour avoir grandement facilité cette aventure qu'est la maîtrise. Ce fut grandement apprécié de pouvoir partager nos incertitudes tout comme nos réussites ensemble autour d'apéros.

Merci à ma merveilleuse **famille**, à **Chris** et à **West** pour votre présence, votre soutien et vos encouragements, vous me donnez tout le courage dont j'ai besoin.

AVANT-PROPOS

Ce mémoire est présenté sous la forme d'un article scientifique rédigé en anglais pour la soumission ultérieure à une revue scientifique. Il est accompagné d'une introduction et une conclusion générale en français pour offrir une mise en contexte élargie des concepts écologiques et des perspectives additionnelles.

Contribution des auteurs

Véronique Lesage, Jory Cabrol et Gesche Winkler ont guidé l'étudiante lors de la planification du travail en laboratoire, de l'analyse des données et de la rédaction de l'article. V. Lesage est l'idéatrice du projet. R. Sears a fourni les échantillons de peau de rorqual. M. Bérubé a fourni les données génétiques. C. Tessier-Larivière a contribué aux analyses isotopiques en laboratoire, a fait les analyses statistiques et la rédaction du mémoire.

Présentation orale (2) :

Tessier-Larivière C., Letarte A. (2024). L'étude des mammifères marins. Présentation de vulgarisation à l'école internationale Saint-François-Xavier, Rivière-du-Loup, Canada.

Tessier-Larivière C., Letarte A. (2023). L'étude scientifique des mammifères marins. Présentation de vulgarisation à la journée « des filles et des sciences », Rimouski, Canada.

Présentation par affiche (3) :

Tessier-Larivière C., Cabrol J., Lesage V., Ramp C., Sears R., Palsbøll, J.P., Winkler G. (2024). A 28-year record of the trophic niche of three rorqual whales from the Gulf of St. Lawrence, Canada: a perspective on ecosystem changes and potential for competition using

stable isotopes. 25th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals. November 11-15th, Perth, Australia.

Tessier-Larivière C., Cabrol J., Lesage V., Ramp C., Sears R., Winkler G. (2024). L'évolution de l'alimentation des grands rorquals du Saint-Laurent dans un contexte de changements climatiques. Réunion Scientifique Annuelle de Québec-Océan. 6-7 février, Rivière-du-Loup, Canada.

Tessier-Larivière C., Cabrol J., Lesage V., Ramp C., Sears R., Winkler G. (2023). L'évolution de la niche trophique des grands rorquals du Saint-Laurent en contexte de changements climatiques. Réunion Scientifique Annuelle de Québec-Océan. 6-7 février, Rivière-du-Loup, Canada.

RÉSUMÉ

Depuis les années 2000, le golfe du Saint-Laurent connaît un réchauffement qui semble s'accélérer depuis 2010. Ces variations de température peuvent considérablement affecter la structure trophique en modifiant l'abondance ainsi que la distribution de nombreuses espèces. Le rorqual commun (*Balaenoptera physalus*), le petit rorqual (*Balaenoptera acutorostrata*) et le rorqual à bosse (*Megaptera novaeangliae*) co-existent saisonnièrement dans le Saint-Laurent où ils viennent pour s'alimenter et reconstruire leurs réserves énergétiques. Face aux récents changements écosystémiques, ces trois espèces vivent potentiellement d'importantes modifications dans la disponibilité de leurs ressources, bien que leurs capacités à les exploiter reste méconnues. Cette étude vise à comprendre comment la niche trophique de ces trois espèces sympatriques dans le golfe du Saint-Laurent a évolué dans ce contexte de changements climatiques et écosystémiques. Pour ce faire, des données d'isotopes stables d'azote et de carbone de la peau de 1110 rorquals biopsiés entre 1992 et 2019 et de 379 de leurs proies potentielles ont permis de déterminer leurs niches isotopiques respectives, de quantifier leur régime alimentaire et leur degré de spécialisation au niveau individuel. Nos résultats indiquent que la ségrégation des ressources entre les trois espèces a augmenté pendant la période 2011-2019 comparativement aux deux périodes précédentes, comme le montre le peu de chevauchement entre les niches isotopiques. Un récent changement de régime alimentaire vers une dépendance marquée aux poissons pélagiques (capelan, hareng et maquereau) chez les trois espèces et une contribution réduite du krill suggèrent une possible réduction de l'abondance du krill dans le golfe du Saint-Laurent au cours des dernières années. Ces analyses procurent une fenêtre unique sur la capacité de trois espèces de rorquals généralistes à coexister à travers un partage de certaines des ressources alimentaires, en plus d'une certaine adaptation à la pression de compétition. Compte tenu du contexte climatique, la connaissance des proies de choix est primordiale pour guider la conservation de ces espèces.

Mots clés : Niche trophique · Isotopes stables · $\delta^{15}\text{N}$ · $\delta^{13}\text{C}$ · Modèles de mélanges isotopiques · Rorquals · Changement écosystémique · Coexistence · Golfe du Saint-Laurent

ABSTRACT

Since the 2000s, the Gulf of St. Lawrence has been undergoing a warming trend, which seems to have intensified after 2010. These temperature variations can considerably affect trophic structure by modifying abundance and distribution of numerous species. The fin whale (*Balaenoptera physalus*), minke whale (*Balaenoptera acutorostrata*), and humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) seasonally coexist in the Gulf of St. Lawrence (Canada) where they come to feed and replenish their energy reserves. These three species potentially undergo significant modifications in the availability of their resources, as their feeding ground encounter climatic and ecosystemic changes. This study aims to understand how the trophic niche of these sympatric species has evolved over the past three decades. Stable nitrogen and carbon isotope ratios from 1110 whale skin biopsies obtained between 1992 and 2019 and 379 specimens of their potential prey allowed to estimate their respective isotopic niches, diet and specialization index at the individual level. Resource partitioning among these three sympatric species increased during the 2011 – 2019 period compared to the previous periods, as highlighted by the limited overlap observed among their isotopic niches. A recent dietary shift toward an increased reliance on pelagic fish (capelin, herring and mackerel) in all three species and a reduced contribution of krill suggest a possible reduction in krill abundance in the Gulf of St. Lawrence in recent years. These analyses provide unique insights into the ability of three generalist whales to coexist through partitioning food resources and adapting to competitive pressures. Given the climatic context, knowledge of preferred prey is crucial for the conservation of these species.

Keywords: Trophic niche · Stable isotopes · $\delta^{15}\text{N}$ · $\delta^{13}\text{C}$ · Isotopic mixing models · Rorquals · Ecosystemic changes · Climate change · Coexistence · Gulf of St. Lawrence

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	vii
AVANT-PROPOS	ix
RÉSUMÉ.....	xi
ABSTRACT	xiii
TABLE DES MATIÈRES	xiv
LISTE DES TABLEAUX.....	xvii
LISTE DES FIGURES.....	xix
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES	xxi
LISTE DES SYMBOLES	xxiii
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
NICHE ÉCOLOGIQUE	1
Coexistence	2
Chevauchement ou ségrégation des niches	3
Taille de niche	4
STRATÉGIES ALIMENTAIRES.....	4
Spécialisation individuelle	5
LES GRANDS RORQUALS DE L'ATLANTIQUE NORD-OUEST	5
Mécanisme d'alimentation	5
Migration.....	7
Utilisation de l'espace dans le Saint-Laurent.....	8
Connaissances sur l'alimentation.....	9
GOLFE DU SAINT-LAURENT	10
Changements climatiques et écosystémiques (1990-2020).....	10
L'ÉTUDE DE NICHE TROPHIQUE	13
Isotopes stables.....	14
OBJECTIFS DE RECHERCHE	18

CHAPITRE 1 A 28-year record of the Isotopic niche of three rorqual whales from the St. Lawrence, Canada: a perspective on ecosystem changes and potential for competition using stable isotope analysis.....	21
1.1 ABSTRACT	22
1.2 RÉSUMÉ	23
1.3 INTRODUCTION	24
1.4 MATERIALS AND METHODS	28
1.4.1 Sample collection and preparation	28
1.4.2 Stable isotope analyses	31
1.4.3 Data analysis.....	32
1.5 RESULTS	36
1.5.1 Isotopic signatures.....	36
1.5.2 Isotopic niche variation	38
1.5.3 Diet estimation.....	40
1.5.4 Individual diet specialization.....	45
1.6 DISCUSSION	48
1.6.1 Dietary change over time.....	49
1.6.2 Sex-related patterns	51
1.6.3 Resource partitioning.....	52
1.7 CONCLUSION.....	54
1.8 ACKNOWLEDGMENTS.....	55
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	57
IMPORTANCE ET IMPLICATION DES RÉSULTATS.....	57
LIMITATIONS DE L'ÉTUDE.....	59
Limitations méthodologiques de l'étude.....	59
Limitations inhérentes aux des données historique utilisées dans l'étude	61
PERSPECTIVES DE RECHERCHES.....	62
Suivi des données isotopiques et d'abondance	62
Utilisation de l'espace.....	63
État corporel.....	64
Annexe	67
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	77

LISTE DES TABLEAUX

Table 1. Sample size (n) and Bayesian metrics of isotopic niche for fin, humpback and minke whales. Mean values for the posterior distribution of the Bayesian standard ellipse area (SEA _b), location of centroid (LOC), centroid distance (CD) and nearest neighbour distance (NND) are reported for the three periods. Values in parenthesis represent the 95% credible interval.	39
Table 2. Bayesian overlap area (%) of the core Bayesian isotopic niche (SEA _b) between pairs of species for the three periods. Species are fin whales (Bp), humpback whales (Mn) and minke whales (Ba). Values in parentheses are standard deviation (%).	39
Annexe	
Table S1. Mean and standard deviation (SD) of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ isotopic signatures for rorqual potential prey from the Gulf of St. Lawrence (GSL) from 1995 to 2022.	68
Table S2. Mean and standard deviation (SD) of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ isotopic signatures for rorqual potential prey from different regions of the Gulf of Maine / Scotian Shelf and sampled from 1986 to 2012. $\delta^{13}\text{C}$ values initially not subjected to lipid extraction or correction were corrected. $\delta^{15}\text{N}$ values obtained from lipid-extracted samples were applied a correction to restore bulk $\delta^{15}\text{N}$ values (see Logan <i>et al.</i> 2008). $\delta^{13}\text{C}$ values presented are not corrected for the Suess effect.	69
Table S3. Trophic enrichment factors for skin of marine mammals reported in the literature. Studies where samples were subject to lipid-extraction are indicated by an asterisk.	71
Table S4. Mean and standard deviation (SD) of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ isotopic signatures for rorqual potential prey from different regions of the Atlantic Ocean extracted from the literature.	75

LISTE DES FIGURES

- Figure 1.** Schéma explicatif de différentes hypothèses de chevauchement des niches écologiques pour différents cas de disponibilité de ressources (Pianka 1972, Evans *et al.* 2005).....3
- Figure 2.** Schéma explicatif simplifié de la dynamique des isotopes de carbone (Newsome *et al.* 2007, Graham *et al.* 2010) et d’azote (Sigman & Casciotti 2001) dans l’environnement marin côtier et pélagique.....17
- Figure 3.** Study area ranging from Gulf of Maine and Scotian Shelf (GoM/SS) to Gulf of St. Lawrence (GSL). The blue zone represents the northwestern Gulf of St. Lawrence (nwGSL) and sampling zone for rorquals and prey.31
- Figure 4.** Trends in isotopic $\delta^{15}\text{N}$ (top panel) and $\delta^{13}\text{C}$ (bottom panel) values in fin whales from 1992 to 2019 (dark blue), humpback whales from 1995 to 2019 (blue), and in minke whales from 2006 to 2019 (grey). Background color represent the different periods used for analysis of trophic niches and quantitative diet composition. P-values represent significance of the smooth parameter.....37
- Figure 5.** Core isotopic niche represented by the standard ellipse area (SEA), which includes approximately 40% of the individuals. The starting sampling year varied between species (1992 for fin whales, 1995 for humpback whales, and 2006 for minke whales). Modes for Bayesian standard ellipse area (SEAb) posterior distributions are represented by density plots showing the 50, 75 and 95% credible intervals.38
- Figure 6.** Mean and standard deviation (bars) of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ isotopic signatures of potential prey or prey groups (when isotopically similar) from nwGSL and GoM/SS and consumers (fin, humpback and minke whales) for the three periods. A trophic enrichment factor (1.01 of $\delta^{13}\text{C}$; 1.57 for $\delta^{15}\text{N}$) was applied to rorqual signatures.40
- Figure 7.** Diet composition of fin whales from 1992 to 2019, of humpback whales from 1997 to 2019 and of minke whales from 2001 to 2019. Mean dietary proportions are presented for each year. Credible intervals were omitted for clarity. Prey groups and associated contributions are the result of both *a priori* grouping of isotopically similar prey, and *a posteriori* grouping due to

correlation in estimated contributions of prey to the diet. Prey were from the nwGSL and GoM/SS when location was omitted in the legend. 43

Figure 8. Mean contributions to diet (%) of prey or prey groups that were aggregated *a posteriori* (see Figure 5a) due to inversely correlated contributions (see Figure S4). 44

Figure 9. Frequency distribution of individual specialization index (ϵ) for fin whale and humpback whale for Period 1 (1992–2000), and for fin whale, humpback whale and minke whale for Period 2 (2001–2010) and Period 3 (2011–2019). Sample means (dotted line) and standard deviations are shown for each species. 47

Annexe

Figure S1. Number of biopsies taken for each species according to A) years and B) Julian days. 67

Figure S2. Sample processing according to preservation methods. Preservation is for rorqual skin samples only. Lipid-extraction is for both prey muscle and rorqual skin samples. Methods of extraction are shown, with *Soxhlet extraction exclusively used for prey muscle samples. 70

Figure S3. Correlation coefficient among *a priori* groups of MixSIAR models for the three periods and three species values. 74

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

AIC	Akaike information criterion
AFC	Autocorrelation function
CD	Centroid distance
DFO	Department of Fisheries and Oceans
DIC	Dissolved inorganic carbon
DIN	Dissolved inorganic nitrogen
DMSO	Dimethyl sulfoxide solution
GAM	Generalised additive model
GlmTMB	Generalized linear mixed model built on Template Model Builder
GSL	Gulf of Saint-Lawrence
GoM/SS	Gulf of Maine/Scotian shelf
LOC	Location of centroid
MICS	Mingan Islands Cetacean Study
MixSIAR	Mixing models for Stable Isotopes Analysis in R
NND	Nearest neighbour distance
nwGSL	Northwestern Gulf of Saint-Lawrence
PERMANOVA	Permutational multivariate analysis of variance

SD	Standard-deviation
SEA	Standard ellipse area
SEA_b	Bayesian standard ellipse area
SIBER	Stable Isotopes Bayesian Ellipse in R
Spp.	Species (plural)
SST	Sea surface temperature
TEF	Trophic enrichment factor

LISTE DES SYMBOLES

$\delta^{13}\text{C}$	Ratio of the stable carbon isotopes ^{13}C and ^{12}C
$\delta^{15}\text{N}$	Ratio of the stable nitrogen isotopes ^{15}N and ^{14}N
$\delta^{34}\text{S}$	Ratio of the stable sulfur isotopes ^{34}S and ^{32}S
ϵ	Individual specialisation index
‰	Permil

INTRODUCTION GÉNÉRALE

NICHE ÉCOLOGIQUE

La théorie de niche écologique est un concept fondamental de l'écologie des communautés et de la compréhension des processus évolutifs. Elle a été énoncée pour la première fois par Grinnell (1917) sous la forme de niche d'habitat, puis par Elton (1972) sous l'angle de niche fonctionnelle, pour ensuite être formellement définie par Hutchinson (1957) comme un hypervolume dans un espace multidimensionnel où chaque composante de la niche représente un axe. La niche de Grinnell représentait la place potentielle de l'espèce alors que la niche définie par Elton référait à la place actuelle de l'espèce (Vandermeer 1972). Hutchinson (1957) a spécifié cette nuance en mentionnant la distinction entre une niche fondamentale et réalisée. La niche fondamentale représente l'ensemble des conditions dans lesquelles une espèce peut théoriquement survivre et se reproduire. La niche réalisée représente quant à elle ce qui est réellement utilisé et donc, intègre la somme des interactions intrinsèques et extrinsèques à l'espèce (p. ex. physiologie, compétition), représentant ainsi une fraction de la niche fondamentale. Elles sont également respectivement qualifiées de niches « pré-interactions » et « post-interactions » (Vandermeer 1972). Cependant, ces dernières ne considèrent pas l'effet des métapopulations sur la structuration des niches (Hanski 1999). En effet, la niche étendue (*expanded niche*) inclut une plus grande diversité de conditions environnementales que la niche fondamentale puisqu'elle comprend les habitats puits, où l'espèce ne pourrait survivre sans une immigration continue (Pulliam 1996). Cette ségrégation spatio-temporelle des sous-populations peut fortement influencer la

structuration des communautés et donc la coexistence stable ou instable entre les espèces (Gause 1934).

Coexistence

Le principe de Gause veut que deux espèces sympatriques ne puissent occuper la même niche écologique indéfiniment (Gause 1934). En effet, l'exclusion compétitive s'explique par le fait que les dynamiques évolutives favorisent l'espèce la mieux adaptée, menant ainsi à l'exclusion progressive de l'un des compétiteurs. Il est possible que ce compétiteur développe de nouveaux traits pour réduire la compétition interspécifique en bougeant sa niche au sein du gradient environnemental dans le temps, l'espace ou les ressources (Chesson 2000). De ce fait, l'exclusion compétitive conduit à la différenciation des niches. Pour toutes paires d'espèces coexistantes apparaissant écologiquement similaires, il existe donc certainement des différences écologiques subtiles qui distinguent leurs niches (MacArthur 1958). Dans le cas d'espèces cryptiques morphologiquement identiques, la physiologie fait partie de l'origine de ces différences (p. ex. Muangmai *et al.* 2015, Cabrol *et al.* 2020). Cette différenciation a le potentiel de leur permettre, grâce à des mécanismes de stabilisation et d'égalisation, une coexistence stable dans le temps (Chesson 2000). Les mécanismes de stabilisation compensent les inégalités de fitness et impliquent que la compétition intraspécifique soit supérieure à la compétition interspécifique, par exemple due à une boucle de rétroaction densité-dépendante. Les mécanismes d'égalisation réduisent l'amplitude des inégalités de fitness qui peuvent annuler les effets des mécanismes de stabilisation, et sont par exemple une différence de taux de mortalité ou de susceptibilité à la prédation (Chesson 2000). La coexistence stable peut être déterminée grâce à un critère d'invasibilité; il impose que chaque espèce soit en mesure de croître après une diminution d'abondance, et ce, en présence du reste de la communauté et en absence d'immigration (Chesson 2000, Gravel *et al.* 2006).

Chevauchement ou ségrégation des niches

Le degré de partage des ressources peut se mesurer par le chevauchement des niches écologiques. L'hypothèse du chevauchement des niches (*niche overlap hypothesis*, Pianka 1972) propose un chevauchement maximum tolérable plus bas dans les communautés où la compétition interspécifique est plus forte que dans celles où elle est plus faible. Selon cette hypothèse, le partage des ressources mène à un chevauchement plus grand lorsque les ressources sont illimitées (p. ex. Pianka *et al.* 1974, Croxall *et al.* 1999, Barger & Kitaysky 2012). L'hypothèse alternative est celle de la largeur de niche (*niche breadth mechanism*; Evans *et al.* 2005) qui suggère une diminution du chevauchement et de la taille des niches avec l'augmentation de la productivité de l'écosystème. Sous ce postulat, la taille moyenne des niches diminuerait lorsque les ressources sont illimitées, puisque plus d'individus ayant des niches spécialisées peuvent prospérer (p. ex. Lesser *et al.* 2020) et, par extension, inversement dans le cas de ressources limitées. Il est toutefois peu probable que cette dernière hypothèse soit généralisable à long-terme (Evans *et al.* 2005). En pratique, le chevauchement des niches est garant de la quantité relative de compétition intra et interspécifique et non de l'intensité de la compétition (Abrams 1980).

Figure 1. Schéma explicatif de différentes hypothèses de chevauchement des niches écologiques pour différents cas de disponibilité de ressources (Pianka 1972, Evans *et al.* 2005).

Taille de niche

La largeur de niche (Levins 1968) est une mesure de la diversité de ressources pouvant être utilisées par une espèce. La quantification de la largeur de niche est généralement basée sur des proxys comme une caractéristique morphologique (p. ex. appareil de filtration; Werth *et al.* 2018), le choix d'habitat (niche environnementale; Prieto *et al.* 2017), l'écologie alimentaire via la sélection des proies (niche trophique; Witteveen & Wynne 2016) ou un aspect comportemental (niche sociale; Wray *et al.* 2021 ou niche acoustique; Sinsch *et al.* 2012). Chacune de ces composantes représente des subdivisions de la niche écologique. La largeur de niche est généralement exprimée en calculant l'hétérogénéité au sein d'un ensemble de mesures écologiques. La taille de la niche trophique, souvent évaluée à l'aide de la diversité alimentaire, est une composante simple et fréquemment étudiée de la niche écologique (p. ex. Ryan *et al.* 2013, Das *et al.* 2017, Shiffman *et al.* 2019, Land-Miller *et al.* 2023, Plint *et al.* 2023, etc.).

STRATÉGIES ALIMENTAIRES

La taille de la niche trophique évolue selon deux stratégies qui s'opposent au niveau alimentaire, soit celle du spécialiste qui consomme majoritairement une proie optimale avec grande efficacité et celle du généraliste qui profite des proies spatio-temporellement disponibles (MacArthur & Levins 1964, Roughgarden 1972). Il s'agit d'un compromis évolutif entre exceller dans une activité (spécialiste) ou être moins performant dans plusieurs activités (généraliste). La première stratégie est avantageuse dans le cas où la proie cible est abondante et stable; alors que l'autre l'est lorsque la disponibilité de la ressource optimale est insuffisante ou instable (MacArthur & Levins 1964). En ce sens, les spécialistes sont plus vulnérables aux changements rapides de l'environnement (Clavel *et al.* 2011) que les généralistes (Wilson *et al.* 2008). Dans ces théories, les espèces sont souvent traitées comme une entité alors qu'au contraire, les populations généralistes ont le potentiel d'être composées d'individus généralistes ou de plusieurs spécialistes s'alimentant sur différentes ressources

(Van Valen 1965, Roughgarden 1972, Bolnick 2003, Bearhop *et al.* 2004). Ces populations dites généralistes ont le potentiel de posséder cette variabilité interindividuelle qui est communément qualifié de spécialisation individuelle (p. ex. Werner & Sherry 1987).

Spécialisation individuelle

La spécialisation individuelle permet une fine division des niches individuelles afin d'éviter que les individus d'une même population ne soient en compétition complète avec des niches identiques (Roughgarden 1972). La compétition intraspécifique encourage donc la spécialisation individuelle et mène à l'expansion de la taille de niche alors que la compétition interspécifique tend à restreindre cette dernière. Le degré de la spécialisation individuelle dépend également de la prédation et des opportunités écologiques (accès aux ressources; Araujo 2011). Le choix de la ressource par un individu peut s'expliquer en partie par la théorie de quête alimentaire optimale (*optimal foraging theory*; Schoener 1971). Les préférences individuelles pour des ressources alternatives reflètent une interaction complexe entre les caractéristiques des ressources, l'abondance des ressources et le phénotype de l'individu. Ces préférences interagissent ensuite avec la disponibilité des proies, les taux d'évasion, l'hétérogénéité environnementale et les interactions sociales pour façonner l'utilisation réelle des ressources par l'individu (Bolnick *et al.*, 2003).

LES GRANDS RORQUALS DE L'ATLANTIQUE NORD-OUEST

Mécanisme d'alimentation

Les grandes baleines (*great whales*), terme informel regroupant les plus grands cétacés, comportent les rorquals les plus communs en Atlantique Nord; dont font partie le petit rorqual (*Balaenoptera acutorostrata*), le rorqual à bosse (*Megaptera novaeangliae*) et le rorqual commun (*B. physalus*). Le mot rorqual prend son origine du norvégien « røykval » qui signifie « baleine à sillons » en référence à leurs plis ventraux (CNRTL 2012). En effet, les

rorquals de la famille des Balénoptéridés se distinguent des autres baleines à fanons par ce trait commun qui forme une poche extensible permettant une alimentation par englutissement (Pivorunas 1979). Cette anatomie leur permet de limiter l'échappement des proies en englutissant un grand volume d'eau et de proies en premier et en rejetant l'eau ensuite. Les proies restent coincées dans la cavité buccale et sont avalées. Selon Goldbogen (2007), les rorquals communs engouffrent un volume d'eau moyen de 71 m³, ce qui est supérieur à leur volume corporel entier. Ceux-ci, contrairement aux rorquals bleus, utiliseraient leur langue en la rétractant vers l'arrière en approchant des proies de façon à créer un mouvement d'eau rapide vers la bouche (Pivorunas 1979). Leur mâchoire inférieure capable de désarticulation permet de maximiser l'ouverture buccale (Lambertsen *et al.* 1995, Goldbogen *et al.* 2007, 2010). Une plus grande ouverture buccale maximise l'efficacité d'engouffrement, ce qui explique que la bouche occupe 25% de la longueur totale du corps de la baleine (Goldbogen *et al.* 2010), qui a une taille corporelle pouvant aller jusqu'à 24 mètres pour le rorqual commun.

La grande taille corporelle des rorquals requiert de hautes exigences énergétiques. L'alimentation par engouffrement latéral (*lunge feeding*) permet de hauts gains, mais a aussi une haute demande métabolique limitant le temps possible de recherche de nourriture et le type de proies pouvant être sélectionnées (Acevedo-Gutierrez *et al.* 2002, Goldbogen *et al.* 2007), bien que le niveau de coût soit récemment mis en doute (Videsen *et al.* 2023). Il reste qu'évidemment, pour sa survie, le gain net d'énergie d'un individu doit être supérieur à sa perte d'énergie (Costa 2009). Pour les « *capital breeders* », ce gain doit être nettement supérieur afin d'en stocker des surplus pour éventuellement être utilisé pendant la migration ou la reproduction lorsque la demande surpassera l'approvisionnement énergétique (Jönsson 1997, Houston *et al.* 2007, Lockyer 2007). Les rorquals ont la majorité de leurs réserves énergétique sous forme de lipides, principalement des triacylglycérols, qui forment une couche de tissus adipeux sous leur peau (Pivorunas 1979, Iverson 2009), en plus d'être stockés aussi dans l'abdomen et les muscles (Lockyer 1986). En plus de contribuer à l'isolation thermique, cette stratégie de gestion d'énergie est avantageuse pour le stockage à long terme dans le cas où il existe des contraintes temporelles quant à l'obtention des

ressources à cause de leurs disponibilités, du risque de prédation ou encore du temps disponible à allouer à l'alimentation pendant la période de reproduction (Jönsson 1997, Iverson 2009).

Les variations saisonnières dans la disponibilité des proies sont un facteur déterminant des migrations longue distance chez plusieurs espèces (Alerstam *et al.* 2003). En effet, le moment des migrations des rorquals est synchronisé avec les efflorescences planctoniques et diffère selon les espèces (Visser *et al.* 2011, Pérez-Jorge *et al.* 2020, Szesciorka *et al.* 2020). Le moment et l'utilisation de l'espace lors des migrations sont basés sur la mémoire de la phénologie moyenne à long terme des proies d'intérêts (Fagan *et al.* 2013, Abrahms *et al.* 2019, Fagan 2019). Une diminution de la prédictibilité du paysage réduit grandement les bénéfices d'un mécanisme de navigation basé sur la mémoire (Mueller *et al.* 2011), puisque la synchronicité est primordiale (*match-mismatch hypothesis*; Cushing 1990). Ceci est sans mentionner la présence de facteurs de stress extrinsèques tels que l'élévation du bruit ambiant (Richardson *et al.* 1995, Southall *et al.* 2019) ou le trafic maritime (Schoeman *et al.* 2020) qui ajoutent des contraintes d'utilisation du territoire.

Migration

Les rorquals sont les mammifères qui réalisent les plus longues migrations (~ 9000 km; Kettner *et al.* 2022). Il est généralement admis qu'ils se nourrissent dans les eaux froides et productives des hautes latitudes en été et mettent bas dans les eaux tropicales ou subtropicales en hiver. Les rorquals à bosse, par exemple, sont connus pour se reproduire dans les Caraïbes (Whitehead & Moore 1982). Toutefois, les localisations précises de lieux de reproduction et les patrons migratoires sont peu connus pour plusieurs autres espèces. Des migrations latitudinales sont le plus souvent observées (p. ex. Whooley *et al.* 2011, Silva *et al.* 2013; Lesage *et al.* 2017; Ramp *et al.* 2024), bien que des mouvements longitudinaux soient aussi documentés (p. ex. Olsen *et al.* 2009, Prieto *et al.* 2014, Jones *et al.* in press). L'utilisation de balises satellite (Lesage *et al.* 2017, Pérez-Jorge *et al.* 2020, Kettner *et al.* 2022, Ramp *et al.* 2024); de données acoustiques (Risch *et al.* 2014, Davis *et al.* 2020,

Delarue *et al.* 2022) et de photo-identification (Ramm 2020, Lundström 2023, Jones *et al.* in press) peut contribuer à mieux comprendre l'utilisation de l'espace et la structure des populations de rorquals.

Utilisation de l'espace dans le Saint-Laurent

Il est connu que la marge du plateau continental sur la côte est américaine et canadienne est une zone empruntée par les petits rorquals lors de leur migration saisonnière avant leur arrivée dans le Saint-Laurent (Risch *et al.* 2014), et que le plateau néo-écossais connaît une fréquentation importante par cette espèce, ainsi que par le rorqual à bosse et le rorqual commun (Risch *et al.* 2014, Delarue *et al.* 2022).

Étant très mobiles, les rorquals communs occupent plusieurs régions du Saint-Laurent durant la saison d'alimentation (Roy *et al.* 2018), avec des individus visitant plusieurs de ces sites (Schleimer *et al.* 2019). L'estuaire du Saint-Laurent est l'un des sites bien connus pour sa fréquentation par le rorqual commun (Edds & Macfarlane 1987, Tournois 2003, Martins *et al.* 2018, Simard & Roy 2018; Ramp *et al.* 2024). Cependant, la photo-identification montre que moins de 10% des individus identifiés dans le nord du Golfe ont aussi été identifiés dans l'estuaire depuis 1992, bien que l'effort d'échantillonnage soit moins grand dans ce dernier secteur (J. Delarue, R. Sears et R. Michaud, données non publiées; Robbins *et al.* 2007), suggérant qu'il y aurait peu d'échange entre ces deux zones. La présence des baleines à bosse y est occasionnelle et seuls quelques individus utilisent l'estuaire en même temps (Sergeant 1966, Edds & Macfarlane 1987, Tournois 2003, Ramp 2008, Martins *et al.* 2018). Les rorquals à bosses du Saint-Laurent sont aussi aperçus dans la région de la côte gaspésienne, la région au large de Sept-Îles (nord-ouest du GSL) ainsi que dans le détroit de Belle-Isle (Ramp 2008, Comtois 2010). Le petit rorqual est le plus abondant des rorquals dans le parc marin Saguenay Saint-Laurent (estuaire du Saint-Laurent; Chion *et al.* 2011), mais son utilisation générale du Saint-Laurent n'est pas bien connue.

Connaissances sur l'alimentation

Les connaissances sur l'alimentation des grands rorquals du Saint-Laurent datent surtout du 19^e siècle lorsque la chasse à la baleine était effectuée. Cette pratique commerciale aurait décimé jusqu'à 3000 animaux dans les eaux de l'est du Canada, seulement pour le rorqual à bosse (Reeves & Smith 2002). Cela a mené les populations à de bas niveaux d'effectifs, duquel elles ne se sont pas toutes remises encore. Au Canada, les populations de rorqual de l'Atlantique Nord sont désormais protégées en vertu de la loi sur les espèces en péril. Le Comité sur la situation des espèces en péril au Canada a assigné le statut « d'espèce préoccupante » au rorqual commun (COSEPAC 2019) et celui d'espèce « non en péril » au petit rorqual et au rorqual à bosse (COSEPAC 2003, COSEPAC 2006).

Cette période sombre pour les populations de grands rorquals aura néanmoins permis l'obtention de données sans précédent sur ces espèces, via entre autres l'accès aux contenus stomacaux (Sergeant 1963, Sergeant 1966, Mitchell 1974). Depuis la fin de la chasse commerciale, les données directes disponibles quant à l'alimentation se limitent majoritairement aux observations sur le terrain, qui sont moins révélatrices puisqu'elles sont limitées dans le temps et l'espace (Sergeant 1966, Overholtz & Nicolas 1979, Watkins & Schevill 1979). Le capelan (*Mallotus villosus*), le hareng atlantique (*Clupea harengus*), le lançon (*Ammodytes* sp.) et le maquereau atlantique (*Scomber scombus*) sont des poissons pélagiques formant des agrégations denses adéquates pour une alimentation par engouffrement, connues pour être consommées par les grands rorquals, particulièrement le petit rorqual et le rorqual à bosse (Sergeant 1963, 1966, Mitchel 1974, Watkins & Schevill 1979, Overholtz & Nicolas 1979). Le krill arctique (*Thysanoessa* spp.) et le krill nordique (*Meganctiphanes norvegica*) sont des organismes zooplanctoniques riches en lipides et connus pour être particulièrement importants pour les rorquals communs (Sergeant 1963, 1966, Mitchel 1974). Plus récemment, des recherches utilisant des méthodes indirectes avec des traceurs biochimiques confirment ces tendances pour le golfe (rorqual commun, rorqual à bosse et petit rorqual; Gavrilchuk *et al.* 2014) et l'estuaire du Saint-Laurent (rorqual commun; Cabrol *et al.* 2021).

GOLFE DU SAINT-LAURENT

Le golfe du Saint-Laurent (GSL) est une mer mi-close fortement influencée par les conditions océaniques de l'Atlantique et de l'Arctique, notamment par le Gulf Stream et le courant du Labrador (Lauzier & Trites 1958, Koutitonsky & Bugden 1991). Plusieurs facteurs clés distinguent ce système : que ce soit la couverture de glace saisonnière qui influence le système sur toute l'année ou bien le chenal laurentien, vallée sous-marine d'origine glaciaire s'étendant du bout du plateau continental jusqu'à l'embouchure du Saguenay. En effet, la productivité notable du Saint-Laurent est en partie due à la remontée des eaux de fond à la tête du chenal laurentien, dans l'estuaire du Saint-Laurent (El-Sabh & Silverberg 1990). Cette dernière est une zone importante pour la ponte des œufs de krill (Plourde *et al.* 2011, Benkfort *et al.* 2019), alors que le gyre d'Anticosti, un courant giratoire antihoraire situé dans le nord-ouest du Golfe, est une zone caractéristique et importante pour la production et la rétention du krill est (El-Sabh 1976). De plus, la présence de la couche intermédiaire froide en période estivale est une caractéristique significative qui permet la cohabitation d'espèce boréale et tempérée, comme le krill arctique *Thysanoessa raschii* et nordique *Meganyctiphanes norvegica* (McQuinn *et al.* 2015) respectivement, dans un système fortement stratifié (Lauzier & Bailey 1957).

Changements climatiques et écosystémiques (1990-2020)

Le Saint-Laurent connaît des changements écosystémiques majeurs dus aux changements climatiques (Long *et al.* 2016) ainsi qu'aux perturbations anthropiques, dont notamment la surpêche (Savenkoff *et al.* 2007), la pollution acoustique (Chion *et al.* 2017) et chimique (e.g. Blouin *et al.* 2022); qui se reflètent sur la structure des communautés (Rioux *et al.* 2023), ainsi que dans ses conditions physiques et chimiques.

Les températures de l'eau des années 1990 étaient sous la moyenne à long terme, ce qui a pu impacter la productivité des poissons (Mann & Drinkwater 1994, Parsons & Lear 2001). Mais cette période a été surtout marquée par le déclin de plusieurs poissons de fond, dû à la

surexploitation commerciale, tels que la plie américaine (*Hippoglossoides platessoides*), le flétan atlantique (*Hippoglossus hippoglossus*), le sébaste (*Sebastes* spp.) et la morue atlantique (*Gadus morhua*; Myers *et al.* 1996, Pedersen *et al.* 2017). Cette dernière a atteint le niveau d'abondance le plus bas historiquement connu, menant à l'effondrement de sa pêche en 1992 (CSAS 1994, Myers *et al.* 1996; 1997). La diminution de ce groupe fonctionnel coïncide avec une augmentation de l'abondance des proies benthiques, particulièrement la crevette nordique (*Pandalus borealis*) et le crabe des neiges (*Chionoecetes opilio*) dans le nord-ouest de l'Atlantique (Worm & Myers 2003, Frank *et al.* 2005, Savenkoff *et al.* 2006). Un relâchement de la pression de prédation sur les petits poissons fourrages (capelan (*Mallotus villosus*) et lançons (*Ammodytes* sp); Frank *et al.* 2005, Savenkoff *et al.* 2007, Benoît & Swain 2008, Bundy *et al.* 2009) aurait aussi conjointement eu lieu. La communauté précédemment dominée par les poissons de fond connaît alors un changement vers une prédominance des invertébrés et des poissons fourrages pélagiques, créant une modification dans la disponibilité des proies importantes des grands rorquals.

Les années 2000 ont été caractérisées par des valeurs correspondant à la moyenne de 1991-2020 en termes de température de l'eau (Galbraith *et al.* 2024a). Les années 2010 ont connues quant à elles des tendances marquées de réchauffement des eaux de surface et de fond, une épaisseur de glace réduite (Thibodeau *et al.* 2010, Plourde *et al.* 2014, Galbraith *et al.* 2024b) et des concentrations d'oxygène au fond de plus en plus réduites (Gilbert *et al.* 2005, Jutras *et al.* 2020, Blais *et al.* 2024). Les poissons de fond, précédemment surpêchés, sont toujours en faible abondance (Morue franche; Pedersen *et al.* 2017, DFO 2021 et Plie canadienne; Ricard *et al.* 2016, Bourdages *et al.* 2022), malgré le moratoire prolongé et les nombreuses restrictions de pêche encore mises en place. Le maquereau atlantique (*Scomber scombrus*; Smith *et al.* 2022), le hareng atlantique (*Clupea harengus*; DFO 2022a), la crevette nordique (Bourdages *et al.* 2020, DFO 2022b) et le flétan du Groenland (Gauthier *et al.* 2021) connaissent à leur tour des déclinés marqués. En revanche, certaines espèces sont en augmentation notable, comme le sébaste (Senay *et al.* 2021), dont le moratoire sur la pêche a été levé en 2024 (DFO 2024) et le bar rayé du sud du Golfe nouvellement rétabli (*Morone saxatilis*; DFO 2023). Les phoque gris, phoque du Groenland et phoque commun connaissent

également une croissance d'effectif (Hammill *et al.* 2021, Mosnier *et al.* 2023), et sont des compétiteurs potentiels des rorquals, ayant des poissons pélagiques comme proies principales. Pour ce qui concerne le zooplancton, les communautés connaissent des modifications dans leur composition, leur abondance et leur phénologie (Sorochan *et al.* 2019, Blais *et al.* 2024). Cette période récente est donc à nouveau caractérisée par des modifications dans la disponibilité des proies des grands rorquals.

En ce qui concerne le krill du Saint-Laurent, sa biomasse serait affectée négativement par des températures de surface supérieures à 16°C (Plourde *et al.* 2016). Le krill arctique (*Thysanoessa raschii* et *T. inermis*), en tant qu'espèce boréale-arctique, peut voir son métabolisme affecté par des températures supérieures à 12°C, tandis que le krill nordique (*Meganyctiphanes norvegica*) semble démontrer une plus grande tolérance thermique (Huenerlage & Buchholz 2015, Ollier *et al.* 2018). En 2009, elles occupaient respectivement 60:40 de la biomasse de krill de l'estuaire et du nord-ouest du GSL (McQuinn *et al.* 2015). De 2008 à 2015, leurs densités moyennes respectives n'ont pas montré de variation interannuelle significative (matériel supplémentaire de Guilpin *et al.* 2020). Les données d'abondance sont toutefois manquantes depuis lors pour évaluer leur évolution récente dans le Saint-Laurent. Cependant, la tendance générale des stocks de krill dans l'Atlantique Nord est une compression de l'étendue géographique vers le nord, toutefois sans décalage, ce qui résulte en une diminution de la superficie habitable et de l'abondance du krill (Edwards *et al.* 2021).

Le changement de type de proie ou de leur distribution peut modifier les zones d'alimentation des grands rorquals (Nøttestad *et al.* 2015). C'est pourquoi les changements climatiques sont enclins à accélérer les changements de distribution des mammifères marins (Moore & Huntington 2008, Silber *et al.* 2017). Dans certaines zones du nord-ouest du GSL, les observations de baleines bleues ont diminué depuis les années 1980 (Comtois *et al.* 2010, Ramp & Sears 2013). Cela pourrait être associé à une abondance réduite du krill arctique – sa proie préférée, ce qui les pousserait à s'alimenter ailleurs (Lesage *et al.* 2018). En opposition, les observations de baleines à bosse ont augmenté (Comtois *et al.* 2010), ce qui

pourrait justement refléter le changement dans la disponibilité des proies des années 1990. Malgré cela, depuis les années 2000, il a été montré que le succès reproducteur des rorquals à bosse est en diminution. Pour ces *capital breeder*, cela suggère une difficulté à accumuler une assez grande réserve d'énergie pour mener à terme une grossesse et procurer les soins parentaux (Kershaw *et al.* 2020). Dans l'optique d'augmenter la compréhension de ce que vivent ces prédateurs, l'étude des fluctuations temporelles des niches trophiques peut être utile pour révéler des changements dans la disponibilité ou la qualité des proies, de même que dans la capacité des espèces à répondre aux changements des écosystèmes (p. ex. Fleming *et al.* 2016).

L'ÉTUDE DE NICHE TROPHIQUE

L'étude des niches trophique se réalise traditionnellement via l'observation directe du comportement alimentaire sur le terrain ou via l'utilisation de contenus stomacaux ou fécaux (Watkins & Schevill 1979, Sergeant 1966, Smith & Whitehead 2006). Ces méthodes sont seulement pertinentes pour déterminer la niche trophique à un moment et à un endroit précis et peuvent poser des défis notables pour des espèces difficiles d'accès, particulièrement pour des espèces marines migratrices qui passent beaucoup de temps submergées et loin des côtes, comme les cétacés. Les contenus stomacaux ont l'avantage de pouvoir fournir des données précieuses sur la taille, le poids et le sexe des proies ingérées (p. ex. Lick & Patowski 1998). Cependant, tout comme les fèces, ils sont biaisés pour les compositions relatives dus au taux différentiel de digestion associé aux structures solides comme l'exosquelette des crustacés ou les otolithes de certaines espèces de poissons qui ont un temps de résidence plus grand (Bigg & Fawcett 1985, Jobling & Breiby 1986). De plus, l'accès à ceux-ci est limité par la rareté des animaux morts depuis la fin de la chasse aux baleines, tandis que les animaux échoués ne seront potentiellement pas représentatifs d'une population saine (Cloyed *et al.* 2023, Payo-Payo *et al.* 2013). Des méthodes indirectes utilisant les traceurs biochimiques, tels que les isotopes stables ou les acides gras, permettent d'éviter les limitations précédemment mentionnées. En effet, ceux-ci permettent une quantification des proies

consommées pour une période variant de quelques jours à quelques mois selon le tissu échantillonné (revue dans Texeira *et al.* 2022), et ce de façon minimalement invasive, nécessitant seulement un petit échantillon de tissus pouvant être récolté sur les animaux vivants et en liberté.

Isotopes stables

Les isotopes d'un même élément du tableau périodique diffèrent de masses isotopiques dus à un nombre inégal de neutrons. L'azote et le carbone ont chacun deux isotopes considérés stables (^{12}C , ^{13}C et ^{14}N , ^{15}N), ce qui signifie qu'ils ne subissent pas de désintégration radioactive (Fry 2006). Les isotopes plus légers d'azote et de carbone sont nettement majoritaires dans l'environnement, avec par exemple une proportion de 99.63% pour le ^{14}N (Ehleringer & Rundel 1989, Fry 2006). Ces éléments subissent du mélange et du fractionnement à travers des processus métaboliques, biochimiques ou physico-chimiques, changeant ainsi leurs ratios dans les différents milieux et tissus (Fry 2006). Ces ratios sont utiles notamment pour inférer les interactions trophiques des espèces marines migratrices, qui posent des défis notables d'observation et de suivi (Newsome *et al.* 2010). Cette méthode se base sur le fait que la signature biochimique d'un consommateur reflète celles de ses proies (Gannes *et al.* 1997).

Les rapports d'isotopes stables du carbone ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) et de l'azote ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$), notés $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$, ont l'avantage d'intégrer de l'information sur une durée de temps qui varie selon le tissu examiné. En effet, le taux de renouvellement des isotopes dépend du niveau d'activité métabolique du tissu (Tieszen *et al.* 1983). Par exemple, il sera de quelques jours pour le foie (Tieszen *et al.* 1983) alors que les dents ou les fanons contiennent l'information de toute la vie (Best & Schell 1996, Walker & Macko 1999). La valeur isotopique entre les tissus peut également varier dû au processus de routage isotopique; qui implique la distribution de composant alimentaire isotopiquement distinct vers différents tissus (Schwarcz 1991).

Le $\delta^{13}\text{C}$ représente les sources en carbone du réseau trophique (Gearing *et al.* 1984), permettant par exemple de distinguer une alimentation d'origine pélagique ou côtière dû à une différente signature de la matière organique selon le milieu (Painting *et al.* 2013). Les patrons isotopiques du carbone sont difficiles à prédire dû à la complexité des processus chimiques et physiques du milieu marin. Néanmoins, il est connu que les valeurs dans l'environnement sont affectées par la température, la salinité, les patrons d'upwelling et de courants locaux, l'influence du ruissellement terrestre, l'échange gazeux avec le CO_2 atmosphérique et la fractionnement biologique, qui est différente selon la voie photosynthétique des producteurs primaires (CAM, C4 ou C3; Rau *et al.* 1982, Tieszen 1991, Fry 2002, Tagliabue & Bopp 2008, Espinasse *et al.* 2022; voir Fig.2). Plusieurs travaux font cet effort de modélisation du paysage isotopique du carbone à grande échelle, nommé « isoscape » (Magozzi *et al.* 2017, St. John Glew *et al.* 2019, Espinasse *et al.* 2022). Lorsque le paysage isotopique est connu et contrasté, il est possible, entre autres, d'évaluer des déplacements d'espèce. Cela a été possible chez les baleines boréales par la mesure isotopique de leurs fanons montrant les déplacements entre la région appauvrie de la mer de Beaufort vers le réseau alimentaire plus enrichie des mers de Béring et Tchoukotka (Schell *et al.* 1988).

Le $\delta^{15}\text{N}$ informe quant à la position dans le réseau trophique puisqu'il y a un enrichissement systématique à chaque niveau trophique dû à la fractionnement et à la bioaccumulation (Minagawa & Wada 1984). Par la cinétique des réactions, les isotopes légers sont préférentiellement utilisés dans les réactions de catabolisme pour la production d'énergie et l'excrétion, menant à une accumulation des isotopes lourds dans les tissus (Steele & Daniel 1978, Minagawa & Wada 1984, Gannes *et al.* 1998). L'enrichissement trophique, aussi nommé facteur d'enrichissement trophique (TEF), est donc généralement plus faible ($\sim 1-1.6\%$ par niveau trophique) pour le carbone que pour l'azote ($\sim 1.7-3\%$). C'est un paramètre crucial dans l'estimation du régime alimentaire avec les modèles de mélanges isotopiques (Stock *et al.* 2018).

Dans les cas où le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ n'ont pas le pouvoir discriminatoire pour répondre à la question d'intérêt, des isotopes stables d'autres éléments peuvent être utilisés. Le ratio d'isotope stable du soufre ($^{34}\text{S}/^{32}\text{S}$ ou $\delta^{34}\text{S}$) varie principalement à cause du fractionnement bactérien des composés soufrés inorganiques, se produisant généralement dans les sédiments anoxiques. Cela permet de différencier des réseaux trophiques liés aux sédiments (valeurs plus basses) des systèmes pélagiques non affectés par ces processus anoxiques (valeurs plus hautes; Raoult *et al.* 2024). Le soufre peut contribuer à identifier les zones d'alimentations et la distribution spatiale entre des populations (p. ex. Gimenez *et al.* 2018). Pour l'évaluation des niches trophiques, l'isotope supplémentaire permet surtout une meilleure différenciation des sources de l'écosystème et une précision supérieure des modèles de mélange isotopique.

Figure 2. Schéma explicatif simplifié de la dynamique des isotopes de carbone (Newsome *et al.* 2007, Graham *et al.* 2010) et d'azote (Sigman & Casciotti 2001) dans l'environnement marin côtier et pélagique. Phyto: phytoplancton. DIC: *Dissolved inorganic carbon*. DIN: *Dissolved inorganic nitrogen*.

OBJECTIFS DE RECHERCHE

La connaissance de l'écologie des espèces est essentielle pour la gestion et la conservation des écosystèmes marins (Crowder & Norse 2008). Bien que l'écosystème subisse des changements d'origine climatique et anthropique, les connaissances de l'écologie trophique des grands rorquals du Saint-Laurent n'ont pas été mises à jour depuis le début des années 2010. Ce projet de maîtrise vise donc à examiner l'évolution du comportement alimentaire, via l'utilisation des isotopes stables, de trois espèces de grands rorquals considérés comme généralistes, soit le petit rorqual (*Balaenoptera acutorostrata*), le rorqual à bosse (*Megaptera novaeangliae*) et le rorqual commun (*Balaenoptera physalus*), tous trois sympatriques dans le Saint-Laurent (Doniol-Valcroze *et al.* 2008). Ce projet se place en partie dans la continuité des travaux de Gavrilchuk *et al.* (2014) en venant compléter l'analyse de la niche isotopique et du régime alimentaire pour la série temporelle 2011 à 2019, mais il va surtout permettre de déterminer pour la première fois l'évolution du degré de spécialisation individuelle chez ces trois espèces en relation avec les modifications trophiques induites par le climat sur trois décennies. Pour ce faire, le projet comporte 3 objectifs spécifiques et des hypothèses associées:

- i. Premièrement, comprendre l'évolution des niches isotopiques au niveau spécifique et interspécifique. Au niveau spécifique, il est attendu que la taille des niches isotopiques s'agrandisse avec le temps, soit que les espèces deviennent plus généralistes. C'est une stratégie plus avantageuse lorsque la disponibilité des ressources optimales est insuffisante ou instable (MacArthur & Levins 1964). Au niveau interspécifique, il est attendu que les niches se chevauchent de moins en moins avec le temps, signe de partage des ressources diminué en réponse à une compétition forte (Pianka 1972).
- ii. Deuxièmement, quantifier et comparer l'évolution de l'alimentation des trois espèces. Compte tenu des tendances de diminution de plusieurs des proies

potentielles, il est attendu pour les proportions alimentaires d'être plus petites et plus diversifiées.

- i. Troisièmement, déterminer le degré de spécialisation pour chaque espèce ainsi que son évolution. Uniformément avec les hypothèses précédentes, il serait attendu de trouver un faible niveau de spécialisation, bien qu'il serait tout à fait probable de voir une sélection de proies différente au niveau individuel pour réduire la pression de compétition intraspécifique.

Les informations issues de ce projet permettront de mieux décrire et comprendre les stratégies alimentaires respectives, et ainsi mieux cerner la vulnérabilité potentielle de ces espèces d'intérêts écologiques aux fluctuations environnementales.

CHAPITRE 1
A 28-YEAR RECORD OF THE ISOTOPIC NICHE OF THREE RORQUAL
WHALES FROM THE ST. LAWRENCE, CANADA: A PERSPECTIVE ON
ECOSYSTEM CHANGES AND POTENTIAL FOR COMPETITION USING
STABLE ISOTOPE ANALYSIS

Charlotte Tessier-Larivière^{1,2}, Jory Cabrol², Véronique Lesage², Christian Ramp², Richard Sears³, Martine Bérubé⁴, Gesche Winkler¹

¹ Maurice Lamontagne Institute, Fisheries and Oceans Canada, 850 route de la Mer, Mont-Joli, Québec G5H 3Z4, Canada

² Institut des sciences de la mer de Rimouski, Université du Québec à Rimouski, 310 Allée des Ursulines, Rimouski, Québec G5L 31A, Canada

³ Minguan Island Cetacean Study, 284 Green St., Saint Lambert, Québec J4P 1T3, Canada

⁴ Marine Evolution and Conservation, Centre of Evolutionary and Ecological Studies, University of Groningen, Broerstraat 5, 9712 CP Groningen, The Netherlands

1.1 ABSTRACT

Fin whales (*Balaenoptera physalus*), humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) and minke whales (*Balaenoptera acutorostrata*) seasonally coexist in sympatry in the Gulf of St. Lawrence (Canada) where they feed to replenish their energy reserves. Over the past decades, these three species have experienced significant shifts in resource availability as the St. Lawrence ecosystem encountered major trophodynamic changes due to climatic and anthropogenic perturbations. This study aims to understand how the realized trophic niche of these rorqual species has changed over time. To achieve this objective, stable nitrogen and carbon isotope ratios from 1110 whale skin biopsies sampled between 1992 and 2019 were used to define the isotopic niche of each species, quantify their diet using Bayesian isotopic mixing models, and assess the degree of individual diet specialization. Resource partitioning among these three sympatric species increased during the 2011 – 2019 period, as highlighted by the limited overlap observed among their isotopic niches. A recent dietary shift toward an increased reliance on pelagic fish (capelin, herring and/or mackerel) in all three species and a reduced contribution of krill suggest a possible reduction in krill abundance in the Gulf of St. Lawrence in recent years. These findings provide a unique insight into the ability of three generalist species to coexist through partitioning food resources, and adapt to ecosystem changes. Given the climatic context, knowledge of preferred prey is crucial for the conservation of these species.

1.2 RÉSUMÉ

Les rorquals communs (*Balaenoptera physalus*), les rorquals à bosses (*Megaptera novaeangliae*) et les petits rorquals (*Balaenoptera acutorostrata*) coexistent saisonnièrement en sympatrie dans le golfe du Saint-Laurent (Canada) où ils se nourrissent pour reconstituer leurs réserves énergétiques. Durant les dernières décennies, ces trois espèces ont connu des modifications significatives de la disponibilité des ressources alors que l'écosystème connaît des changements trophodynamiques majeurs dus aux perturbations climatiques et anthropiques. Cette étude vise à comprendre comment les niches trophiques réalisées de ces rorquals ont changé au cours du temps. Pour atteindre cet objectif, des ratios d'isotopes stables de carbone et d'azote de 1110 biopsies de peau de rorqual échantillonnées entre 1992 et 2019 ont été utilisés pour définir les niches isotopiques de chaque espèce, quantifier leur régime alimentaire en utilisant des modèles de mélanges isotopiques et évaluer leur degré de spécialisation individuel. La ségrégation des ressources entre les trois espèces a augmenté pendant la période 2011-2019, comme le montre le chevauchement limité entre les niches isotopiques. Un récent changement de régime alimentaire vers une dépendance marquée aux poissons pélagiques (capelan, hareng et/ou maquereau) chez les trois espèces et une contribution réduite du krill suggèrent une possible réduction de l'abondance du krill dans le golfe du Saint-Laurent au cours des dernières années. Ces résultats offrent un aperçu unique de la capacité de trois espèces généralistes à coexister en répartissant les ressources alimentaires et en s'adaptant aux changements de l'écosystème. Dans le contexte climatique actuel, la connaissance des proies préférées est cruciale pour la conservation de ces espèces.

1.3 INTRODUCTION

The North Atlantic Ocean has been experiencing an increase in temperature for several decades; it is now about 1.4°C warmer than the 1982–2011 average (Harris *et al.* 2014, Kuhlbrodt *et al.* 2024). Temperature variations can trigger abrupt changes in the trophic structure of ecosystems (Beaugrand *et al.* 2008), affecting species abundance, distribution, phenology, and fitness (Brosset *et al.* 2019; Brennan *et al.* 2021; Gavrilchuk *et al.* 2021). Whether it is because of a northern shift to stay in an optimal temperature zone (Perry *et al.* 2005, Kleisner *et al.* 2017, Palacios-Abrantes *et al.* 2022) or a change in timing of presence that leads to a desynchronization between predator and prey (*match-mismatch hypothesis*; Cushing 1990), some predators may face drastic modifications in the availability of their key trophic resources. The severity of repercussions on predators depends partly on the feeding strategies of each species, especially their ability to modify their diet or fully exploit their fundamental trophic niches (Hutchinson 1957). Intraspecific and interspecific competition tends to, respectively, expand or restrict the size of the realized niche – which is observable through niche overlap (Pianka 1972). Temporal fluctuations in trophic niches can reveal changes in prey availability or quality, as well as the ability of species to respond to ecosystem changes (e.g., Fleming *et al.* 2016).

The size of the trophic niche can evolve according to two opposite feeding strategies: specialization where an optimal prey is predominantly consumed with great efficiency and generalization where a wider variety of prey is exploited (Krebs *et al.* 1993). The former strategy might be more beneficial when the energetically optimal resources is predictable, i.e. abundant and stable, whereas the latter may be more advantageous when the availability of the optimal resources is unstable in time or space (Krebs *et al.* 1993). Generalism in feeding can occur at the individual or populational level. Populations might be composed of generalist individuals, specialist individuals each feeding on different resources, or a mix of

both (Bolnick 2003, Bearhop *et al.* 2004). Choice of prey can partly be explained by the *optimal foraging theory* (Schoener 1971), which states that individual preferences for alternative resources occur from a complex interaction between resources characteristics and abundance, as well as phenotype of the individual. Those preference then interact with prey availability, escape rates, environmental heterogeneity and social interactions to shape the real use of resources by the individual (Bolnick *et al.* 2003). This possibility for individual specialization is an important factor to consider when interpreting potential effects of a change in prey availability. Variation in prey selection among individuals will lead to differential responses to shifts in prey availability, resulting in a population-level impact distinct from that of uniform prey selection (Bolnick *et al.* 2011).

The Gulf of St. Lawrence (GSL) is no exception to the North Atlantic warming, with water temperature having increased at a pace of 1.3 °C per decade since 2009, specifically in the near-bottom and surface layers (Galbraith *et al.* 2024a). This change in water temperature is paired with a reduced ice cover (Galbraith *et al.* 2024b). Anthropogenic stressors have also significantly contributed to ecosystemic changes over the past decades, mainly as a result of overfishing, which affected community structure and the abundance of rorquals' prey (Myers *et al.* 1996, Savenkoff *et al.* 2007). In the 1990's and 2000's, the GSL trophic community was largely dominated by invertebrates (e.g., shrimp) and small forage fish (e.g., capelin, mackerel, herring) following the groundfish collapse (Savenkoff *et al.* 2007). In the 2010's, groundfish remained at low levels except for redfish (*Sebastes* spp.) which considerably increased in abundance since the last decade (Senay *et al.* 2021). Other species such as striped bass (*Morone saxatilis*; DFO 2023) and several seal species also increased in abundance over the same period (Hammill *et al.* 2021; Mosnier *et al.* 2023), whereas some pelagic forage fish like Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*; Smith *et al.* 2022) and the spring spawning Atlantic herring (*Clupea harengus*; DFO 2022a) have declined in recent years.

Zooplankton biomass was also affected by the warming conditions of the GSL. The general trend in the North Atlantic Ocean is a compression of the geographical range towards the north without a shift, resulting in a decrease in habitat area of potentially 4° of latitude and a

decrease in abundance of boreal and arctic krill species (Edwards *et al.* 2021). Models revealed that the krill biomass of the GSL would be negatively affected if sea surface temperatures exceeded 16°C (Plourde *et al.* 2016); a threshold that was surpassed multiple times in August since the late 2000's (Galbraith *et al.* 2024). Arctic krill (*Thysanoessa* spp.) are boreal-arctic species adapted to cold water that can have their metabolism affected as soon as temperature reach 12°C while the northern krill (*Meganyctiphanes norvegica*) is a temperate species that shows a higher heat tolerance (Huenerlage & Bucholz 2015, Ollier *et al.* 2018). Both have significantly different biochemical compositions and energetic values, meaning changes in their relative abundance would affect energy transfers (Cabrol *et al.* 2019). In 2009, they respectively represented 60:40 of the krill biomass in the St. Lawrence Estuary and northwestern GSL (nwGSL; McQuinn *et al.* 2015) and from 2008 to 2015, their respective average density showed no significant inter-annual variation for the nwGSL (supplementary material Guilpin *et al.* 2020). More recent and complete abundance data are missing to assess how their relative biomass changed over the past years in the St. Lawrence.

The St. Lawrence represents an important summer feeding ground for rorquals in need of rebuilding their energy reserves (Lesage *et al.* 2007, Simard & Roy 2018). Rorquals are filter-feeders distinguished by their ventral pleats and their lunge feeding technique that allows them to exploit abundant but seasonally temporary prey (Goldbogen *et al.* 2017). Guided by a memory-based migratory mechanism (Abrahms *et al.* 2019, Fagan 2019, Fagan *et al.* 2013), these long-lived species are affected by rapid shift in their prey availability as they base their migratory timing on long-term phenology (Lockyer & Brown 1981, Dulvy *et al.* 2003, Simmonds & Isaac 2007). Environmental changes occurring in the GSL seems to have impacted rorquals, as the abundance of certain species has declined at some of their usual feeding sites in the St. Lawrence (Comtois *et al.* 2010, Ramp & Sears 2013, Schleimer *et al.* 2019), with a documented decline in reproductive success for some species such as humpback whales (*Megaptera novaeangliae*; Kershaw *et al.* 2020).

The minke whale (*Balaenoptera acutorostrata*), humpback whale, and fin whale (*Balaenoptera physalus*) are closely-related baleen whale species co-occurring seasonally in

their summer feeding habitat and are in potential competition for dietary resources (Doniol-Valcroze *et al.* 2007). Unlike the blue whale (*Balaenoptera musculus*) which is a krill specialist (Kawamura 1980), those three species are known for feeding on a variety of prey including small schooling fish and zooplankton (Sergeant 1963, Sergeant 1966, Mitchell 1974). The blue whale has the capacity to select krill species as they aggregate in species-specific swarms that often differ in depths within the water column (McQuinn *et al.* 2015). As filter feeders, minke whale, humpback whale and fin whales are also capable of targeting prey aggregations based on their preferences. Humpback whales are known to achieve this by adapting their lunge-feeding technique to the type of prey being targeted (Cade *et al.* 2016). To our knowledge, those three whale species differed to some extent in spatial use over the period of 1997 to 2002 (Doniol-Valcroze *et al.* 2007; 2008) and dietary use of their habitat between 1992 and 2010 (Gavrilchuk *et al.* 2014). Yet, the evolution of the trophic niches of these rorquals in the GSL remains unknown over the past decade when environmental changes in temperature were the most severe – emphasizing the need for recent diet estimation for conservation purposes.

Biochemical tracers, such as stable isotopes, have long been used to qualitatively examine dietary niches, and more recently, to quantify diet composition. They constitute indirect methods suitable for marine species, which present notable challenges for observation and tracking (Newsome *et al.* 2010). This method is based on the premise that the biochemical values of consumers can be predicted from that of their prey (Gannes *et al.* 1997, Martínez del Río *et al.* 2009). Carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) stable isotope ratios are common constituents of animal tissues, and have the advantage of integrating information over a period that varies according to the metabolic activity of the tissue examined (Vander Zanden *et al.* 2015, Teixeira *et al.* 2022). The ratios of $\delta^{13}\text{C}$ are generally used to track carbon sources (Gearing *et al.* 1984), whereas $\delta^{15}\text{N}$ generally provides information about trophic position (Minagawa & Wada 1984).

The goal of this retrospective study spanning over 28 years is to assess long-term use of dietary resources of three sympatric rorqual species of the Gulf of St. Lawrence during a

period of climatic and ecosystemic change. To understand the trophic niche, diet and degree of specialization, we examined stable isotopes ratio of carbon and nitrogen from 1110 skin biopsies of rorquals collected between 1992 and 2019, and over 379 specimens of their potential prey. This uniquely long time-series of rorqual isotopic data allows for an overview of diet shifts over three decades, and the assessment of potential competition between species. This may help understand how rorquals cope with current ecosystemic changes, and forecast their capacity to adapt to ongoing climate change. In this context, we expect an expansion of isotopic niche sizes over time, reflecting toward greater generalism. At the interspecific level, it is anticipated that niche overlap will decrease over time, reflecting reduced resource sharing in response to competition (Pianka 1972). Additionally, we expect dietary proportions to become smaller and more diversified, consistently with a low level of specialization, although individual-level variation in choice of prey might occur to reduce intraspecific competition pressure.

1.4 MATERIALS AND METHODS

1.4.1 Sample collection and preparation

1.4.1.1 Rorqual sampling

On total, 1110 skin samples were collected mostly (97%) from June to September (see sampling effort details over time in Fig. S1) from fin whales (n=402), humpback whales (n=465) and minke whales (n=240) in the northwestern Gulf of St. Lawrence (nwGSL), Canada, between 1992 and 2019 (Fig. 3). Biopsies were obtained by projecting a hollow dart (8 mm diameter x 40 mm length) from a small vessel using a crossbow and arrow system as outlined in Palsbøll *et al.* (1991). Biopsied individuals were previously photographed and, when possible, individually identified based on pigmentation patterns, distinctive marks, scars, size and shape of the dorsal fin (Katona & Whitehead 1981, Agler *et al.* 1990, Gill & Fairbairns 1995), to avoid repetitive sampling during the year. For identified individual

sampled more than once a year, only one sample was randomly kept in the analysis. Individual identity was otherwise not used in the analysis given the information is only available for a portion of the sample in the time series. Minke whales are difficult to recognize in the field but are highly abundant, which in itself reduces the probability of resampling although repetitive sampling of the same individual during a given year is possible but likely infrequent and unaccountable. Field procedures were authorized under the Canadian Fisheries Act, and starting in 2009, also under the Species at Risk Act.

The dart containing the skin and underlying blubber were wrapped in aluminum foil and placed in a plastic vial on ice immediately upon retrieval. Samples were stored at -20°C until the end of the field season. Once back in the lab, epidermis and dermis were separated from the underlying fat using a sterile scalpel and stored at -80°C until analyses. Sex of sampled individuals was determined following DNA extractions using the DNeasy Blood & Tissue Kit (Qiagen) with minor modifications to the manufacturer protocol (see Parent *et al.* in press). An aliquot of DNA extract was then amplified by quantitative polymerase chain reaction (qPCR) for sex-specific gene regions according to the protocols outlined in Bérubé & Palsbøll (1996) and Rosel (2003).

Until 2005, skin samples were stored in a 20% v/v dimethyl sulfoxide solution (DMSO) of deionized water saturated with NaCl to optimize preservation conditions for genetic analyses (Amos & Hoelzel 1991). Samples collected in 2006-2008 were preserved in sea water, whereas they were kept dry and stored at -80°C starting in 2009 (Fig. S2). The effect of sea water on carbon and nitrogen isotope ratios was deemed negligible for rorqual skin (Gavrilchuk *et al.* 2014); conservation in DMSO had a significant effect on isotopic values of rorqual skin and was mathematically corrected for using equations developed specifically for rorqual skin in the St. Lawrence (Lesage *et al.* 2010).

1.4.1.2 Prey sampling

Potential prey of minke, fin and humpback whales were identified based on diet composition from early studies in eastern Canada (Sergeant 1963, Sergeant 1966, Mitchell 1974), field

observations of their feeding behaviour (Sergeant 1966, Watkins & Schevill 1979, Overholtz & Nicolas 1979) and local abundance of potential prey (Bourdages *et al.* 2022, Smith *et al.* 2022, Brosset *et al.* 2019, McQuinn *et al.* 2015). Six species of fish or invertebrates were included as potential prey: capelin (*Mallotus villosus*), Atlantic herring (*Clupea harengus*), sand lance (*Ammodytes* spp.) and Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*), Arctic krill (*Thysanoessa* spp.) and northern krill (*Meganyctiphanes norvegica*; Table S1).

Prey were obtained from the nwGSL (Fig. 3) mainly during the ice-free period from stock assessment cruises conducted by Fisheries and Oceans Canada, collaboration with universities (UQAR-ISMER) and from commercial fisheries over three main periods of sampling: 1995-1997, 2001-2006 and 2013-2022. Sampling methods are outlined in Lesage *et al.* (2001) and Rioux *et al.* (2023). Briefly, fishes were collected using bottom trawls or narrow-weaved wire nets. Zooplankton were collected from vertical or oblique tows using either a Bongo (333 μ m mesh size), a Vnet (1 m diameter; 250 μ m mesh size) or a jacknet (1 m diameter; 333 μ m mesh size) equipped with a strobe, then stored at -20°C . Muscle was excised from the upper dorsolateral region of each fish specimen, whereas the entire muscle from the abdomen (excluding the exoskeleton) was used for invertebrates.

The turnover rate of stable isotopes in mysticete skin has never been measured in a controlled environment. In small odontocetes maintained in such conditions, full isotopic turnover has been estimated at 104 ± 35 days for carbon and 206 ± 84 days for nitrogen (common bottlenose dolphin *Tursiops truncatus*; Giménez *et al.* 2016). However, a shorter turnover rate of 163 ± 91 days has been estimated for blue whale's skin, based on seasonal trends in nitrogen isotopic values of individuals using two isotopically distinct foraging zones (Busquet-Vass *et al.* 2017). These findings imply that skin integrates diet over three to five months prior to sampling. Given that some rorqual species such as fin whales and blue whales are known to forage outside their summer feeding grounds (e.g., Visser *et al.* 2011, Silva *et al.* 2013, Lesage *et al.* 2017, Ramp *et al.* 2024), the isotopic signature of some of the individuals sampled in the nwGSL may reflect feeding outside of this region. To account for this possibility, the literature was searched for existing isotopic signatures for the potential

prey in the Gulf of Maine and Scotian shelf region (GoM/SS), a possible feeding area known to be on the migration path (Risch *et al.* 2014, Delarue *et al.* 2022, Ramp *et al.* 2024). Limited existing data were included in the analysis (Table S3).

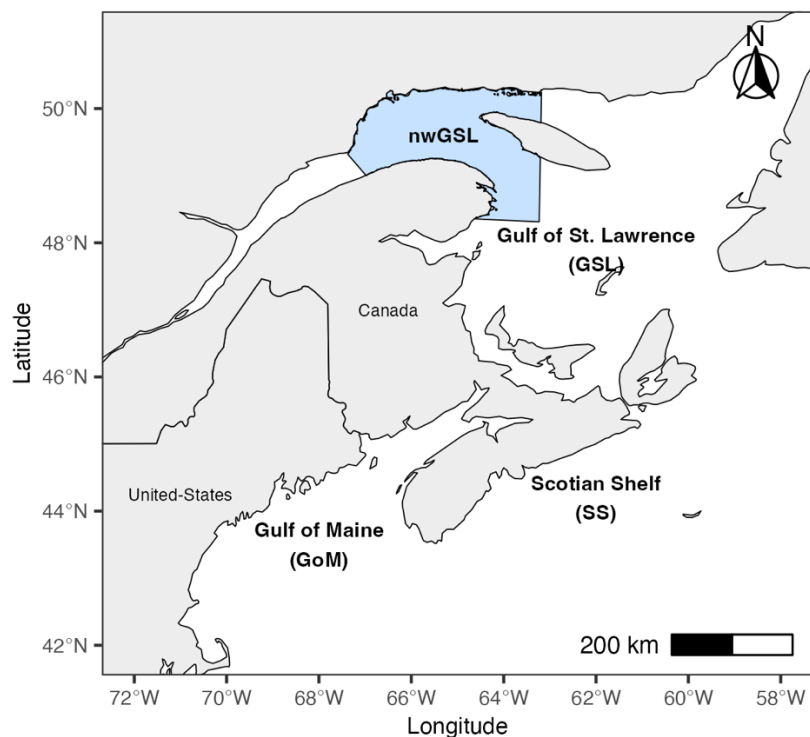


Figure 3. Study area ranging from Gulf of Maine and Scotian Shelf (GoM/SS) to Gulf of St. Lawrence (GSL). The blue zone represents the northwestern Gulf of St. Lawrence (nwGSL) and sampling zone for rorquals and prey.

1.4.2 Stable isotope analyses

Prey tissues and skin samples were cut into small pieces, freeze-dried for 48h and homogenized into a fine powder using a mortar and pestle (Jardine *et al.* 2003). Lipids were extracted from rorqual skin and from prey samples following the Folch method (Folch *et al.* 1957), except from 1995 to 1997 when a Soxhlet approach was used for prey samples (López-Bascón & Luque De Castro 2020). While it has long been established that lipids affect carbon isotope ratios negatively (Hobson *et al.* 1996, Kelly 2000, Post *et al.* 2007), the positive bias

in $\delta^{15}\text{N}$ values introduced by lipid extraction has been demonstrated only more recently (Mintenbeck *et al.* 2008, Sotiropoulos *et al.* 2004, Sweeting *et al.* 2006, Ouellet *et al.* 2024). As a result, samples acquired until 2005 were analyzed for isotope ratios as a single lipid-extracted aliquot, whereas starting in 2006, separate aliquots were sent for carbon isotopes (lipid extracted aliquot) and nitrogen isotope (bulk aliquot) ratio determination. To ensure comparability of results over time, nitrogen values of pre-2006 samples were mathematically corrected using equations specifically developed for muscle of fish and skin of marine mammals (see details of correction in Fig. S2; Lesage *et al.* 2010, Ouellet *et al.* 2024).

Samples were analyzed for carbon and nitrogen isotope ratios using a Thermo Finnigan DELTA plus XL Continuous Flow Stable Isotope Mass Spectrometer coupled to a Carla Erba Elemental Analyzer (CHN EA1110; Isotope Tracer Technologies). The ratio of heavy to light isotope is presented in delta notation (δ) relative to reference standards (Vienna PeeDee Belemnite limestone for carbon and atmospheric N_2 for nitrogen), such that $\delta^{13}\text{C}$ or $\delta^{15}\text{N}$ (‰) = $[(R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}}) - 1] \times 1000$, where R_{sample} is the $^{13}\text{C}:^{12}\text{C}$ or $^{15}\text{N}:^{14}\text{N}$ ratio of the sample and R_{standard} is the ratio of the appropriate standard. Analytical error based on replicate analyses of samples over the entire time period was 0.16‰ and 0.25‰ for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of roqual skin ($n = 232$), and 0.27‰ and 0.38‰ for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of prey muscle ($n = 116$).

1.4.3 Data analysis

All statistical analyses were performed using the R software (version 4.2.3; R Development Core Team, 2023). A correction of -0.026 ± 0.002 ‰ per year (Körtzinger *et al.* 2003) was applied on prey and roqual $\delta^{13}\text{C}$ values using the SuessR package (Clark *et al.* 2021) to account for the Suess effect (Keeling 1979) and allow for the comparison of values across periods. This correction accounts for the decline of ^{13}C in atmospheric carbon dioxide (CO_2) due to the release of anthropogenic low ^{13}C - CO_2 , which cascades into ^{13}C of dissolved inorganic carbon (DIC) in the ocean (Bacastow *et al.* 1996).

Three periods were defined over the study period to reflect the three intensive campaigns for prey sampling: 1992 – 2000 (Period 1), 2001 – 2010 (Period 2), and 2011 – 2022 (Period 3). These periods correspond to shifts in environmental conditions in the GSL, with Period 1 being characterized by water temperatures below long-term averages, Period 2 being near long-term averages, and Period 3 showing higher values than the long-term averages (Plourde *et al.* 2014, Galbraith *et al.* 2024). Trends in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ were assessed for each species over the study period using penalized Generalized Additive Models (GAMs; Wood 2017) assuming Gaussian distributions, and including sampling year and sex as smooth terms. Models fitting best the data were selected as being those with the lowest Akaike information criterion (AIC; Konishi & Kitagawa 2008). Temporal autocorrelation was assessed to be present in our dataset using the autocorrelation function (ACF; Box *et al.* 2015), violating the independency condition. Temporal trends were therefore modeled using GlimmTMB (Generalized Linear Mixed Models using Template Model Builder; Brooks *et al.* 2017) while incorporating an Ornstein–Uhlenbeck autocorrelation function (Fig. 4).

1.4.3.1 Isotopic niche variation

The realized trophic niche is here approximated using the isotopic niche (Hette-Tronquart *et al.* 2019). Temporal variation in isotopic niche across periods was assessed using bivariate ellipses generated with SIBER (Stable Isotopes Bayesian Ellipse in R; Jackson *et al.* 2011). The standard ellipse area (SEA) contains 40% of the data, regardless of sample size, and represents the core population niche. The large sample size for every period and species ($n > 30$) in our study allows for the use of SEA, thereby excluding the biases associated with small sample size (Jackson *et al.* 2011). SEA was employed to represent the position and size of niches in the δ -space. A second metric, the Bayesian standard ellipse areas (SEA_b), was also used to determine niche breath. This metric is unbiased by sample size and has the advantage of capturing and propagating uncertainty arising from the sampling process (Jackson *et al.* 2011). The posterior distribution of SEA_b along with the associated location of the centroid (LOC) were used to compare niche size and position. To assess partitioning of resources, interspecific core niche overlap was calculated as the proportion of the total area of the two

ellipses represented by the overlapping area (Jackson *et al.* 2019). Finally, the mean Euclidean distance to the centroid (CD) and the mean nearest-neighbour Euclidean distance (NND) were also calculated also from Bayesian inference to measure the inter-individual variation within each species. Differences in SEA_b among species and periods were examined using permutational analysis of variance (PERMANOVA) and pairwise comparisons (Anderson 2017).

1.4.3.2 Diet estimation

Diet composition was estimated using multi-source, two tracers Bayesian stable isotope mixing models which explicitly accounted for variability in prey signatures and trophic enrichment factor (MixSIAR; Stock *et al.* 2018). Bayesian mixing models calculate numerous time the plausible proportions for each data point, giving a result of a large normal posterior distribution of proportion from which a mean and standard deviation can be extracted. Estimates were obtained separately for each species and period, with the exception of minke whales in Period 1 where sample size was insufficient. When samples were not available for all prey species during the three sampling periods (1995-1997, 2001-2006 and 2013-2022), data from the nearest year was used to complete the dataset. Isotopic data distribution of rorquals and prey were assessed for normality using a Shapiro-Wilk test prior analyses. The respect of the mixing region was evaluated using simulated mixing polygons approach (Smith *et al.* 2013).

The model assumed a non-informative Dirichlet prior distribution, concentration dependencies based on the C:N ratio of each prey groups and accounted for process and residual errors (Stock *et al.* 2018). Models were run until convergence was confirmed by Gelman-Rubin metrics with all R_c values <1.1 (Gelman & Rubin 1992). Factors considered in models were sex and year as a fixed effect and individual ID as a random effect. Bayesian model can consider individuals as random effect even with one measurement per individuals, accounting for both the individual's data and the population structure.

The trophic enrichment factor (TEF) is a primary parameter in the assessment of diets with stable isotopes. This factor accounts for differences in isotope ratios between a food source and a consumer's tissue, and which result from differential assimilation of the lighter and heavier isotope during metabolic processes. The only way to truly determine a TEF is to measure it experimentally (e.g., Hobson & Clark 1992), which is impractical for our target taxa. Stable isotopes mixing models are sensitive to variations in TEF. Relying on general TEF values when specie-specific or tissue-specific values are inexistent can produce misleading results (Bond & Diamond 2011). Alternatively, it is recommended to use values from related species with a comparable diet to the species studied (Stephens *et al.* 2022). For skin of marine mammals, the literature indicates a TEF value varying from 0.5 to 3.5 for $\delta^{13}\text{C}$, and from 1.57 to 2.82 for $\delta^{15}\text{N}$ (see details on previously published values for rorquals in Table S3). In this study, values from the longest controlled feeding experiment involving common bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) eating capelin, herring, and sprat (Giménez *et al.* 2016) will be used, i.e., $1.01 \pm 0.37\text{‰}$ for $\delta^{13}\text{C}$ and $1.57 \pm 0.52\text{‰}$ for $\delta^{15}\text{N}$. Results from the latter study are likely to be particularly robust and reliable as its duration exceeded the turnover rate of skin tissue to ensure analyzed tissue had reached isotopic equilibrium. A similar TEF- $\delta^{15}\text{N}$ value (i.e., 1.7 – 1.9‰) was estimated from field data of blue whales (Busquet-Vass *et al.* 2017), supporting its suitability for rorqual whales.

Two tracers mixing models including more than seven sources are unlikely to produce precise or interpretable results (Stock *et al.* 2018). Therefore, a PERMANOVA and *post-hoc* pairwise comparisons with Bonferroni correction were used to identify isotopically similar prey in bivariate space sampled in the nwGSL that required grouping (McArdle & Anderson, 2001, Phillips *et al.* 2014, Anderson 2017). Literature values for GoM/SS prey taxa (see Table S2) were included as means and standard deviations. Aggregation of prey groups *a posteriori* was performed by summing posterior contributions when high negative correlation was present (< -0.8 ; Stock *et al.* 2018). Disparities between gender in diet proportions was examined using a PERMANOVA approach.

1.4.3.3 Individual diet specialization

The degree of dietary specialization was estimated using the Newsome *et al.* (2012) individual specialization index (\mathcal{E}) and diet compositions obtained from isotopic mixing models. Briefly, \mathcal{E} was calculated as the distance, in an Euclidean space, between a hypothetical diet vector of an ultra-generalist consumer which feeds equally on all prey resources (prey proportion = $(1/n_{\text{prey}})$) and the estimated diet for each individual whale.

$$\mathcal{E} = \frac{\sqrt{\sum_{i=1}^n (f_i - \gamma_i)^2}}{\sqrt{\sum_{i=1}^n (\phi_i - \gamma_i)^2}}$$

The specialization index varies between 0 and 1, where 0 denotes an ultra-generalist consumer and 1, an ultra-specialist one. Individuals with index values up to 0.3 were considered generalists, and those between 0.7 to 1 were considered specialists. The effect of sex on specialisation index was tested with a PERMANOVA as previously described.

1.5 RESULTS

1.5.1 Isotopic signatures

Skin of minke, fin and humpback whales sampled in the nwGSL from 1992 to 2019 ranged in $\delta^{13}\text{C}$ values from -20.8 to -16.9‰, and in $\delta^{15}\text{N}$ values from 6.7 to 16.0‰ (Fig. 4). The three species differed significantly in their $\delta^{15}\text{N}$ values, both in terms of means and variances (Kruskal-Wallis's test and Dunn's post-hoc; $p < .001$; Levene's $F_{2,1107} = 47.7$, $p < .001$). Overall, humpback whales exhibited the highest $\delta^{15}\text{N}$ values and thus occupied the highest trophic positions, and were the least variable in their isotopic signature, followed by minke whales, and fin whales (Fig. 4). While $\delta^{13}\text{C}$ mean values of the three species were within 0.26‰ of each other, they were statistically different (Kruskal-Wallis's test and Dunn's post-hoc, $p < 0.001$), although their variances were deemed similar (Levene's; $F_{2,1107} = 2.14$, $p = 0.12$).

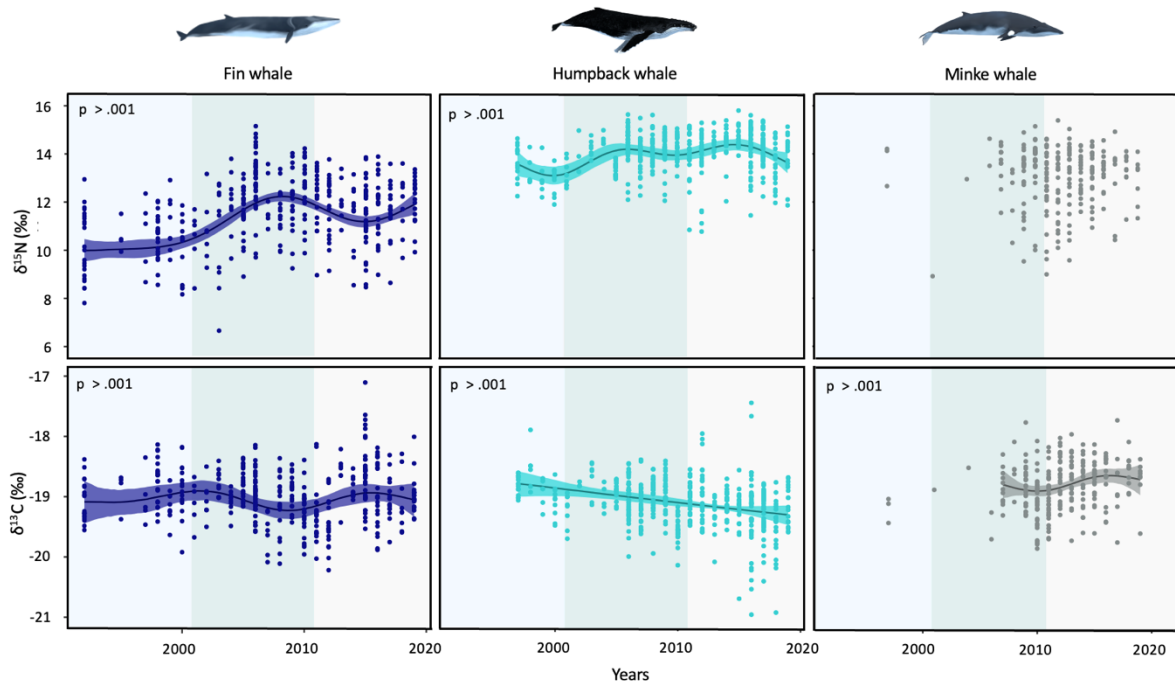


Figure 4. Trends in isotopic $\delta^{15}\text{N}$ (top panel) and $\delta^{13}\text{C}$ (bottom panel) values in fin whales from 1992 to 2019 (dark blue), humpback whales from 1995 to 2019 (blue), and in minke whales from 2006 to 2019 (grey). Background colors represent the different periods used for analysis of trophic niches and quantitative diet composition. P-values represent significance of the smooth parameter.

Trend over time showed a continuous decrease in $\delta^{13}\text{C}$ for humpback whale (-0.52‰) (Fig. 4). For $\delta^{15}\text{N}$ values, they showed an overall increase for fin whale for the study period ($+1.93\text{‰}$) while minke whale values had no significant trend (Fig. 4). All other overall variation in trends were small ($<0.09\text{‰}$).

Sex ratio was largely biased towards females in both minke whales (6.8:1) and humpback whales (1.4:1), whereas it was slightly biased toward males in fin whales (1:1.3). Sex-based variations were non-significant for the two isotopes in humpback whales (PERMANOVA $\delta^{13}\text{C}$ $F_{1,460} = 0.77$, $p > 0.05$; $\delta^{15}\text{N}$ $F_{1,460} = 1.95$, $p > 0.05$); they were significant for both isotopes in fin whales (PERMANOVA; $\delta^{13}\text{C}$ $F_{1,400} = 7.06$, $p = 0.002$; $\delta^{15}\text{N}$ $F_{1,400} = 4.33$, $p = 0.01$), and were significant only for $\delta^{13}\text{C}$ in minke whales (PERMANOVA $\delta^{13}\text{C}$ $F_{1,240} = 0.42$, $p > 0.05$; $\delta^{15}\text{N}$ $F_{1,240} = 17.36$, $p = 0.001$).

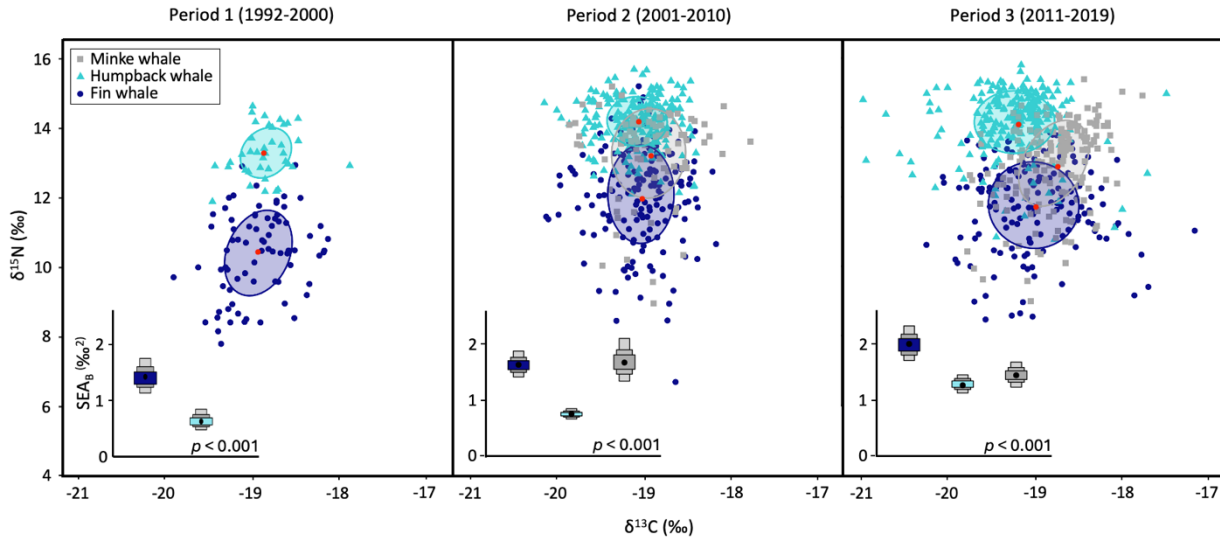


Figure 5. Core isotopic niche represented by the standard ellipse area (SEA), which includes approximately 40% of the individuals. The starting sampling year varied between species (1992 for fin whales, 1995 for humpback whales, and 2006 for minke whales). Modes for Bayesian standard ellipse area (SEA_b) posterior distributions are represented by density plots showing the 50, 75 and 95% credible intervals.

1.5.2 Isotopic niche variation

1.5.2.1 Temporal and inter-specific comparison of isotopic niches

Isotopic niche size, represented by SEA_b , was consistently the smallest for humpback whales during our study period (Table 1, Fig. 5). Nonetheless, niche size increased in both fin whales and humpback whales over the study period, with the largest increase noted between Period 2 and 3. Specifically, a 103% overall increase in niche size was noted for humpback whales from Period 1 to 3, including a 22% increase between Period 1 and 2, and a 66% increase between Period 2 and 3. For fin whales, the overall niche size increase was 49% from Period 1 to 3, with an increase by 18% between Period 1 and 2, and a 21% increase between Period 2 and 3. In contrast, niche size changed little in minke whales over the study period, with a 16% decrease in mean SEA_b noted between Period 2 and 3 (Fig. 5). Differences in SEA_b were statistically significant for all species among periods (all p -values < 0.001), and among species within a given period (all p -values < 0.001).

The location of centroids (LOC) differed significantly among species in each period (PERMANOVA and PAIRWISE comparisons, all p -values = 0.001; Table 1). Nevertheless, there was a partial overlap in their standard ellipses, indicating some degree of resource partitioning. Mean overlap of SEA_b was the greatest between fin whales and minke whales, and was maximum during Period 2 with 27% overlap; no overlap existed between fin whales and humpback whales for any of the periods (Table 2, Fig. 5). Among the three species, fin whales exhibited the largest deviations of individuals from centroids and thus, the biggest inter-individual variability in isotopic composition for all periods (Table 1).

Table 1. Sample size (n) and Bayesian metrics of isotopic niche for fin, humpback and minke whales. Mean values for the posterior distribution of the Bayesian standard ellipse area (SEA_b), location of centroid (LOC), centroid distance (CD) and nearest neighbour distance (NND) are reported for the three periods. Values in parenthesis represent the 95% credible interval.

	Specie	n	SEA _b	LOC	CD	NND
Period 1 (1992-2000)	Fin whale	76	1.41 (1.12-1.77)	-18.94, 10.42	0.53 (0.30-0.88)	0.46 (0.22-0.79)
	Humpback whale	38	0.63 (0.45-0.86)	-18.84, 13.32	0.55 (0.27-0.94)	0.56 (0.23-1.01)
Period 2 (2001-2010)	Fin whale	169	1.66 (1.42-1.93)	-19.01, 12.05	0.80 (0.63-1.01)	0.42 (0.26-0.61)
	Humpback whale	201	0.77 (0.67-0.88)	-19.06, 14.15	0.56 (0.40-0.78)	0.36 (0.21-0.55)
	Minke whale	77	1.67 (1.34-2.10)	-18.94, 13.23	0.62 (0.32-1.01)	0.60 (0.26-0.99)
Period 3 (2011-2019)	Fin whale	157	2.01 (1.73-2.33)	-18.98, 11.76	0.47 (0.32-0.65)	0.30 (0.17-0.45)
	Humpback whale	226	1.28 (1.13-1.47)	-19.19, 14.15	0.41 (0.29-0.55)	0.26 (0.15-0.37)
	Minke whale	163	1.44 (1.43-1.68)	-18.75, 12.97	0.41 (0.26-0.58)	0.25 (0.14-0.39)

Table 2. Bayesian overlap area (%) of the core Bayesian isotopic niche (SEA_b) between pairs of species for the three periods. Species are fin whales (Bp), humpback whales (Mn) and minke whales (Ba). Values in parentheses are standard deviation (in %).

	Bp-Mn	Bp-Ba	Mn-Ba
Period 1	0 (0)	-	-
Period 2	0 (0.8)	27 (6.8)	22 (6.5)
Period 3	0 (0.1)	20 (4.9)	3.4 (3.1)

1.5.3 Diet estimation

1.5.3.1 Prey grouping

Seven potential prey species from the nwGSL and GoM/SS were considered to quantify the diet of rorquals. Prey with similar signatures were grouped *a priori*, resulting in five, seven and four different prey groups in Period 1, 2 and 3, respectively (Fig. 6). The isotopic values of potential prey considered in this study changed notably during Period 3 compared to previous periods, leading to less differentiation among species and a need for further groupings. In addition, high negative correlations in estimated contributions were noted between some of the prey groups (Fig. S3), leading to *a posteriori* grouping and summing of their relative contributions. As a result, rorqual diet quantification is represented by four prey groups in Period 1, and six prey groups in Period 2. In Period 3, the final number of prey groups varied between species: four prey groups for humpback whales, three groups for minke whales and two groups for fin whales (Fig. 7). Each prey group included one to six species. Complementary details of *a priori* groups contributions are shown in Figure 8.

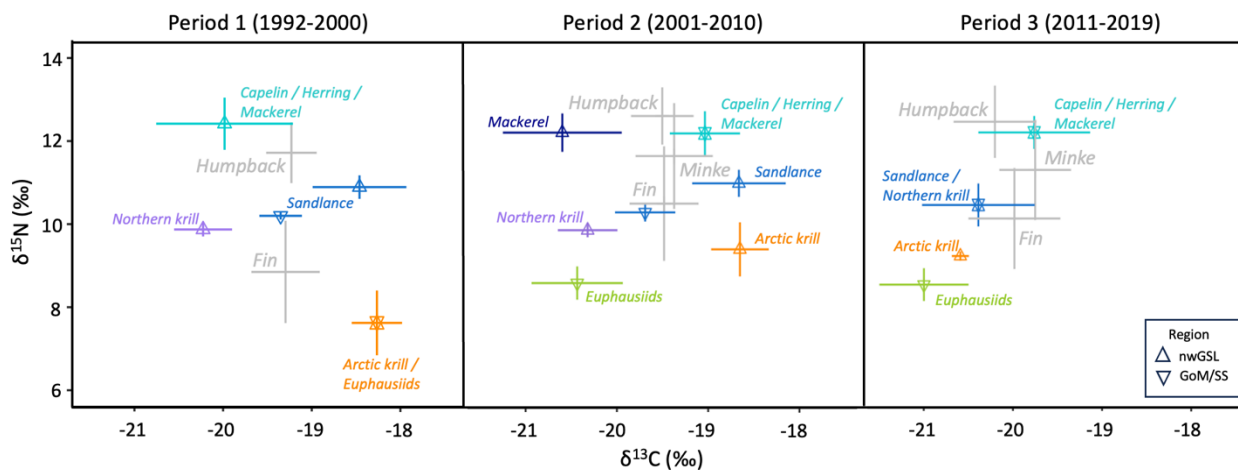


Figure 6. Mean and standard deviation (bars) of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ isotopic signatures of potential prey or prey groups (when isotopically similar) from nwGSL and GoM/SS and consumers (fin, humpback and minke whales) for the three periods. A trophic enrichment factor (1.01 of $\delta^{13}\text{C}$; 1.57 for $\delta^{15}\text{N}$) was applied to rorqual signatures.

1.5.3.2 Temporal trends

Isotopic mixing models indicated significant differences in diet proportions among years for all periods and all species (PERMANOVA; all p -value ≤ 0.01 ; Fig. 7). During Period 1 (1992 – 2000), fin whale diet was dominated by a relatively equal contribution of Northern krill from the nwGSL, and a group consisting of Arctic krill from the nwGSL and euphausiids from the GoM/SS. Krill from these two groups represented 25 – 50% of the diet depending on years, for a mean contribution of $40.7 \pm 12.5\%$ and $39.3 \pm 10.2\%$, respectively. In Period 2 (2001 – 2010), Northern krill (nwGSL) and euphausiids (GoM/SS) decreased by $< 12\%$ in fin whale diet. Arctic krill (nwGSL) still stood out as important until 2006 (mean of $22.9 \pm 12.1\%$ of the diet), when the fish group consisted of capelin (nwGSL), herring and mackerel became more important (mean contribution: $31.9 \pm 13.5\%$ of the diet). In Period 3 (2011 – 2019), when models for fin whales could only estimate from two potential prey groups, they fed little ($7.7 \pm 10.6\%$) on Arctic krill from the nwGSL, and took most of their prey ($92.3 \pm 10.6\%$) from a group consisting of capelin, herring, mackerel, sand lance, Northern krill (nwGSL) and euphausiids (GoM/SS). Within that group, contributions prior to *a posteriori* aggregation were higher for Northern krill (nwGSL) and sand lance than for capelin, herring, mackerel or euphausiids from GoM/SS (Fig. 8).

Diet estimation found here showed that humpback whales were mainly fish eaters. During Period 1 (1992 – 2000), they depended highly on capelin, herring and mackerel, all from the nwGSL (mean contribution of $51.2 \pm 12.7\%$), and on sand lance from the nwGSL (mean contribution of $34.1 \pm 11.9\%$; Fig. 5a, 5b). In Period 2 (2001 – 2010), capelin from the nwGSL, herring and mackerel (nwGSL and GoM/SS) dominated the diet (mean contribution of $89.7 \pm 6.0\%$), with mackerel from nwGSL being the prominent item in their diet (Fig. 8). The contribution of this multi-species group increased over time in humpback whale diet, with a mean contributing $95.7 \pm 5\%$ in Period 3.

Minke whales were not sampled in Period 1. In Period 2, they predominantly consumed capelin from the nwGSL, herring, and mackerel (nwGSL and GoM/SS; $62.7 \pm 17.7\%$ of their diet), although sand lance and Arctic krill, both from the nwGSL, also contributed to the diet

to a lesser extent. During Period 3, minke whales consumed almost exclusively prey from the group capelin, herring, mackerel, euphausiids (GoM/SS) (mean of $95.2 \pm 11.6\%$). Contributions prior to *a posteriori* grouping reveal that capelin, herring and mackerel were the prey group contributing most to minke whale diet (Fig. 8).

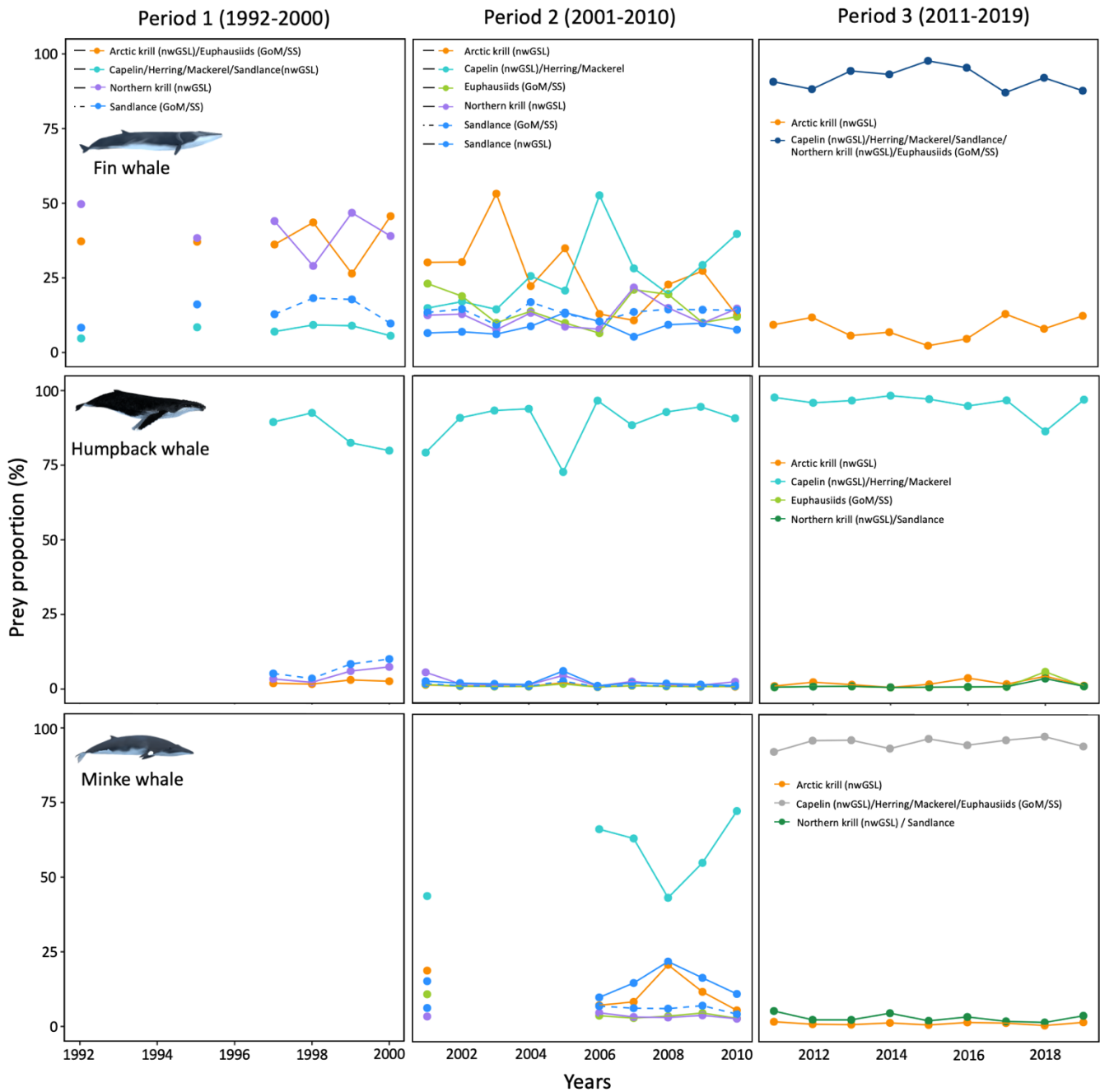


Figure 7. Diet composition of fin whales from 1992 to 2019, of humpback whales from 1997 to 2019 and of minke whales from 2001 to 2019. Mean dietary proportions are presented for each year. Credible intervals were omitted for clarity. Prey groups and associated contributions are the result of both *a priori* grouping of isotopically similar prey, and *a posteriori* grouping due to correlation in estimated contributions of prey to the diet. Prey were from the nwGSL and GoM/SS when location was omitted in the legend.

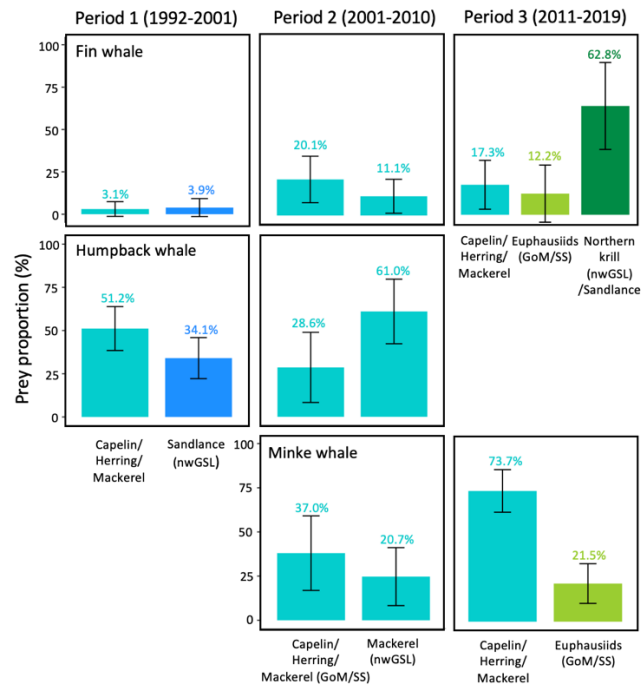


Figure 8. Mean contributions to diet (%) of prey or prey groups that were aggregated *a posteriori* (in Figure 7) due to inversely correlated contributions (see Figure S4).

1.5.3.3 Effect of sex

Fin whale diet varied between sexes in all three periods, with differences in mean contributions by period varying from 0.7 to 10.8% depending on prey groups (PERMANOVA; all p -values = 0.001). In Period 2, males consumed 10.8% more capelin from nwGSL, herring and mackerel from GoM/SS, while females consumed slightly more the other prey groups. Similar results were noted for humpback whales during Period 1 (PERMANOVA; $F_{1,33} = 158.99$, $p = 0.001$) and Period 3 (PERMANOVA; $F_{1,220} = 9.13$, $p = 0.03$) despite differences in prey contribution between sexes being of 7.1% or less. In Period 3, female consumed 7.1% more sand lance from nwGSL, while males consumed 5% more of capelin, herring and mackerel of both locations. Differences in diet composition between males and females could not be tested in minke whales for Period 1 (no data) and Period 2 (unbalanced sample size), and no sex-related difference in diet composition was observed for Period 3 (PERMANOVA; $F_{1,146} = 1.69$, $p > 0.05$).

1.5.4 Individual diet specialization

Individual specialisation index (ϵ) are shown by species for Period 1, 2, and 3 (Fig. 9). Comparison between periods must be done with caution given that different number of prey groups were used to calculate the specialisation index, limiting the comparison among species within each time period. In Period 1 (1992 – 2000), humpback whales were in the specialist and ultra-specialist range as they were feeding mostly on capelin, herring and mackerel, while fin whales showed intermediate values, i.e., a majority of individuals were neither particularly specialist or generalists. A similar tendency although more accentuated was noted during Period 2 (2001 – 2010), with several fin whale individuals showing a generalist strategy (59.4% of individuals with a $\epsilon < 0.3$), and a majority of humpback whales (91.5%) being either specialists ($\epsilon > 0.7$) or ultra-specialists ($\epsilon > 0.9$). Minke whales had relatively intermediate and highly variable ϵ values among individuals (range: 0.23 – 0.72), with a small portion of the individuals (7%) being either generalist ($\epsilon < 0.3$) or specialist ($\epsilon > 0.7$). Acknowledging that only two (fin whale), three (minke whales) and four (humpback whales) prey groups were entered in the models for Period 3, which likely enhanced the potential for specialization, all species showed a higher range of specialization index during Period 3. Nonetheless, fin whales exhibited two modes or strategies during this period, resulting in a population mean ϵ of 0.79 ± 0.09 , with a group of individuals located above this mean (66.3%) and one below (33.8%). Humpback whales and minke whales mainly fell in the ultra-specialist range still with capelin, herring and mackerel as main prey and euphausiids of GoM/SS for minke whale.

1.5.4.1 Effect of sex.

Fin whales exhibited significant difference of ϵ between sexes for Period 2 and 3 (PERMANOVA Period 2 $F_{1,169} = 39.17, p = 0.001$; Period 3 $F_{1,158} = 25.97, p = 0.001$), with males showing higher ϵ values than females (Period 2 $\epsilon_{\text{Female}} = 0.24 \pm 0.09, \epsilon_{\text{Male}} = 0.34 \pm 0.12$; Period 3 $\epsilon_{\text{Female}} = 0.76 \pm 0.09, \epsilon_{\text{Male}} = 0.83 \pm 0.07$). Humpback whales did not exhibit sexual differences in degree of specialization in any of the periods. Minke whales, for which

such comparisons were possible only for Period 3, did not exhibit sex-related differences in ε values (PERMANOVA all p -values > 0.05).

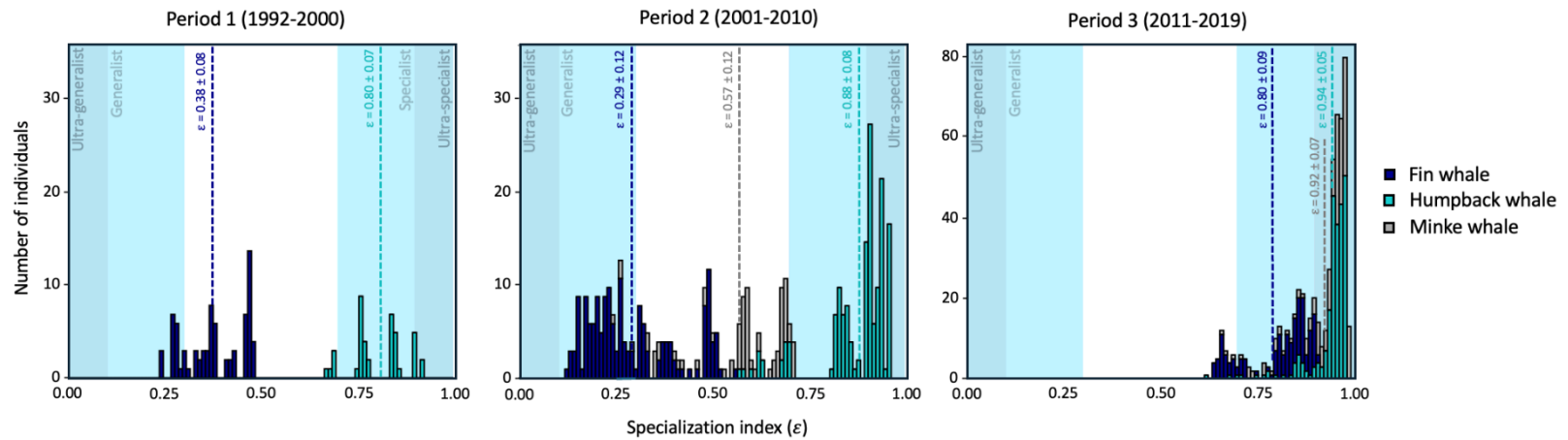


Figure 9. Frequency distribution of individual specialization index (ϵ) for fin whale and humpback whale for Period 1 (1992–2000), and for fin whale, humpback whale and minke whale for Period 2 (2001–2010) and Period 3 (2011–2019). Sample means (dotted line) and standard deviations are shown for each species.

1.6 DISCUSSION

This study spanning nearly 30 years for some of the species, indicates that three sympatric rorqual species using the Gulf of St. Lawrence have adapted to some extent to a period of climatic and ecosystemic change by modifying their diet and individual degree of dietary specialization. While species such as humpback whales depended largely on fish, and others such as fin whales relied more heavily on euphausiids, all three species increased dependency on pelagic fish species during the study period. Despite partial overlap in trophic niches among species (e.g., fin whales and minke whales), resource partitioning does seem to occur between these closely-related species.

Estimating diet of generalist feeders using isotopic mixing models is challenging, especially if potential prey are numerous or isotopically similar. These conditions trigger a need for further selection among potential prey or *a priori* grouping of isotopically similar prey (see Phillips *et al.* 2014). Rorquals are migratory species and capital breeders, with a capacity to separate feeding from reproduction (Lockyer & Brown 1981). While they enter the GSL where they were sampled at some point during the feeding season, they may also have fed outside our studied ecosystem, an isotopic signal that may be retained for some time in the skin of rorquals that we use to investigate their feeding ecology. Accounting for this aspect of their ecology adds complexity to data analysis and result interpretation, and may require the inclusion of additional prey sources in mixing models. Long-term studies also require temporal variability in prey isotopic signatures to be incorporated in diet estimations (e.g., Rioux *et al.* 2023). This may lead to a change over time in the number of potential prey groups included in models. In our study for instance, an increased similarity and reversed correlations among prey groups were noted, especially during Period 3, necessitating *a posteriori* aggregation. This might inflate proportional contributions of the negatively correlated groups due to the combination of prior weights given to *a priori* groups (Stock *et al.* 2018). Furthermore, this reduced number of prey groups artificially increased the specialization indices by limiting the number of groups to draw contributions from. Given

these groupings varied among periods, a direct comparison of the degree of individual specialization is possible only among species within a period, and should be avoided among periods. Despite these limitations, clear general patterns emerged from our data, providing valuable information about rorqual diets and their capacity to adapt to environmental change.

1.6.1 Dietary change over time

1.6.1.1 Fin whale

In the North Atlantic, fin whales are often described as being primarily zooplankton-eaters (Nemoto 1959, Witteven & Wynne 2016, Silva *et al.* 2019, Garcia-Vernet *et al.* 2021). However, schooling fishes are known to occupy a significant part of their diet in certain areas (Kawamura 1980, Ryan *et al.* 2014, Aguilar & García-Vernet 2018), although sometimes only later in the year (Rita *et al.* 2023). In the GSL, fin whales fed primarily on krill in the 1990's, but then shifted to a more generalist diet with the inclusion of more forage fish (capelin, herring and/or mackerel) during the 2000's, and more sand lance and/or northern krill in the 2010's. With a generally large isotopic niche area throughout the study period, and various contributing taxa to their diet, fin whales from the nwGSL can be considered as generalists both at the individual and 'populational' level, acknowledging GSL fin whales may not represent a distinct population from the rest of the North Atlantic (Ramp *et al.* 2024). Variability in the specialization index among individuals suggests not all fin whales ate the same set of prey, a finding consistent with the specialization indices obtained for fin whales sampled in the Estuarine portion of the St. Lawrence (Cabrol *et al.* 2021), and with previous suspicions (e.g. Gavrilchuck *et al.* 2014, Witteven & Wynne 2016).

1.6.1.2 Humpback whale

With their relatively small niche size (SEA_b) and high trophic position, humpback whales sampled in the nwGSL largely depended on a small set (one to three) of fish species throughout the study period: capelin, herring and/or mackerel. These results are consistent

with the piscivorous tendency of humpbacks elsewhere (Ryan *et al.* 2014, Witteven & Wynne 2016), including coastal Newfoundland (eastern Canada), where capelin accounted for ~90% of their diet (Johnson & Davoren 2021). The parallel increase noted in niche size and reliance on a single prey group seems contradictory to the principle that specialists have narrower trophic niche (Krebs *et al.* 1993). Given the prey group that humpback whales exploited was composed of three species that were similar but not identical isotopically, it is possible that during the most recent period, humpback whale individuals focused on different prey species within that group, increasing inter-individual variability and trophic niche size. The use of complementary ecological tracers such as fatty acids may be required to improve our understanding of inter-individual variability in prey selection (e.g., Iverson *et al.* 2004, Budge *et al.* 2006).

1.6.1.3 Minke whale

Minke whales were intermediate in trophic position between fin whales and humpback whales, and fed primarily on small pelagic fish species, although Arctic krill from the nwGSL (Period 2) and euphausiids from the GoM/SS (Period 3) were also consumed in smaller amounts. This dietary pattern aligns with findings from the Northeast Atlantic, where studies report a diet composed mainly of fish, supplemented with krill (Neve 2000, Windsland *et al.* 2008, Eerkes-Medrano *et al.* 2021). Morphology of the minke whale feeding apparatus, which allows for a lesser engulfment capacity than that of Antarctic minke whale feeding exclusively on krill, appears better adapted to fish consumption (Nishimura *et al.* 2021). Recent research in the Barents Sea indicates that minke whales eating fish may accumulate more energy than krill-focused individuals (Haug *et al.* 2024). Minke whales are known for their dietary flexibility (Haug *et al.* 2024). The population visiting the nwGSL seem to be no exception, with their large inter-individual variability in specialization index depicting feeding strategies varying from generalism to specialism among individuals. Minke whales exhibited a niche size comparable to that of fin whales, except in Period 3 when niche size expanded for fin whales, and decreased slightly for minke whales. An increased focus of minke whales on fish prey during Period 3, with little contribution from euphausiids, appears

to be responsible for the reduction in niche size and increased degree of specialization during this period. Again, grouping of multiple species in a single isotopic group impaired our ability to identify the specific fish taxa consumed within that group. A seasonal change in prey species targeted is also plausible, as observed in other regions (e.g., Tamura & Fujise 2022, Macleod *et al.* 2004), although hard evidence of this for minke whales in the GSL is currently lacking.

1.6.2 Sex-related patterns

All three species of rorquals exhibit minor dimorphism, with females being generally slightly larger than males (Ralls 1976). This sexual dimorphism may have bearing on aerobic dive limit and prey access, and on multiple other aspects of rorqual ecology, including timing of migration (Brown *et al.* 1995, Stevick *et al.* 2003, Craig *et al.* 2003, Franklin *et al.* 2017), vocalizations (Croll *et al.* 2002, Herman 2016, Indeck *et al.* 2021) and habitat use (Laidre *et al.* 2009, Irvine *et al.* 2019). Some of these differences might arise from varying energetic demands between gender associated with reproductive status (Würsig *et al.* 2023), or from the need of pregnant females or cow-calf pairs to avoid males or predators (Laidre *et al.* 2009, Craig *et al.* 2014, Indeck *et al.* 2021).

Although minke whales had the most pronounced sex ratio bias among the three studied species, sex-related differences in diet composition and/or prey selection were documented only in the other two rorqual species. Sex differences in dietary indices were particularly pronounced in fin whales, with a tendency of males to be more specialist than females in their prey selection, which may have contributed to their large trophic niche. Sexual variation in diet composition was highlighted for this species by Gavrilchuk *et al.* (2014) using part of the current dataset, although prey taxa targeted by males and females are otherwise not well documented for this species.

Such sexual disparities in diet composition, trophic position or degree of individual specialization were not observed in minke whales, and only minor differences in diet

composition were noted in humpback whales, and only for some periods. While minor segregation by sex is known to occur for humpback whales in some of their feeding areas of the North Atlantic (Weinrich & Kuhlberg 1991), no spatial segregation has been documented for this species in the GSL (Doniol-Valcroze 2008) and no previous diet differences were observed among sex in this area (Gavrilchuk *et al.* 2014), or elsewhere (Todd 1997, Witteveen *et al.* 2009, Fleming *et al.* 2016, Bengtson Nash *et al.* 2018). In contrast, a clear latitudinal segregation by gender has been documented in the North Atlantic for minke whales (Born *et al.* 2003, Laidre *et al.* 2009), including in the estuary and GSL (Gavrilchuk *et al.* 2014, this study), with diet varying according to sex (Haug *et al.* 2002) or age class (Macleod *et al.* 2004, Robinson *et al.* 2023) in some regions.

1.6.3 Resource partitioning

According to the *niche overlap hypothesis* (Pianka 1972), overlap in ecological niches inversely correlates with competition intensity. This rationale is supported by numerous studies showing that overlap between sympatric predator changes with prey availability (e.g., Pianka 1974, Croxall *et al.* 1999, Barger & Kitaysky 2012). Niche overlap tends to increase when resources are sufficiently abundant to limit competition, allowing the exploitation of the same prey by many species (MacArthur & Levins 1967, Schoener 1982). By the same principle, scarce resources can lead to lesser niche overlap to limit interspecific competition, enabling similar species to coexist on the long-term (Polechová & Storch 2018). However, it is noteworthy that isotopic niche size (i.e., SEA_b) and overlap alone cannot inform on competition levels per se, as they represent the balance between intraspecific and interspecific competition, each exerting opposite effects on niche size (Abrams 1980). Specifically, interspecific competition tends to restrict niche size while intraspecific competition tends to expand it.

In our study, niche overlap among species was maximal in Period 2 (2001-2010), with a decrease observed during Period 3 (2011-2019; Figure 2, Table 2). In the GSL, the abundance of capelin, herring, mackerel and krill is estimated to have decreased in recent years

(Boudreau *et al.* 2023, DFO 2022a, Smith *et al.* 2022, Edwards *et al.* 2021), suggesting a decrease in the availability of several potential prey for rorquals. According to the *niche overlap hypothesis*, resource limitation in recent years has likely increased competition, leading rorqual species to increase dietary segregation to limit this competition, thereby reducing their niche overlap. This hypothesized increase in interspecific competition does not consider other potential competitors of rorquals that have exhibited a growing presence in the ecosystem, such as striped bass (DFO 2023), redfish (Senay *et al.* 2021) and several species of seals (Hammill *et al.* 2021, Mosnier *et al.* 2023), and that might also have affected the niche dynamics and trophic structure of the ecosystem.

The absence of overlap between the core isotopic niche of fin and humpback whales indicates clear niche segregation, and reinforces the notion of partitioning of resources within the GSL. This lack of overlap contrasts with recent dietary studies of the same species in the Azores area (Lebon *et al.* 2024). Minke whales and humpback whales in our study showed differentiated niche position in the isotopic space, and exhibited minimal overlap in the recent period, despite the fact that both species relied increasingly more on lipid-rich pelagic fish such as capelin, herring and mackerel over time. These findings suggest that minke and humpback whales may consume different proportions of each species within this prey group, that were not possible to detect using the current approach (given pooling). It also supports a potentially reduced availability of krill in the North Atlantic (Edwards *et al.* 2021). Change in resource consumption is one of many strategies to avoid competition; others include shifts in feeding grounds (Davis *et al.* 2020), or changes in temporal (Ramp *et al.* 2015) or spatial use of feeding areas (Doniol-Valcroze *et al.* 2007). Our stable isotopes lack sufficient resolution to explore this fine-scale segregation.

At the intra-population level, the relatively larger niche size of fin whales, and the presence of sexual disparity indicate variability in the population, which may reveal stronger intraspecific competition relatively to interspecific competition in comparison with the other species. The niche size expansion of fin whales in Period 3 (2011-2019), and the variability in individual feeding strategies (ϵ) highlighted greater variability in prey consumption

between individuals during a time thought to be food limited. When preferred resources are scarce, individuals will tend to expand their niche to consume unutilized resources (Araújo *et al.* 2011). The observed increase in fin whale niche size was concomitant with diminishing krill availability in the North Atlantic (Edwards *et al.* 2021), a lipid-rich prey that we found was highly consumed by fin whales in the GSL in the 1990s. How the energetic budget of rorquals has been impacted by these shifts in diet remains to be evaluated.

1.7 CONCLUSION

Our 28-year data collection provided unique insights into the evolution of rorqual trophic niche across a period of climate change and increasing anthropogenic pressures. Our study revealed a dietary shift over time, toward a growing reliance on forage fish for all three rorqual species, and a reduction in niche overlap, most likely in response to an increased interspecific competition. These results help understand strategies that might be adopted by the three species of rorquals under conditions where intra- and interspecific competition and resource availability vary. Together, they suggest that when abundant, krill could be a preferred prey for species like fin whales. The estimation of individual specialization index has helped understand rorqual feeding strategies at a finer level. The use of complementary tracers such as sulfur isotopes which distinct sediment-bound food webs from pelagic one (Raoult *et al.* 2024) could help distinguish prey species further by using 3-tracers mixing models and provide a greater resolution of dietary patterns. This is especially needed in recent years (2011-2019) given the lesser differentiation in prey isotopic signatures. Considering regional climate predictions (Lavoie *et al.* 2020) and the ongoing decline of many prey populations within the GSL (Edwards *et al.* 2021, Smith *et al.* 2022, DFO 2022a, Boudreau *et al.* 2023), the monitoring of trophic niche of rorqual whales is crucial for tracking their response to the environmental variability and inform conservation measures.

1.8 ACKNOWLEDGMENTS

We thank the Mingan Islands Cetacean Study (MICS) research teams who have ensured a continuous collection of samples over decades. Many thanks to the many people who have helped with sample preparation over the years. Thanks to G. Parent and her team for part of the genetic sexing analyses on roqual samples. We also thank the technical staff from the Isotope Tracer Technologies Inc. laboratory (Ontario, Canada) for the isotopic analyses. This study was supported by the At-Risk program of Fisheries and Oceans Canada, and by Québec-Océan (scholarships to C.T.-L.). This paper is a contribution to the research cluster Québec-Océan.

CONCLUSION GÉNÉRALE

IMPORTANCE ET IMPLICATION DES RÉSULTATS

Le régime alimentaire définit en grande partie l'écologie d'une espèce ainsi que le rôle qu'elle occupe dans l'écosystème, et donc ses relations avec les autres espèces. La coexistence, la compétition et les stratégies alimentaires façonnent les dynamiques des communautés et influencent leur capacité d'adaptation aux changements environnementaux (Tilman 1982, Chesson 2000). Ces interactions complexes sont particulièrement importantes dans des systèmes où plusieurs espèces avec des besoins écologiques similaires co-occurrent en sympatrie, comme c'est le cas pour les rorquals du Saint-Laurent durant la période estivale.

Cette étude se compose de trois étapes, soit l'évaluation de la dynamique temporelle (1) de la niche trophique, (2) du régime alimentaire ainsi que (3) de la spécialisation individuelle du rorqual commun, du rorqual à bosse et du petit rorqual, en ayant un aspect comparatif entre ces espèces sympatriques dans le GSL. Ce projet se démarque en premier lieu par l'étendue temporelle couverte par les données isotopiques issues d'un effort d'échantillonnage de proies et de rorquals sur près de 30 ans. Les traceurs biochimiques, tels que les isotopes stables, ont un potentiel informatif exceptionnel sur l'alimentation, autrement inaccessible pour un tel nombre d'animaux et avec une telle résolution temporelle. Sur trois décennies, l'ensemble des analyses complémentaires effectuées représentent l'alimentation, les stratégies individuelles et les interactions intra- et inter-spécifiques. L'acquisition de ces connaissances permet d'améliorer notre compréhension de l'écologie de ces trois espèces de grands rorquals tout en mettant en évidence et quantifiant comment les perturbations climatiques et anthropiques se répercutent sur ces dernières à travers leurs proies. Cette recherche est donc

complémentaire aux analyses de Gavrilchuck *et al.* (2014) puisque non seulement elle complète l'analyse des niches isotopiques et du régime alimentaire pour la dernière décennie, mais surtout elle résout des lacunes concernant le degré de spécialisation au niveau individuel en l'étudiant première fois dans le Golfe du Saint-Laurent. L'accélération marquée des changements dus aux perturbations climatiques et anthropiques, au déclin de certaines proies, et le besoin grandissant de mesure de conservation pour les mammifères marins, soulignent aussi l'importance de suivre les effets des changements écosystémiques sur ces populations, particulièrement pour les espèces à statut précaire comme le rorqual commun qui est classé « espèce préoccupante » au Canada (COSEPAC 2019).

L'étude de la dynamique temporelle des régimes alimentaires et des niches isotopiques des rorquals a justement permis quant à elle d'entrevoir des tendances de réponses aux changements environnementaux. En effet, l'élargissement des niches pour le rorqual commun et le rorqual à bosse témoigne d'une plus grande variabilité interindividuelle, généralement associée à une stratégie plus généraliste, stratégie avantageuse en cas de ressources clés instables ou insuffisantes (Krebs *et al.* 1993). Ensuite, la dynamique du chevauchement des niches isotopiques est révélatrice de la division des ressources et donc du potentiel de compétition dans le cas où les ressources clés seraient limitantes (Pianka 1972). La diminution récente du chevauchement des niches évoque un évitement de la compétition, ce qui pourrait indiquer une disponibilité insuffisante des proies pour permettre un partage des ressources. Ces résultats confirment les hypothèses émises par rapport à l'évolution des niches isotopiques; soit un agrandissement des niches et une diminution du chevauchement entre elles. Nos résultats ont également permis de révéler les proies importantes pour chaque espèce de rorqual, et donc de mettre en évidence celles qui sont menacées par la pêche ou les changements environnementaux et dont les stocks semblent en déclin. Cela fournit un cadre de connaissance essentiel permettant la prise d'action au niveau de la gestion. Nous soulignons l'augmentation de l'importance du groupe de poisson tels que le capelan, le hareng et le maquereau pour les trois espèces de

rorqual, malgré un déclin de ces stocks dans le GSL (Boudreau *et al.* 2023, DFO 2022a, Smith *et al.* 2022). La diminution de la consommation de krill par le rorqual commun se remarque également, et concorde avec son déclin apparent dans le milieu (Edwards *et al.* 2021). L'hypothèse émise quant au régime alimentaire, soit que les proportions des proies consommées allaient être plus petites et diverses n'est pas respectée pour toutes les espèces, bien que cela puisse être causé par le fait d'avoir des groupements de proies. Finalement, les indices de spécialisations individuelles ont permis de comprendre la variété de stratégie alimentaire présente au sein de chaque population. Un plus grand niveau de spécialisation qu'attendu a été observé, bien qu'encore une fois cela peut être dû aux groupements des proies. Ces résultats mettent en lumière la capacité d'adaptation des grands rorquals, tout en soulignant l'importance des suivis à long terme pour obtenir une vue d'ensemble et approfondir la compréhension de leurs réponses aux variations environnementales. Il est essentiel de poursuivre cette analyse temporelle afin de suivre l'évolution des tendances observées dans le futur et permettre d'évaluer l'effet de mesures de conservation qui pourraient être mises en place.

LIMITATIONS DE L'ÉTUDE

Limitations méthodologiques de l'étude

Tout d'abord, il est important de mentionner que les isotopes stables constituent une méthode indirecte pour l'étude de la niche trophique; il est donc question d'une approximation à travers la niche isotopique (Hette-Tronquart *et al.* 2019). Ensuite, les modèles de mélanges isotopiques (MixSIAR, Stock *et al.* 2018) sont un outil fort utile pour quantifier le régime alimentaire, mais sont sujets à plusieurs assomptions de base pour être utilisés avec justesse. Ils nécessitent la connaissance de toutes les proies potentiellement consommées, l'omission d'une proie pouvant grandement biaiser les résultats (Phillips *et al.* 2014). Ces modèles requièrent également que ces-dites sources alimentaires aient une signature isotopique suffisamment différente les unes des autres ou qu'elles ne soient pas symétriquement

opposées (et donc corrélées) afin que leurs contributions respectives au régime alimentaire puissent être estimées avec précision (Gannes *et al.* 1998, Phillips *et al.* 2014). La limite sur le nombre de sources (proies), et la capacité à distinguer isotopiquement celles-ci, constituent les limitations majeures de notre étude puisque les regroupements *a priori* et *a posteriori* engendrent une perte de détails considérable quant aux sources individuelles.

De plus, les modèles de mélanges isotopiques nécessitent la connaissance de la physiologie propre à l'animal et au tissu étudié; soit le facteur d'enrichissement trophique de chaque isotope ainsi que le taux d'intégration isotopique des tissus. Philip et Koch (2002) ont qualifié le premier paramètre du maillon faible de la méthode puisqu'il est soumis à énormément d'incertitude. Bien qu'il ait longtemps été considéré constant à travers les espèces (Minagawa & Wada 1984, Fry & Sherr 1984), le facteur d'enrichissement entre un prédateur et sa proie peut varier selon une multitude de facteurs tels que le type de consommateur, le statut nutritionnel, la qualité de la diète, l'ontogénie alimentaire, le métabolisme, le tissu analysé et sa composition moléculaire ainsi que le traitement de l'échantillon en laboratoire (p. ex., méthode d'extraction des lipides) (Caut *et al.* 2009, Wolf *et al.* 2009, Stephens *et al.* 2022). Le taux d'intégration isotopique des tissus est, quant à lui, le résultat de l'anabolisme (synthèse de nouveaux tissus) et du catabolisme (matériel exporté du tissu) – les deux composantes du métabolisme (Fry & Arnold 1982). Il correspond au temps de renouvellement du tissu et donc, à la durée pour laquelle un échantillon est représentatif. Le tissu représente une moyenne d'ingestion sur la période de temps, ce qui est utile pour identifier les espèces de proies les plus consommées et non celles ciblées sporadiquement. Cette variable change entre autres selon le tissu, la taille corporelle et le taxon visé (Vander Zanden *et al.* 2015). La seule façon d'estimer empiriquement ces deux paramètres est de les mesurer expérimentalement en laboratoire sur de très longues période de temps sur des animaux pour lesquels le régime alimentaire est connu, ce qui s'avère impraticable pour les grands rorquals (Swan *et al.* 2020, Johnson *et al.* 2023). Pour pallier à cela, des valeurs obtenues à partir d'autres espèces, phylogéniquement proches ou ayant un régime alimentaire et/ou métabolisme comparable à l'espèce étudiée sont utilisées (Stephens *et al.* 2022), à laquelle une variance est ajoutée pour reconnaître cette limitation (Parnell *et al.* 2010). Des

efforts de modélisation sont réalisés afin d'estimer le taux d'intégration, mais une grande incertitude demeure (Vander Zanden *et al.* 2015). Pour des espèces migratrices, cette durée a un impact sur les proies potentielles à considérer selon les aires d'alimentation fréquentées précédemment à l'échantillonnage. Alternativement, les différentes strates de la peau peuvent être utilisées pour procurer une résolution à plus court terme puisque ces dernières ont différentes durées d'intégration (Busquets-Vass *et al.* 2017). Ceci aurait été intéressant pour notre étude afin de réduire cette durée où les lieux d'alimentation sont incertains.

L'utilisation de traceurs isotopiques autres que les isotopes stables de carbone et d'azote, comme les isotopes du soufre ou d'oxygène par exemple (Raoult *et al.* 2024, Soto *et al.* 2013), ou encore l'utilisation d'autres traceurs comme les acides gras dérivés de la diète (Brett *et al.* 2016) ou les isotopes stables des acides gras (Twining *et al.* 2020) pourraient bonifier l'approche actuelle en permettant possiblement de distinguer certaines proies isotopiquement similaires dans notre étude, et ainsi estimer l'alimentation des espèces avec un meilleur taux de résolution taxonomique de leurs proies et donc raffiner les valeurs obtenues pour les indices de spécialisation. Ceci serait surtout nécessaire pour les années récentes (2011-2019), où les proies sont moins différenciées en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ dû à des modifications de la structure des communautés (Rioux *et al.* 2023). Cette meilleure résolution implique concrètement de déterminer l'importance relative entre, par exemple, le capelan, le hareng ou le maquereau, ainsi que celle des zones d'alimentation, entre le GSL, le GoM ou le SS. Cela peut évidemment avoir une grande incidence pour les mesures de conservation.

Limitations inhérentes aux des données historique utilisées dans l'étude

Malgré notre vaste base de données isotopiques de rorquals et de proies potentielles, nous avons rencontré des limitations quant aux données isotopiques des proies, qui sont nécessaires pour la quantification des proportions alimentaires à l'aide des modèles de mélange. De petites tailles d'échantillons pour certaines proies, ainsi qu'une limitation temporelle pour certaines zones géographiques ont fait en sorte que certaines périodes ont eu des signatures de proies qui ne concordent pas exactement aux bonnes années – écart

toutefois jugé acceptable. Pour la région de GoM/SS, nous n'avons pas pu inclure la signature de toutes les espèces de proies potentielles, particulièrement pour les poissons pélagiques entre 1992 et 2000, faute de littérature existante. De plus, l'inclusion de données de la littérature de la région GoM/SS a pu introduire des disparités dans les données dues aux variations de manipulation en laboratoire, d'équipement d'analyse, du traitement ou de la correction des lipides ainsi que de moment d'échantillonnage et de taille des individus analysés (p. ex., Rioux *et al.* 2023, Ouellet *et al.* 2024). Par conséquent, les moyennes utilisées pour les proies dans les modèles de mélange bayésiens ne sont pas précises. Cela représente les défis d'étudier les changements d'écosystème à long-terme qui nécessitent de travailler sur de longues séries temporelles.

PERSPECTIVES DE RECHERCHES

Basé sur les limitations rencontrées lors de cette étude et afin d'en améliorer la portée scientifique, je suggère ci-dessous trois idées que je souhaiterais développer pour améliorer les futurs projets similaires ou pour des projets successifs et complémentaires à celui-ci.

Suivi des données isotopiques et d'abondance

Malgré un échantillonnage et une recherche de littérature intensive, la disponibilité des données isotopiques a constitué un défi pour certaines espèces, zones et périodes. Un programme de suivi des valeurs isotopiques des consommateurs primaires et secondaires, surtout du krill et des espèces fourragères, serait très utile pour les futures recherches de la même thématique. Des données disponibles sur une base annuelle permettraient une meilleure estimation des niches trophiques et ce, sur l'ensemble des zones importantes d'alimentation des rorquals de l'Atlantique Nord-Ouest. Aussi, un suivi d'abondance des différentes espèces de krill et des poissons fourrages au niveau de l'estuaire et du GSL serait important pour comprendre l'effet des changements climatiques sur ces espèces clés et donc leurs effets sur les espèces des niveaux trophiques supérieurs qui en dépendent. Des données

d'abondance de toutes les espèces de proies pourraient être un bel ajout aux modèles de mélanges afin d'incorporer cette information en tant que *prior* (Stock *et al.* 2018). Ce type d'information peut être récolté en utilisant une méthodologie bien établie de relevés systématiques acoustiques multifréquences (e.g., McQuinn *et al.* 2015). De récentes méthodes recourant à l'intelligence artificielle, avec l'apprentissage automatique (*machine learning*) ou avec l'apprentissage profond (*deep learning*), pourraient permettre d'optimiser l'analyse des données acoustiques récoltées en automatisant l'identification des espèces marines (Yassir *et al.* 2023). Évidemment, de telles données sont d'une grande valeur pour une variété de projets en océanographie.

Utilisation de l'espace

La littérature pour soutenir le choix des zones d'alimentation était limitée pour notre étude. L'utilisation générale de l'espace par une espèce est une information qui a des implications importantes, notamment pour définir des aires écologiquement importantes (e.g., Lesage *et al.* 2007). Cette dernière est estimée par des relevés en bateau et en avion ou par l'évaluation de présence/absence grâce à l'acoustique. L'obtention d'information quant à l'utilisation de l'espace à un niveau plus précis, soit populationnel ou individuel, est plus complexe puisqu'elle nécessite une reconnaissance de l'individu. Les outils télémétriques et la photo-identification fournissent un aperçu de l'utilisation du territoire au niveau individuel (e.g., Ramp 2008, Schleimer *et al.* 2019, Ramp *et al.* 2024). Cependant, cette information n'est pas complète pour le GSL, particulièrement pour le petit rorqual puisque c'est une espèce qui ne possède pas beaucoup de traits distinctifs pour la photo identification. En effet, seules les cicatrices ou encoches sur la nageoire dorsale peuvent servir à les distinguer (Gill et Fairbairns 1995, Bartha *et al.* 2011), et peu d'études se concentrent sur cette espèce dans le GSL.

L'ajout d'une analyse génétique de l'ADN nucléaire à partir de la peau des biopsies pour l'identification à l'individu (Blâhed *et al.* 2018) dans les différentes régions de l'estuaire et du golfe permettrait d'inférer l'utilisation du territoire, mais aussi obtenir une meilleure idée

des abondances réelle de chacune de ces trois espèces d'intérêts. Plus précisément, les marqueurs moléculaires comme les marqueurs microsatellites ou les SNPs (« single nucleotides polymorphisms ») sont des outils très fiables permettant l'identification individuelle chez les mysticètes (e.g., Attard *et al.* 2018, Suárez-Menéndez *et al.* 2024). Par exemple, le séquençage réduit du génome avec une approche comme le « Double Digest Restriction-Site Associated DNA Sequencing » (ddRADseq; Peterson *et al.* 2012) est réalisable pour un montant approximatif de 34,50\$ par échantillon pour un total de 1000 échantillons (G. Parent, communication personnelle). Ces données aurait définitivement permis de valider dans quelles zones les individus échantillonnés s'alimentent et d'ajouter un aspect de suivi longitudinal de l'alimentation, à condition bien sûr d'avoir un certain taux de recapture. Ce qui s'avère être partiellement le cas d'après nos données préliminaires de la photo-identification réalisée sur les individus biopsiés. Ces données permettraient aussi d'évaluer la fidélité aux zones d'alimentations et seraient très riches pour développer des connaissances sur les dynamiques de populations des rorquals du Saint-Laurent, surtout pour le petit rorqual.

État corporel

Pour aller plus loin avec les résultats obtenus par l'évaluation quantitative du régime alimentaire, il serait très intéressant d'ajouter l'aspect de la condition corporelle. Il est possible d'évaluer l'état corporel des baleines à l'aide d'images aériennes prises par drones et de mesures morphométriques pour évaluer les réserves énergétiques (Christiansen *et al.* 2016). Les mesures nécessaires peuvent comprendre la longueur du corps ainsi que la largeur, l'aire de la région dorsale, ou encore le volume du corps selon la méthode choisie (e.g., Christiansen *et al.* 2020, Torres *et al.* 2022, Russell *et al.* 2023). Celles-ci peuvent être réalisées à l'aide d'une interface graphique (e.g., MorphoMetriX; Torres & Bierlich 2020). La condition corporelle est un bon indicateur de l'état de santé des populations (Christiansen *et al.* 2020, Torres *et al.* 2022), et serait très révélateur en étant jumelé à l'alimentation des individus. Il serait possible de comparer la qualité de l'aire de l'alimentation du GSL à

d'autres aires d'alimentation de l'Atlantique Nord (Napoli *et al.* 2024), mais surtout de déterminer quelles circonstances d'alimentation (type de proies consommées, stratégie d'alimentation) sont associées à une meilleure condition corporelle.

Pour conclure, notre longue série temporelle a permis un suivi exceptionnel de l'alimentation des grands rorquals du Saint-Laurent alors qu'ils subissent des changements environnementaux autant écosystémiques que climatiques. Ces résultats ouvrent la porte sur de nombreuses autres questions de recherche pour approfondir nos connaissances des grands rorquals fréquentant les eaux de l'Est du Canada.

ANNEXE

SUPPLEMENTARY MATERIAL

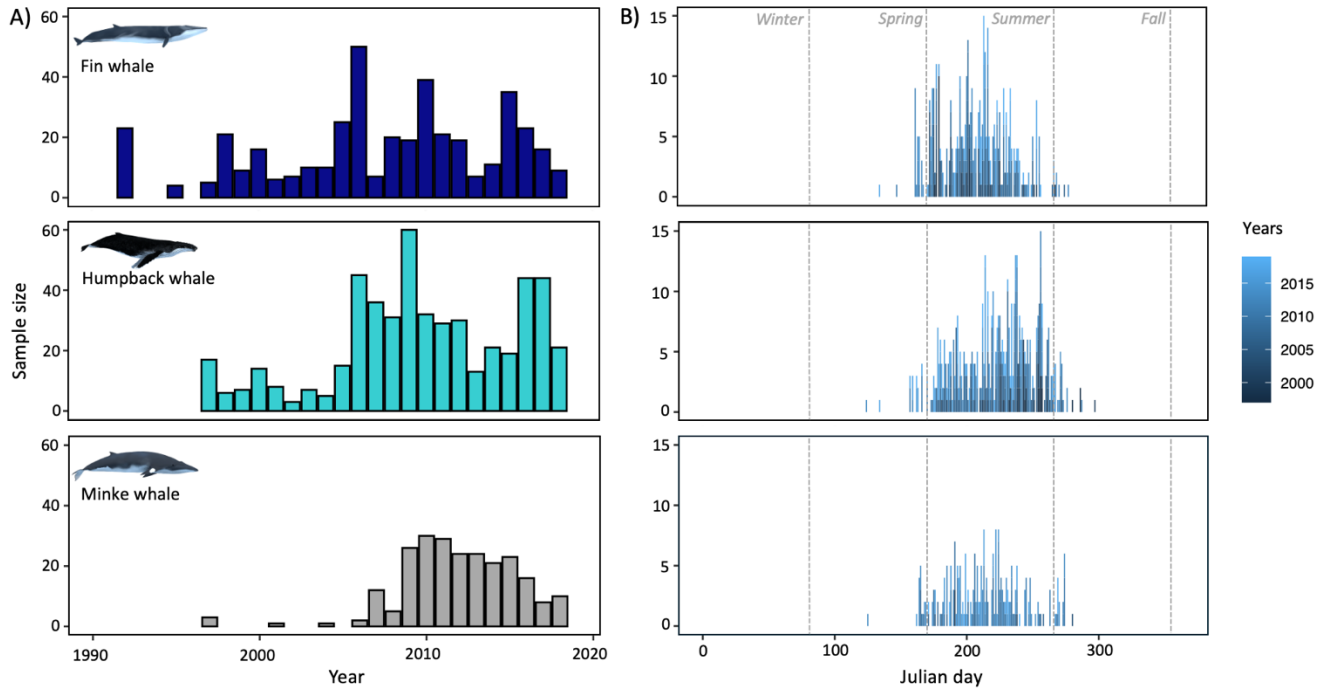


Figure S1. Number of biopsies taken for each species according to A) years and B) Julian days.

Table S1. Mean and standard deviation (SD) of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ isotopic signatures for roqual potential prey from the Gulf of St. Lawrence (GSL) from 1995 to 2022.

	Scientific name	Common name	n	Year	Mean $\delta^{13}\text{C}$ (SD)	Mean $\delta^{15}\text{N}$ (SD)
Period 1 (1992-2000)	<i>Thysanoessa</i> spp. *	Arctic krill	2	1995	-18.08 (0.04)	7.35 (0.98)
	<i>Mallosus vilosus</i>	Capelin	4	1995	-19.95 (0.52)	12.86 (0.78)
	<i>Clupea harengus</i>	Herring	13	1995, 1996	-19.50 (1.04)	12.18 (0.60)
	<i>Scomber scombus</i>	Mackerel	5	1995	-20.50 (0.65)	12.22 (0.46)
	<i>Meganyctiphanes norvegica</i>	Northern krill	5	2006	-20.22 (0.33)	9.87 (0.17)
	<i>Ammodytes</i> sp.	Sandlance	17	2001	-18.46 (0.53)	10.89 (0.28)
Period 2 (2001-2010)	<i>Thysanoessa</i> spp. *	Arctic krill	30	2001, 2003-4	-18.65 (0.32)	9.41 (0.65)
	<i>Mallosus vilosus</i>	Capelin	44	2003-4, 2006	-18.77 (0.43)	12.25 (0.43)
	<i>Clupea harengus</i>	Herring	10	2003-4	-18.90 (0.62)	12.13 (0.31)
	<i>Scomber scombus</i>	Mackerel	5	1995	-20.50 (0.65)	12.22 (0.46)
	<i>Meganyctiphanes norvegica</i>	Northern krill	5	2006	-20.22 (0.33)	9.87 (0.17)
	<i>Ammodytes</i> sp.	Sandlance	22	2001, 2004	-18.66 (0.51)	11.00 (0.33)
Period 3 (2011-2019)	<i>Thysanoessa</i> spp.	Arctic krill	3	2017, 2022	-20.59 (0.10)	9.29 (0.11)
	<i>Mallosus vilosus</i>	Capelin	96	2013-2022	-19.59 (0.50)	12.22 (0.54)
	<i>Clupea harengus</i>	Herring	92	2014-2022	-19.86 (0.69)	12.51 (0.45)
	<i>Scomber scombus</i>	Mackerel	2	2014, 2020	-19.83 (1.08)	11.71 (0.48)
	<i>Meganyctiphanes norvegica</i>	Northern krill	31	2022	-20.51 (0.76)	10.17 (0.50)
	<i>Ammodytes</i> sp.	Sandlance	20	2014, 2016-7, 2021-2	-20.52 (0.60)	10.58 (0.69)

*Signature from Lower St. Lawrence Estuary

Table S2. Mean and standard deviation (SD) of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ isotopic signatures for rorqual potential prey from different regions of the Gulf of Maine / Scotian Shelf and sampled from 1986 to 2012. $\delta^{13}\text{C}$ values initially not subjected to lipid extraction or correction were corrected. $\delta^{15}\text{N}$ values obtained from lipid-extracted samples were applied a correction to restore bulk $\delta^{15}\text{N}$ values (see Logan *et al.* 2008). $\delta^{13}\text{C}$ values presented are not corrected for the Suess effect.

Scientific name	Common name	Region	Month	Year	N	$\delta^{13}\text{C}$ (SD)	$\delta^{15}\text{N}$ (SD)	Reference
<i>Euphausiids</i>	Krill	Georges Bank	July	1986	7	-18.29(0.4)	7.90(0.5)	Fry (1988)
<i>Ammodytes</i> sp.	Sand lance	Georges Bank	July	1986	4	-17.32(0.4)	10.20(0.3)	Fry (1988)
<i>Ammodytes</i> sp.	Sand lance	Stellwagen Bank/Massachusetts coast	Summer	2000-2001	6	-19.45(0.2)	10.20(0.1)	Estrada <i>et al.</i> (2003)
<i>Ammodytes</i> sp.	Sand lance	Stellwagen Bank/Cape Cod Bay	NA	2006-2008	63	-20.00(0.4)	10.40(0.3)	Kaufman and Brown (2009) in Logan <i>et al.</i> (2015)
<i>Clupea harengus</i>	Atlantic herring	Gulf of Maine	NA	2004	25	-19.00(0.5)	11.90(0.6)	Logan <i>et al.</i> (2015)
<i>Euphausiids</i>	Krill	Gulf of Maine	NA	2004	11	-20.50(0.5)	8.60(0.4)	Logan <i>et al.</i> (2015)
<i>Scomber scombrus</i>	Atlantic mackerel	Gulf of Maine	NA	2004	11	-19.00(0.3)	12.50(0.7)	Logan <i>et al.</i> (2015)
<i>Ammodytes</i> sp.	Sand lance	Scotian Shelf (Sable Island)	July-August	2012	18	-19.84(0.5)	10.87(0.3)	Ronconi <i>et al.</i> (2014)
<i>Clupea harengus</i>	Atlantic herring	Scotian Shelf (Sable Island)	July-August	2012	5	-19.44(0.2)	12.27(0.2)	Ronconi <i>et al.</i> (2014)
<i>Mallostus villosus</i>	Capelin	Scotian Shelf (Sable Island)	July-August	2013	4	-19.59(0.1)	12.51(0.1)	Ronconi <i>et al.</i> (2014)
<i>Scomber scombrus</i>	Atlantic mackerel	Scotian Shelf (Sable Island)	July-August	2012	4	-19.50(0.2)	12.84(0.2)	Ronconi <i>et al.</i> (2014)

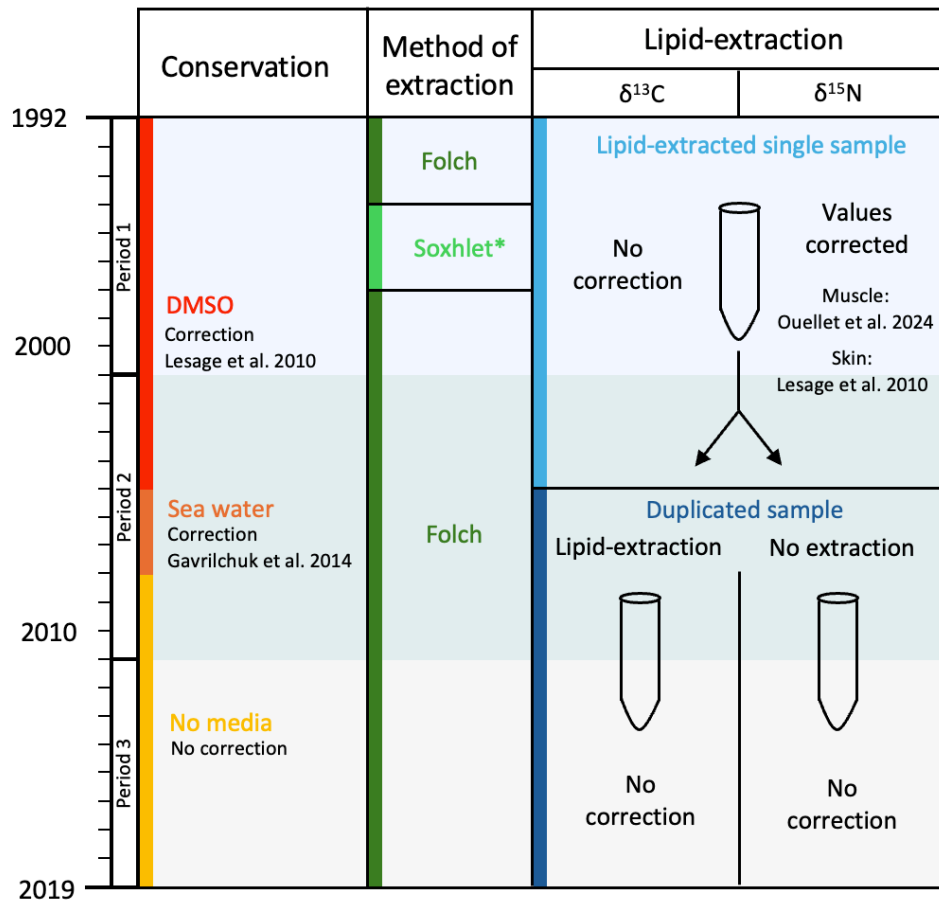


Figure S2. Sample processing according to preservation methods. Preservation is for rorqual skin samples only. Lipid-extraction is for both prey muscle and rorqual skin samples. Methods of extraction are shown, with *Soxhlet extraction exclusively used for prey muscle samples.

Table S3. Trophic enrichment factors for skin of marine mammals reported in the literature. Studies where samples were subject to lipid-extraction are indicated by an asterisk.

Scientific name	Common name	Area	N	TEF $\delta^{13}\text{C}$ (SD)	TEF $\delta^{15}\text{N}$ (SD)	Reference	Diet assumed
<i>Globicephala melas</i>	Long-finned pilot whale	Atlantic (United States)	6	NA	1.70 (0.24)	Abend and Smith (1997)	Squid, mackerel
<i>Phocoena phocoena</i>	Harbor porpoise	Pacific (California)	29	1.00*	1.70*	Toperoff <i>et al.</i> (2002)	Various diet
<i>Physeter macrocephalus</i>	Sperm whale	Gulf of California	35	0.40-2.40*	1.60-5.10*	Ruiz-Cooley <i>et al.</i> (2004)	Jumbo squid
<i>Orcinus orca</i>	Killer whale	Ex situ	1	2.43*	3.05	Caut <i>et al.</i> (2011)	Herring, whiting
<i>Balaenoptera physalus</i>	Fin whale	Atlantic (Spain)	8	1.28 (0.30)*	2.82 (0.38)*	Borrell <i>et al.</i> (2012)	Nordic Krill only
<i>Tursiops truncatus</i>	Common bottlenose dolphin	Ex situ	6	1.60 (0.09)*	1.68 (0.11)*	Browning <i>et al.</i> (2014)	Capelin, herring, night smelt
		Ex situ	6	1.28 (0.16)*	2.09 (0.07)*	Browning <i>et al.</i> (2014)	Capelin, mackerel, Pacific saury
		Ex situ	6	1.01 (0.37)*	1.57 (0.52)	Giménez <i>et al.</i> (2016)	Capelin, sprat, herring
<i>Balaenoptera musculus</i>	Blue whale	Pacific (California/Mexico)	3	NA	1.70-1.90*	Busquet-Vass <i>et al.</i> (2017)	Euphausiids, lantern-fish

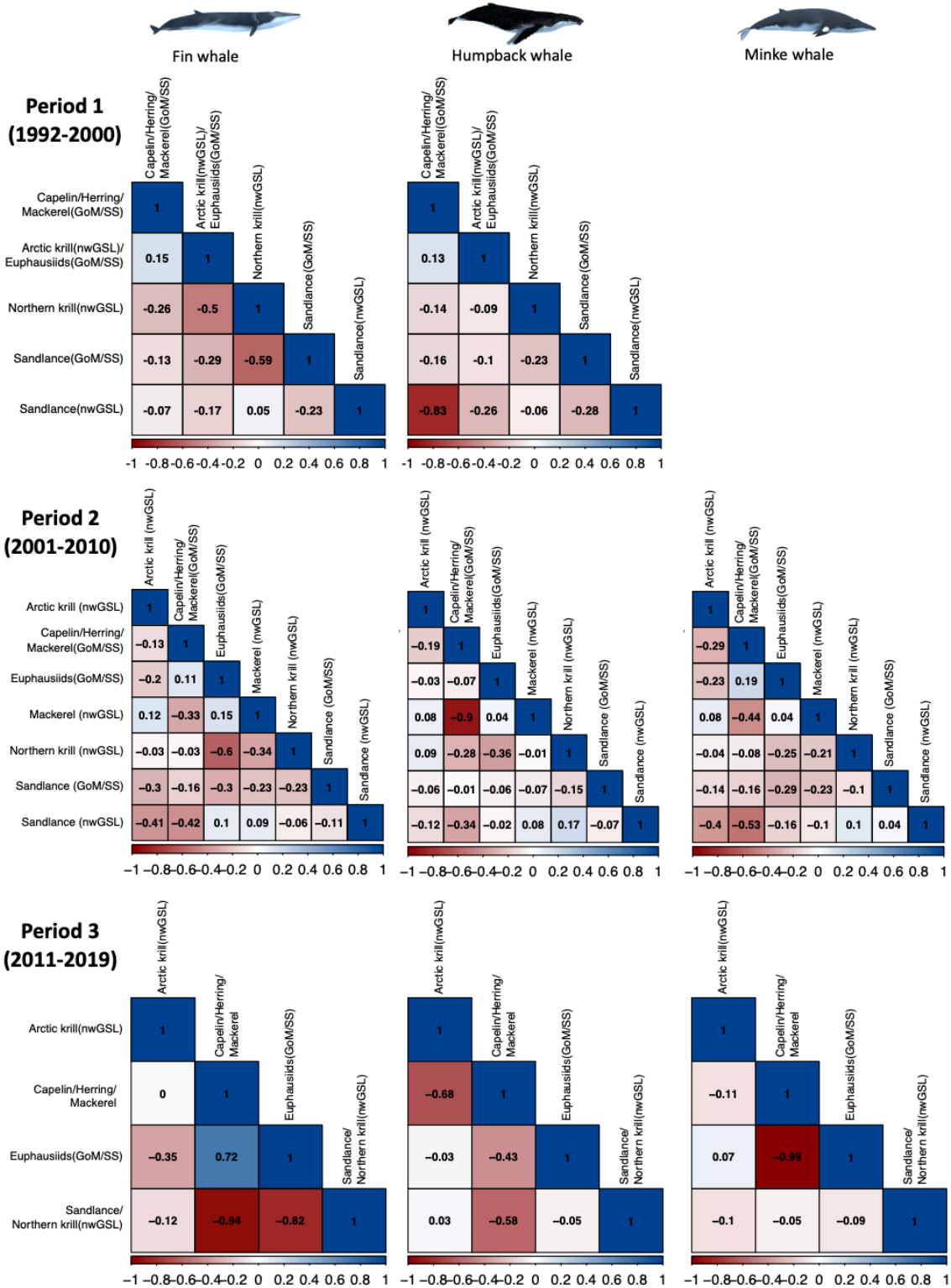


Figure S3. Correlation coefficient among *a priori* groups of MixSIAR models for the three periods and three species values.

Table S4. Mean and standard deviation (SD) of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ isotopic signatures for rorqual potential prey from different regions of the Atlantic Ocean extracted from the literature.

Species	Region	Month	Year	N	Tissue	$\delta^{13}\text{C}$	SD	$\delta^{15}\text{N}$	SD	Reference
<i>Euphausiids</i>	Azores	Spring	2009	27	whole	-19.94	0.66	6.39	0.66	Colaço <i>et al.</i> (2013)
<i>Meganyctiphanes norvegica</i>	Bay of Biscay	Fall	2006	4	whole	-19.30	-	8.30	-	Logan <i>et al.</i> (2011)
<i>Clupea harengus</i>	Block Island Sounds and Rhode Island	September	2009-2011	13	muscle	-20.50	-	12.34	-	Malek <i>et al.</i> (2016)
<i>Meganyctiphanes norvegica</i>	Celtic sea	February	2010	4	whole	-21.30	0.20	7.90	0.10	Ryan <i>et al.</i> (2014)
<i>Meganyctiphanes norvegica</i>	Celtic sea	February	2010	5	whole	-20.60	1.10	7.20	0.40	Ryan <i>et al.</i> (2014)
<i>Clupea harengus</i>	Celtic sea	October	2010	5	muscle	-18.20	0.10	13.30	0.50	Ryan <i>et al.</i> (2014)
<i>Clupea harengus</i>	Celtic sea	October	2010	9	muscle	-19.60	0.30	12.80	0.60	Ryan <i>et al.</i> (2014)
<i>Clupea harengus</i>	Celtic sea	October	2010	5	muscle	-19.40	0.50	11.50	0.40	Ryan <i>et al.</i> (2014)
<i>Meganyctiphanes norvegica</i>	Gulf of Cádiz	March	2009	4	whole	-18.60	-	5.57	-	Varela <i>et al.</i> (2013)
<i>Meganyctiphanes norvegica</i>	Iceland	-	2003-2007	3	whole	-21.13	0.25	7.33	0.76	Ólafsdóttir <i>et al.</i> (2013)
<i>Ammodytes sp.</i>	Iceland	-	2003-2007	6	whole	-18.50	0.90	9.90	0.60	Ólafsdóttir <i>et al.</i> (2013)
<i>Mallotus villosus</i>	Iceland	-	2003-2007	7	whole	-20.20	0.20	11.30	0.50	Ólafsdóttir <i>et al.</i> (2013)
<i>Clupea harengus</i>	Iceland	-	2003-2007	5	whole	-18.88	0.60	11.84	0.60	Ólafsdóttir <i>et al.</i> (2013)
<i>Ammodytes sp.</i>	Iceland	September	2004	7	muscle	-20.80	0.10	9.30	0.40	Sarà <i>et al.</i> (2009)
<i>Mallotus villosus</i>	Iceland	September	2004	5	muscle	-22.50	0.30	10.8	0.10	Sarà <i>et al.</i> (2009)
<i>Mallosus vilosus</i>	Iceland	April	2007	10	whole	-19.90	0.10	10.1	0.20	McMeans <i>et al.</i> (2010)
<i>Mallotus villosus</i>	Newfoundland	-	1995	10	whole	-18.80	0.10	13.70	0.10	Lawson & Hobson (2000)
<i>Ammodytes sp.</i>	Newfoundland	-	1996	10	whole	-19.60	0.10	12.00	0.10	Lawson & Hobson (2000)
<i>Mallotus villosus</i>	Newfoundland	January, June	2002	21	muscle	-21.00	0.10	12.20	0.09	Sherwood <i>et al.</i> (2005)
<i>Clupea harengus</i>	Newfoundland	January, June	2002	5	muscle	-21.40	0.34	12.40	0.12	Sherwood <i>et al.</i> (2005)
<i>Euphausiids</i>	Newfoundland	January, June	2002	3	whole	-20.60	0.23	9.30	0.66	Sherwood <i>et al.</i> (2005)
<i>Ammodytes americanus</i>	Northeast coast of Newfoundland	July-August	2015-2016	10	muscle	-20.49	0.11	11.09	0.46	Johnson <i>et al.</i> (2021)
<i>Mallotus villosus</i>	Northeast coast of Newfoundland	July-August	2016-2017	20	muscle	-20.29	0.23	12.28	0.29	Johnson <i>et al.</i> (2021)
<i>Ammodytes americanus</i>	Northeast coast of Newfoundland	July-August	2017	9	muscle	-21.19	0.18	10.11	0.10	Johnson <i>et al.</i> (2021)
<i>Euphausiids</i>	Northeast coast of Newfoundland	July-August	2017	5	whole	-21.97	0.17	7.67	0.16	Johnson <i>et al.</i> (2021)
<i>Clupea harengus</i>	Northeast coast of Newfoundland	July-August	2018	15	muscle	-21.17	0.19	11.48	0.23	Johnson <i>et al.</i> (2021)
<i>Mallotus villosus</i>	Northwestern Barent sea	May-June	2006	10	muscle	-20.78	0.13	12.32	0.30	Haug <i>et al.</i> (2017)
<i>Thysanoessa sp.</i>	Northwestern Barent sea	May-June	2006	6	whole	-21.02	0.18	10.70	0.45	Haug <i>et al.</i> (2017)
<i>Meganyctiphanes norvegica</i>	Northwestern Barent sea	May-June	2006	5	whole	-19.78	0.09	8.44	0.13	Haug <i>et al.</i> (2017)
<i>Thysanoessa sp.</i>	Northwestern Barent sea	May-June	2006	4	whole	-20.33	0.28	8.11	0.09	Haug <i>et al.</i> (2017)
<i>Mallotus villosus</i>	Pangnirtung Fjord (Canadian Arctic)	June-July	2015	79	muscle	-20.00	0.04	14.70	0.08	Ogloff <i>et al.</i> (2020)
<i>Mallotus villosus</i>	Pangnirtung Fjord (Canadian Arctic)	June-July	2016	105	muscle	-20.30	0.06	14.30	0.10	Ogloff <i>et al.</i> (2020)
<i>Scomber scombrus</i>	Passamaquoddy Bay, Gulf of Maine	April to October	2005-2008	47	muscle	-19.80	0.70	12.90	0.40	Willis <i>et al.</i> (2017)
<i>Scomber scombrus</i>	Western Iberian shelf	Spring and fall	2014-2016-2017	51	muscle	-17.90	0.60	11.20	0.50	Ceia <i>et al.</i> (2023)

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abend, A., & Smith, T. D. (1997). Differences in stable isotope ratios of carbon and nitrogen between long-finned pilot whales (*Globicephala melas*) and their primary prey in the western north Atlantic. *ICES Journal of Marine Science*, 54(3), 500–503. <https://doi.org/10.1006/jmsc.1996.0192>
- Abrahms, B., Hazen, E. L., Aikens, E. O., Savoca, M. S., Goldbogen, J. A., Bograd, S. J., Jacox, M. G., Irvine, L. M., Palacios, D. M., & Mate, B. R. (2019). Memory and resource tracking drive blue whale migrations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 116(12), 5582–5587. <https://doi.org/10.1073/pnas.1819031116>
- Abrams, P. (1980). Some Comments on Measuring Niche Overlap. *Ecology*, 61(1), 44–49. <https://doi.org/10.2307/1937153>
- Acevedo-Gutiérrez, A., Croll, D. A., & Tershy, B. R. (2002). High feeding costs limit dive time in the largest whales. *Journal of Experimental Biology*, 205(12), 1747–1753. <https://doi.org/10.1242/jeb.205.12.1747>
- Agler, B.A., Beard, J.A., Bowman, R.S., Corbett, H.D. & others. (1990). Fin whale (*Balaenoptera physalus*) photographic identification: methodology and preliminary results from the western North Atlantic. *Reports of the International Whaling Commission*, 12(Spec Issue), 349–356.
- Aguilar, A., & Garcia-Vernet, R. (2018). Fin Whale. In *Encyclopedia of Marine Mammals* (pp. 368–371). <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-373553-9.00102-4>
- Alerstam, T., Hedenström, A., & Åkesson, S. (2003). Long-distance migration: Evolution and determinants. *Oikos*, 103(2), 247–260. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12559.x>
- Amos, B., & Hoelzel, A.R. (1991). Long-term preservation of whale skin for DNA analysis. *Reports of International Whaling Commission*, 13(Spec Issue), 99–103.
- Anderson, M. J. (2017). Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA). In *Wiley StatsRef: Statistics Reference Online* (pp. 1–15). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/9781118445112.stat07841>

- Araújo, M., Bolnick, D., & Layman, C. (2011). The ecological causes of individual specialisation. *Ecology Letters*, 14(9), 948–958. <https://doi.org/0.1111/j.1461-0248.2011.01662.x>
- Attard, C. R. M., Beheregaray, L. B., Sandoval-Castillo, J., Jenner, K. C. S., Gill, P. C., Jenner, M.-N. M., Morrice, M. G., & Möller, L. M. (2018). From conservation genetics to conservation genomics: A genome-wide assessment of blue whales (*Balaenoptera musculus*) in Australian feeding aggregations. *Royal Society Open Science*, 5(1), 170925. <https://doi.org/10.1098/rsos.170925>
- Bacastow, R. B., Keeling, C. D., Lueker, T. J., Wahlen, M., & Mook, W. G. (1996). The C-13 Suess effect in the world surface oceans and its implications for oceanic uptake of CO₂: Analysis of observations at Bermuda. *Global Biogeochemical Cycles*, 10(2), 335–346. <https://doi.org/10.1029/96GB00192>
- Barger, C. P., & Kitaysky, A. S. (2012). Isotopic segregation between sympatric seabird species increases with nutritional stress. *Biology Letters*, 8(3), 442–445. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2011.1020>
- Bartha, G. B., Gowans, S., Simard, P., Keith, E., Hirons, A., & Tetly, M. (2011). Population size and site fidelity of minke whales (*Balaenoptera acutorostrata*) off the Atlantic coast of Nova Scotia, Canada using photo-identification methods. *Aquatic Mammals*, 37, 454–463.
- Bearhop, S., Adams, C.E., Waldron, S., Fuller, R.A., & Macleod, H. (2004). Determining trophic niche width: A novel approach using stable isotope analysis: Stable isotopes as measures of niche width. *Journal of Animal Ecology*, 73(5): 1007–1012. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8790.2004.00861.x>
- Beaugrand, G., Edwards, M., Brander, K., Luczak, C. & Ibanez, F. (2008). Causes and projections of abrupt climate-driven ecosystem shifts in the North Atlantic. *Ecology Letters*, 11, 1157–1168.
- Bengtson Nash, S. M., Castrillon, J., Eisenmann, P., Fry, B., Shuker, J. D., Cropp, R. A., Dawson, A., Bignert, A., Bohlin-Nizzetto, P., Waugh, C. A., Polkinghorne, B. J., Dalle Luche, G., & McLagan, D. (2018). Signals from the south; humpback whales carry messages of Antarctic sea-ice ecosystem variability. *Global Change Biology*, 24(4), 1500–1510. <https://doi.org/10.1111/gcb.14035>
- Benkort, D., Plourde, S., Winkler, G., Cabrol, J., Ollier, A., Cope, L.-E., & Maps, F. (2019). Individual-based modeling explains the contrasted seasonality in size, growth, and reproduction of the sympatric Arctic (*Thysanoessa raschii*) and Nordic krill (*Meganctiphanes norvegica*) in the St. Lawrence Estuary, eastern Canada. *Limnology and Oceanography*, 64(1), 217–237. <https://doi.org/10.1002/lno.11032>

- Benoît, H. P., & Swain, D. P. (2008). Impacts of environmental change and direct and indirect harvesting effects on the dynamics of a marine fish community. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 65(10), 2088–2104. <https://doi.org/10.1139/F08-112>
- Bérubé, M., & Palsbøll, P. (1996). Identification of sex in cetaceans by multiplexing with three ZFX and ZFY specific primers. *Molecular Ecology*, 5, 283–287.
- Best, P. B., & Schell, D. M. (1996). Stable isotopes in southern right whale (*Eubalaena australis*) baleen as indicators of seasonal movements, feeding and growth. *Marine Biology*, 124(4), 483–494. <https://doi.org/10.1007/BF00351030>
- Bigg, M. A., & Fawcett, I. (1985). Two biases in diet determination of northern fur seals (*Callorhinus ursinus*). Pages 284–291 in J. R. Beddington, R. J. H. Beverton and D. M. Lavigne, eds. *Marine mammals and fisheries*. George Allen & Unwin Ltd., London, UK.
- Blåhed, I.-M., Königsson, H., Ericsson, G., & Spong, G. (2018). Discovery of SNPs for individual identification by reduced representation sequencing of moose (*Alces alces*). *PLOS ONE*, 13(5), e0197364. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0197364>
- Blais, M., Galbraith, P.S., Lizotte, M., Clay, S.A. & Starr, M. (2024). Chemical and Biological Oceanographic Conditions in the Estuary and Gulf of St. Lawrence During 2023. *Can. Tech. Rep. Hydrogr. Ocean Sci.* 385: v + 84 p.
- Blouin, K., Malaisé, F., Verreault, J., Lair, S., & Lu, Z. (2022). Occurrence and temporal trends of industrial antioxidants and UV absorbents in the endangered St. Lawrence Estuary beluga whale (*Delphinapterus leucas*). *Science of The Total Environment*, 842, 156635. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.156635>
- Bolnick, D. I., Svanbäck, R., Fordyce, J. A., Yang, L. H., Davis, J. M., Hulsey, C. D., & Forister, M. L. (2003). The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *The American Naturalist*, 161(1): 1-28.
- Bond, A. L., & Diamond, A. W. (2011). Recent Bayesian stable-isotope mixing models are highly sensitive to variation in discrimination factors. *Ecological Applications*, 21(4), 1017–1023. <https://doi.org/10.1890/09-2409.1>
- Born, E. W., Outridge, P., Riget, F. F., Hobson, K. A., Dietz, R., Øien, N., & Haug, T. (2003). Population substructure of North Atlantic minke whales (*Balaenoptera acutorostrata*) inferred from regional variation of elemental and stable isotopic signatures in tissues. *Journal of Marine Systems*, 43(1), 1–17. [https://doi.org/10.1016/S0924-7963\(03\)00085-X](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(03)00085-X)

- Borrell, A., Abad-Oliva, N., Gómez-Campos, E., Giménez, J., & Aguilar, A. (2012). Discrimination of stable isotopes in fin whale tissues and application to diet assessment in cetaceans. *Rapid Communications in Mass Spectrometry: RCM*, 26, 1596–1602. <https://doi.org/10.1002/rcm.6267>
- Boudreau, M., Chamberland, J.M., Girard, L., Boudreau, M., Benoît, H., Lehoux, C., Smith, A., Galbraith, P. & Plourde, S. (2023). Capelin in the Estuary and Gulf of St. Lawrence (NAFO Divs. 4RST) in 2021. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2023/018. v + 51 p.
- Bourdages, H., Brassard, C., Chamberland, J.-M., Desgagnés, M., Galbraith, P., Isabel, L. & Senay, C. (2022). Preliminary results from the ecosystemic survey in August 2021 in the Estuary and northern Gulf of St. Lawrence. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2022/011. iv + 95 p.
- Bourdages, H., Marquis, M.-C., Ouellette-Plante, J., Chabot, D., Galbraith, P.S. & Isabel, L. (2020). Assessment of northern shrimp stocks in the estuary and Gulf of St. Lawrence in 2019: Commercial fishery and research survey data. DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Document 2020/012 (xiii + 155 p.).
- Box, G. E. P., Jenkins, G. M., Reinsel, G. C., & Ljung, G. M. (2015). *Time Series Analysis: Forecasting and Control*. John Wiley & Sons.
- Brennan, C. E., Maps, F., Gentleman, W. C., Lavoie, D., Chassé, J., Plourde, S., & Johnson, C.L. (2021). Ocean circulation changes drive shifts in *Calanus* abundance in North Atlantic right whale foraging habitat: A model comparison of cool and warm year scenarios. *Progress in Oceanography*, 197, 102629. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2021.102629>
- Brett, M. T., Eisenlord, M. E., & Galloway, A. W. E. (2016). Using multiple tracers and directly accounting for trophic modification improves dietary mixing-model performance. *Ecosphere*, 7(8), e01440. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1440>
- Brooks, M., Bolker, B., Kristensen, K., Maechler, M., Magnusson, A., Skaug, H., Nielsen, A., Berg, C., & Van Bentham, K. (2017). *glmmTMB: Generalized Linear Mixed Models using Template Model Builder* (p. 1.1.9) [Dataset]. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.glmmTMB>
- Brosset, P., Doniol-Valcroze, T., Swain, D.P., Lehoux, C., Van Beveren, E., Mbaye, B.C., Emond, K., & Plourde, S. (2019). Environmental variability controls recruitment but with different drivers among spawning components in Gulf of St. Lawrence herring stocks. *Fisheries Oceanography*, 28(1): 1–17. <https://doi.org/10.1111/fog.12272>

- Brown, M. R., Corkeron, P. J., Hale, P. T., Schultz, K. W., & Bryden, M. M. (1995). Evidence for a sex-segregated migration in the humpback whale (*Megaptera novaeangliae*). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 259(1355), 229–234. <https://doi.org/10.1098/rspb.1995.0034>
- Browning, N. E., Dold, C., I-Fan, J., & Worthy, G. A. J. (2014). Isotope turnover rates and diet–tissue discrimination in skin of ex situ bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Journal of Experimental Biology*, 217(2), 214–221. <https://doi.org/10.1242/jeb.093963>
- Budge, S. M., Iverson, S. J., & Koopman, H. N. (2006). Studying trophic ecology in marine ecosystems using fatty acids: A primer on analysis and interpretation. *Marine Mammal Science*, 22(4), 759–801. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2006.00079.x>
- Bundy, A., Heymans, J. J., Morissette, L., & Savenkoff, C. (2009). Seals, cod and forage fish: A comparative exploration of variations in the theme of stock collapse and ecosystem change in four Northwest Atlantic ecosystems. *Progress in Oceanography*, 81(1–4), 188–206. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2009.04.010>
- Busquets-Vass, G., Newsome, S. D., Calambokidis, J., Serra-Valente, G., Jacobsen, J. K., Aguiñiga-García, S., & Gendron, D. (2017). Estimating blue whale skin isotopic incorporation rates and baleen growth rates: Implications for assessing diet and movement patterns in mysticetes. *PLOS ONE*, 12(5), e0177880. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0177880>
- Cabrol, J., Lesage, V., Leclerc, A., Giard, J., Iverson, S., Bérubé, M., Michaud, R., & Nozais, C. (2021). Individual and population dietary specialization decline in fin whales during a period of ecosystem shift. *Scientific Reports*, 11(1), 17181. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-96283-x>
- Cabrol, J., Tremblay, R., & Winkler, G. (2020). Differential eco-physiological performances of two pseudocryptic species of the *Eurytemora affinis* complex (Copepoda, Calanoida) in the St. Lawrence estuarine transition zone: A reciprocal transplant experiment. <https://doi.org/10.1163/15685403-00003973>
- Cabrol, J., Trombetta, T., Amaudrut, S., Aulanier, F., Sage, R., Tremblay, R., Nozais, C., Starr, M., Plourde, S., & Winkler, G. (2019). Trophic niche partitioning of dominant North-Atlantic krill species, *Meganyctiphanes norvegica*, *Thysanoessa inermis*, and *T. raschii*. *Limnology and Oceanography*, 64(1), 165–181. <https://doi.org/10.1002/lno.11027>
- Cade, D. E., Friedlaender, A. S., Calambokidis, J., & Goldbogen, J. A. (2016). Kinematic Diversity in Rorqual Whale Feeding Mechanisms. *Current Biology*, 26(19), 2617–2624. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.07.037>

- Caut, S., Angulo, E., & Courchamp, F. (2009). Variation in discrimination factors ($\Delta^{15}\text{N}$ and $\Delta^{13}\text{C}$): The effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction. *Journal of Applied Ecology*, 46(2), 443–453. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01620.x>
- Chesson, P. (2000). Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31(1), 343–366. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343>
- Chion, C. (2011). An agent-based model for the sustainable management of navigation activities in the Saint Lawrence Estuary (Doctoral dissertation, École de technologie supérieure). <https://espace.etsmtl.ca/id/eprint/879/>
- Chion, C., Lagrois, D., Dupras, J., Turgeon, S., McQuinn, I.H., Michaud, R., Ménard, N., & Parrott, L. (2017). Underwater acoustic impacts of shipping management measures: results from a socialecological model of boat and whale movements in the St. Lawrence River Estuary (Canada). *Ecological Modelling*, 354:72–87. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2017.03.014>
- Christiansen, F., Dawson, S., Durban, J., Fearnbach, H., Miller, C., Bejder, L., Uhart, M., Sironi, M., Corkeron, P., Rayment, W., Leunissen, E., Haria, E., Ward, R., Warick, H., Kerr, I., Lynn, M., Pettis, H., & Moore, M. (2020). Population comparison of right whale body condition reveals poor state of the North Atlantic right whale. *Marine Ecology Progress Series*, 640, 1–16. <https://doi.org/10.3354/meps13299>
- Christiansen, F., Dujon, A. M., Sprogis, K. R., Arnould, J. P. Y., & Bejder, L. (2016). Noninvasive unmanned aerial vehicle provides estimates of the energetic cost of reproduction in humpback whales. *Ecosphere*, 7(10), e01468. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1468>
- Clark, C. T., Cape, M. R., Shapley, M. D., Mueter, F. J., Finney, B. P., & Misarti, N. (2021). SuessR: Regional corrections for the effects of anthropogenic CO₂ on $\delta^{13}\text{C}$ data from marine organisms. *Methods in Ecology and Evolution*, 12(8), 1508–1520. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13622>
- Clavel, J., Julliard, R. and Devictor, V. (2011). Worldwide decline of specialist species: Toward a global functional homogenization? *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9, 222–228.
- Cloyed, C. S., Johnson, C., DaCosta, K. P., Clance, L. R., Russell, M. L., Díaz Clark, C., Hieb, E. E., & Carmichael, R. H. (2023). Effects of tissue decomposition on stable isotope ratios and implications for use of stranded animals in research. *Ecosphere*, 14(2), e4385. <https://doi.org/10.1002/ecs2.4385>

- Comtois, S., Savenkoff, C., Bourassa, M.N., Brêthes, J.C., & Sears, R. (2010). Regional distribution and abundance of blue and humpback whales in the Gulf of St. Lawrence. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* 2877: viii+38 pp.
- CNRTL. (2012). Trésor de la langue française informatisé. Centre National de Ressources Textuelles et Lexicales. <https://www.cnrtl.fr/lexicographie/rorqual/0>
- COSEPAC. (2003). Évaluation et Rapport de situation du COSEPAC sur le rorqual à bosse (*Megaptera novaeanglia*) au Canada – Mise à jour. Comité sur la situation des espèces en péril au Canada. Ottawa. viii + 29 p
- COSEPAC. (2006). Rapport annuel du COSEPAC. Comité sur la situation des espèces en péril au Canada. <https://www.canada.ca/en/environnement-climate-change/services/species-risk-public-registry/cosewic-annual-reports/cosewic-annual-report-2006.html>
- COSEPAC. (2019). Évaluation et Rapport de situation du COSEPAC sur le rorqual commun (*Balaenoptera physalus*), Population Atlantique and Population Pacifique, au Canada. xv + 72 p.
- Costa, D. P. (2009) Energetics. In: Perrin W.F., Würsig B., Thewissen J.G.M. (eds) *Encyclopedia of marine mammals*. Academic Press, San Diego, CA, p 383–391.
- Craig, A. S., Herman, L., Gabriele, C., & Pack, A. (2003). Migratory Timing of Humpback Whales (*Megaptera novaeangliae*) in the Central North Pacific Varies with Age, Sex and Reproductive Status. *Behaviour*, 140, 981–1001. <https://doi.org/10.1163/156853903322589605>
- Craig, A. S., Herman, L. M., Pack, A. A., & Waterman, J. O. (2014). Habitat segregation by female humpback whales in Hawaiian waters: Avoidance of males? *Behaviour*, 151(5), 613–631. <https://doi.org/10.1163/1568539X-00003151>
- Croll, D. A., Clark, C. W., Acevedo, A., Tershy, B., Flores, S., Gedamke, J., & Urban, J. (2002). Only male fin whales sing loud songs. *Nature*, 417(6891), 809–809. <https://doi.org/10.1038/417809a>
- Crowder, L., & Norse, E. (2008). Essential ecological insights for marine ecosystem-based management and marine spatial planning. *Marine Policy*, 32(5), 772–778. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2008.03.012>
- Croxall, J., Reid, K., & Prince, P. (1999). Diet, provisioning and productivity responses of marine predators to differences in availability of Antarctic krill. *Marine Ecology Progress Series*, 177, 115–131. <https://doi.org/10.3354/meps177115>

- CSAS (Canadian Science Advisory Secretariat). (1994). Report on the status of groundfish stocks in the Canadian Northwest Atlantic. Atlantic Fish Stock Status Report 1994/004. Department of Fisheries and Oceans, Ottawa.
- Cushing, D.H. (1990). Plankton production and year-class strength in fish populations: an update of the match/mismatch hypothesis. In *Advances in marine biology. Academic Press*, 26: 249-293.
- Das, K., Holleville, O., Ryan, C., Berrow, S., Gilles, A., Ody, D., & Michel, L. N. (2017). Isotopic niches of fin whales from the Mediterranean Sea and the Celtic Sea (North Atlantic). *Marine Environmental Research*, 127, 75–83. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2017.03.009>
- Davis, G. E., Baumgartner, M. F., Corkeron, P. J., Bell, J., Berchok, C., Bonnell, J. M., Bort Thornton, J., Brault, S., Buchanan, G. A., Cholewiak, D. M., Clark, C. W., Delarue, J., Hatch, L. T., Klinck, H., Kraus, S. D., Martin, B., Mellinger, D. K., Moors-Murphy, H., Nieukirk, S., ... Van Parijs, S. M. (2020). Exploring movement patterns and changing distributions of baleen whales in the western North Atlantic using a decade of passive acoustic data. *Global Change Biology*, 26(9), 4812–4840. <https://doi.org/10.1111/gcb.15191>
- Delarue, J. J. Y., Moors-Murphy, H., Kowarski, K. A., Davis, G. E., Urazghildiiev, I. R., & Bruce Martin, S. (2022). Acoustic occurrence of baleen whales, particularly blue, fin, and humpback whales, off eastern Canada, 2015-2017. *Endangered Species Research*, 47, 265–289. <https://doi.org/10.3354/esr01176>
- Doniol-Valcroze, T. (2008). *Habitat selection and niche characteristics of rorqual whales in the northern Gulf of St. Lawrence (Canada)*. PhD thesis, McGill University, Montreal. 1 – 146. <https://escholarship.mcgill.ca/concern/theses/08612r448>
- Doniol-Valcroze, T., Berteaux, D., Larouche, P., & Sears, R. (2007). Influence of thermal fronts on habitat selection by four rorqual whale species in the Gulf of St. Lawrence. *Marine Ecology Progress Series*, 335, 207–216. <https://doi.org/10.3354/meps335207>
- DFO. (2021). Update of stock status indicators for northern Gulf of St. Lawrence (3Pn, 4RS) Atlantic Cod in 2020. DFO Canadian Science Advisory Secretariat. Sci. Resp. 2021/006.
- DFO. (2022a). Évaluation du hareng de l’atlantique (*Clupea harengus*), composantes des reproducteurs de printemps et d’automne, du sud du golfe du Saint-Laurent (Division 4TVN de l’OPANO) et avis pour les pêches de 2022 et de 2023. Secrétariat canadien des avis scientifiques du MPO. Avis scientifique 2022/021. 42p.

- DFO. (2022b). Évaluation des stocks de crevette nordique de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent en 2021. Secr. can. des avis sci. du MPO. Avis sci. 2022/006.
- DFO. (2023). Update of spawner abundance and biological characteristics of Striped Bass (*Morone saxatilis*) in the southern Gulf of St. Lawrence to 2022. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Sci. Resp. 2023/004.
- DFO. (2024, 24 janvier). En mode solution : le gouvernement du Canada lance son plan de transition pour l'avenir des pêches au Québec et dans le Canada atlantique. Communiqué de presse. <https://www.canada.ca/fr/peches-oceans/nouvelles/2024/01/en-mode-solution--le-gouvernement-du-canada-lance-son-plan-de-transition-pour-lavenir-des-peches-au-quebec-et-dans-le-canada-atlantique.html>
- Dulvy, N.K., Sadovy, Y., & Reynolds, J.D., (2003). Extinction vulnerability in marine populations. *Fish and Fisheries*, 4, 25–64. <https://doi.org/10.1046/j.1467-2979.2003.00105.x>
- Edds, P. L., & Macfarlane, J. A. F. (1987). Occurrence and general behavior of balaenopterid cetaceans summering in the St. Lawrence Estuary, Canada. *Canadian Journal of Zoology*, 65(6), 1363–1376. <https://doi.org/10.1139/z87-216>
- Edwards, M., Hélaouët, P., Goberville, E., Lindley, A., Tarling, G. A., Burrows, M. T., & Atkinson, A. (2021). North Atlantic warming over six decades drives decreases in krill abundance with no associated range shift. *Communications Biology*, 4(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s42003-021-02159-1>
- Eerkes-Medrano, D., Aldridge, D. C., & Blix, A. S. (2021). North Atlantic minke whale (*Balaenoptera acutorostrata*) feeding habits and migrations evaluated by stable isotope analysis of baleen. *Ecology and Evolution*, 11(22), 16344–16353. <https://doi.org/10.1002/ece3.8224>
- Ehleringer, J.R., & Rundel, P.W. (1989). Stable Isotopes: History, Units, and Instrumentation. In: Rundel, P.W., Ehleringer, J.R., Nagy, K.A. (eds) Stable Isotopes in Ecological Research. Ecological Studies, vol 68. Springer, New York, NY. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-3498-2_1
- El-Sabh, M. I. (1976). Surface circulation pattern in the Gulf of St. Lawrence. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 33(1), 124-138.
- El-Sabh, M. I., & Silverberg, N. (1990). The St. Lawrence Estuary: Introduction. In Oceanography of a large-scale estuarine system: The st. Lawrence (pp. 1-9). New York, NY: Springer New York.
- Elton, C. (1927). Animal ecology, 1927. *Sidgwick and Jackson, London*, 10, 538.

- Espinasse, B., Sturbois, A., Basedow, S. L., Hélaouët, P., Johns, D. G., Newton, J., & Trueman, C. N. (2022). Temporal dynamics in zooplankton $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ isoscapes for the North Atlantic Ocean: Decadal cycles, seasonality, and implications for predator ecology. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.986082>
- Estrada, J. A., Rice, A. N., Lutcavage, M. E., & Skomal, G. B. (2003). Predicting trophic position in sharks of the north-west Atlantic Ocean using stable isotope analysis. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 83(6), 1347–1350. <https://doi.org/10.1017/S0025315403008798>
- Evans, K. L., Warren, P. H., & Gaston, K. J. (2005). Species-energy relationships at the macroecological scale: A review of the mechanisms. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 80(1), 1–25. <https://doi.org/10.1017/s1464793104006517>
- Fagan, W.F. (2019). Migrating whales depend on memory to exploit reliable resources. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(12), 5217–5219. <https://doi.org/10.1073/pnas.1901803116>
- Fagan, W.F., Lewis, M.A., Auger-Méthé, M., Avgar, T., Benhamou, S., Breed, G., LaDage, L., Schlägel, U.E., Tang, W., Papastamatiou, Y.P., Forester, J., & Mueller, T. (2013). Spatial memory and animal movement. *Ecology Letters*, 16, 1325–1338. <https://doi.org/10.1111/ele.12165>
- Fleming, A.H., Clark, C.T., Calambokidis, J., & Barlow, J. (2016). Humpback whale diets respond to variance in ocean climate and ecosystem conditions in the California. *Current Global Change Biology*, 22(3), 1214–1224.
- Folch, J., Lees, M., & Stanley, G. H. S. (1957). A SIMPLE METHOD FOR THE ISOLATION AND PURIFICATION OF TOTAL LIPIDES FROM ANIMAL TISSUES. *Journal of Biological Chemistry*, 226(1), 497–509. [https://doi.org/10.1016/S0021-9258\(18\)64849-5](https://doi.org/10.1016/S0021-9258(18)64849-5)
- Frank, K. T., Petrie, B., Choi, J. S., & Leggett, W. C. (2005). Trophic Cascades in a Formerly Cod-Dominated Ecosystem. *Science, New Series*, 308(5728), 1621–1623.
- Franklin, T., Franklin, W., Brooks, L., & Harrison, P. (2017). Site-specific female-biased sex ratio of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) during a stopover early in the southern migration. *Canadian Journal of Zoology*, 96(6), 533–544. <https://doi.org/10.1139/cjz-2017-0086>
- Fry, B. (1988). Food web structure on Georges Bank from stable C, N, and S isotopic compositions. *Limnology and Oceanography*, 33(5), 1182–1190. <https://doi.org/10.4319/lo.1988.33.5.1182>

- Fry, B. (2002). Conservative mixing of stable isotopes across estuarine salinity gradients: A conceptual framework for monitoring watershed influences on downstream fisheries production. *Estuaries*, 25, 264–271.
- Fry, B. (2006). *Stable Isotope Ecology*. Springer Science + Business Media, USA. <https://doi.org/10.1007/0-387-33745-8>
- Fry, B., & Arnold, C. (1982). Rapid $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ turnover during growth of brown shrimp (*Penaeus aztecus*). *Oecologia*, 54(2), 200–204. <https://doi.org/10.1007/BF00378393>
- Fry, B., & Sherr, E. B. (1984). d^{13}C measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. *Contributions in Marine Science*, 27, 13–47.
- Galbraith, P.S., Chassé, J., Shaw, J.-L., Dumas, J. & Bourassa, M.-N. (2024a). Physical Oceanographic Conditions in the Gulf of St. Lawrence during 2023. Can. Tech. Rep. Hydrogr. Ocean Sci. 378 : v + 91 p.
- Galbraith, P. S., Sévigny, C., Bourgault, D., & Dumont, D. (2024b). Sea Ice Interannual Variability and Sensitivity to Fall Oceanic Conditions and Winter Air Temperature in the Gulf of St. Lawrence, Canada. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 129(7), e2023JC020784. <https://doi.org/10.1029/2023JC020784>
- Gannes, L. Z., del Rio, C. M., & Koch, P. (1998). Natural Abundance Variations in Stable Isotopes and their Potential Uses in Animal Physiological Ecology. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 119(3), 725–737. [https://doi.org/10.1016/S1095-6433\(98\)01016-2](https://doi.org/10.1016/S1095-6433(98)01016-2)
- Gannes, L. Z., O'Brien, D. M., & del Rio, C. M. (1997). Stable Isotopes in Animal Ecology: Assumptions, Caveats, and a Call for More Laboratory Experiments. *Ecology*, 78(4), 1271–1276. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[1271:SIIAEA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[1271:SIIAEA]2.0.CO;2)
- García-Vernet, R., Borrell, A., Víkingsson, G., Halldórsson, S. D., & Aguilar, A. (2021). Ecological niche partitioning between baleen whales inhabiting Icelandic waters. *Progress in Oceanography*, 199, 102690. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2021.102690>
- Gause, G. F. (1934). *The Struggle for Existence*. Williams and Wilkins, Baltimore, USA, 163p.
- Gauthier, J., Marquis, M.-C., & Isabel, L. (2021). L'état du stock de flétan du Groenland du golfe du Saint-Laurent (4RST) en 2020: Données de la pêche commerciale et des relevés de recherche. Secrétariat Canadien de Consultation Scientifique du MPO. Document de Recherche 2021/059 (v+140p.).

- Gavrilchuk, K., Lesage, V., Ramp, C., Sears, R., Berube, M., Bearhop, S., & Beauplet, G. (2014). Trophic niche partitioning among sympatric baleen whale species following the collapse of groundfish stocks in the Northwest Atlantic. *Marine Ecology Progress Series*, 497, 285–301. <https://doi.org/10.3354/meps10578>
- Gavrilchuk, K., Lesage, V., Fortune, S., Trites, A., & Plourde, S. (2021). Foraging habitat of North Atlantic right whales has declined in the Gulf of St. Lawrence, Canada, and may be insufficient for successful reproduction. *Endangered Species Research*, 44, 113–136. <https://doi.org/10.3354/esr01097>
- Gearing, J. N., Gearing, P. J., Rudnick, D. T., Requejo, A. G., & Hutchins, M. J. (1984). Isotopic variability of organic carbon in a phytoplankton-based, temperate estuary. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 48(1984–05), 1089–1098. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(84\)90199-6](https://doi.org/10.1016/0016-7037(84)90199-6)
- Gelman, A. & Rubin, D.B. (1992). Inference from iterative simulation using multiple sequences. *Statistical Science*, 7, 457–472.
- Gilbert, D., Sundby, B., Gobeil, C., Mucci, A., & Tremblay, G.-H. (2005). A seventy-two-year record of diminishing deep-water oxygen in the St. Lawrence estuary: The northwest Atlantic connection. *Limnology and Oceanography*, 50(5), 1654–1666. <https://doi.org/10.4319/lo.2005.50.5.1654>
- Gill, A., & Fairbairns, R. S. (1995). Photo-identification of the minke whale *Balaenoptera acutorostrata* off the Isle of Mull, Scotland. In A. S. Blix, L. Walløe, & Ø. Ulltang (Eds.), *Whales, seals, fish and man*, 4, 129–132. Elsevier Science. [https://doi.org/10.1016/S0163-6995\(06\)80016-8](https://doi.org/10.1016/S0163-6995(06)80016-8)
- Giménez, J., Louis, M., Barón, E., Ramírez, F., Verborgh, P., Gauffier, P., Esteban, R., Eljarrat, E., Barceló, D., G. Forero, M., & de Stephanis, R. (2018). Towards the identification of ecological management units: A multidisciplinary approach for the effective management of bottlenose dolphins in the southern Iberian Peninsula. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 28(1), 205–215. <https://doi.org/10.1002/aqc.2814>
- 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*). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 475, 54–61. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2015.11.001>
- Goldbogen, J. A., Cade, D. E., Calambokidis, J., Friedlaender, A. S., Potvin, J., Segre, P. S., & Werth, A. J. (2017). How Baleen Whales Feed: The Biomechanics of Engulfment and Filtration. *Annual Review of Marine Science*, 9(1), 367–386. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-122414-033905>

- Goldbogen, J. A., Potvin, J., & Shadwick, R. E. (2010). Skull and buccal cavity allometry increase mass-specific engulfment capacity in fin whales. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1683), 861–868. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1680>
- Goldbogen, J.A., Pyenson, N., & Shadwick, R.E. (2007). Big Gulps require high drag for fin whale lunge feeding. *Marine Ecology Progress Serie*, 349, 289–301. <https://doi.org/10.3354/meps07066>
- Graham, B., Koch, P., Newsome, S., & McMahon, K. (2010). Using Isoscapes to Trace the Movements and Foraging Behavior of Top Predators in Oceanic Ecosystems. In *Isoscapes: Understanding Movement, Pattern and Process on Earth Through Isotope Mapping* (pp. 299–318). https://doi.org/10.1007/978-90-481-3354-3_14
- Gravel, D., Canham, C. D., Beaudet, M., & Messier, C. (2006). Reconciling niche and neutrality: The continuum hypothesis. *Ecology Letters*, 9(4), 399–409. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00884.x>
- Grinnell, J. (1917). Field tests of theories concerning distributional control. *American Naturalist*, 51, 115-28. <http://dx.doi.org/10.1086/279591>
- Guilpin, M., Lesage, V., McQuinn, I., Brosset, P., Doniol-Valcroze, T., Jeanniard-du-Dot, T., & Winkler, G. (2020). Repeated Vessel Interactions and Climate- or Fishery-Driven Changes in Prey Density Limit Energy Acquisition by Foraging Blue Whales. *Frontiers in Marine Science*, 7, 1–16. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00626>
- Hammill, M.O., Stenson, G.B., Mosnier, A. & Doniol-Valcroze, T. (2021). Trends in abundance of harp seals, *Pagophilus groenlandicus*, in the Northwest Atlantic, 1952–2019. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2021/006. iv + 30 p.
- Hanski, I. (1999). *Metapopulation Ecology*. Oxford University Press.
- Harris, V., Edwards, M. & Olhede, S.C. (2014). Multidecadal Atlantic climate variability and its impact on marine pelagic communities. *Journal of Marine Systems*, 133, 55–69.
- Haug, T., Lindstrøm, U., & Nilssen, K. (2002). Variations in Minke Whale (*Balaenoptera acutorostrata*) Diet and Body Condition in Response to Ecosystem Changes in the Barents Sea. *Sarsia*, 87, 409–422. <https://doi.org/10.1080/0036482021000155715>

- Haug, T., Biuw, M., Kovacs, K. M., Lindblom, L., Lindstrøm, U., Lydersen, C., MacKenzie, K. M., & Meier, S. (2024). Trophic interactions between common minke whales (*Balaenoptera acutorostrata*) and their prey during summer in the northern Barents Sea. *Progress in Oceanography*, 103267. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2024.103267>
- Herman, L. M. (2016). The multiple functions of male song within the humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) mating system: Review, evaluation, and synthesis. *Biological Reviews*, 92(3), 1795–1818. <https://doi.org/10.1111/brv.12309>
- Hette-Tronquart, N. (2019). Isotopic niche is not equal to trophic niche. *Ecology Letters*, 22(11), 1987–1989. <https://doi.org/10.1111/ele.13218>
- Hobson, K. A., & Clark, R. G. (1992). Assessing Avian Diets Using Stable Isotopes II: Factors Influencing Diet-Tissue Fractionation. *The Condor*, 94(1), 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 tissue of captive red fox: Implications for dietary reconstruction. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53, 528–533. <https://doi.org/10.1139/z00-008>
- Houston, A. I., Stephens, P. A., Boyd, I. L., Harding, K. C., & McNamara, J. M. (2007). Capital or income breeding? A theoretical model of female reproductive strategies. *Behavioral Ecology*, 18(1), 241–250. <https://doi.org/10.1093/beheco/ar080>
- Huenerlage, K., & Buchholz, F. (2015). Thermal limits of krill species from the high-Arctic Kongsfjord (Spitsbergen). *Marine Ecology Progress Series*, 535, 89–98. <https://doi.org/10.3354/meps11408>
- Hutchinson, G.E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415–427.
- Indeck, K. L., Noad, M. J., & Dunlop, R. A. (2021). The conspecific avoidance strategies of adult female-calf humpback whales. *Behavioral Ecology*, 32(5), 845–855. <https://doi.org/10.1093/beheco/arab031>
- Irvine, L. M., Palacios, D. M., Lagerquist, B. A., & Mate, B. R. (2019). Scales of Blue and Fin Whale Feeding Behavior off California, USA, With Implications for Prey Patchiness. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00338>
- Iverson, S. J. (2009). Blubber. In W. F. Perrin, B. Würsig, & J. G. M. Thewissen (Eds.), *Encyclopedia of Marine Mammals (Second Edition)* (pp. 115–120). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-373553-9.00032-8>

- Iverson, S. J., Field, C., Don Bowen, W., & Blanchard, W. (2004). Quantitative Fatty Acid Signature Analysis: A New Method of Estimating Predator Diets. *Ecological Monographs*, 74(2), 211–235. <https://doi.org/10.1890/02-4105>
- Jackson, A. L. (2019). *Introduction to SIBER*. <https://cran.r-project.org/web/packages/SIBER/vignettes/Introduction-to-SIBER.html>.
- Jackson, A. L., Inger, R., Parnell, A. C., & Bearhop, S. (2011). Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER – Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology*, 80(3), 595–602. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01806.x>
- Jardine, T.D., McGeachy, S.A., Paton, C.M., Savoie, M., & Cunjak, R. A. (2003). Stable isotopes in aquatic systems: Sample preparation, analysis, and interpretation. *Fisheries and Aquatic Science*, 2656, 1– 39.
- Jobling, M., & Breiby, A. (1986). The use and abuse of fish otoliths in studies of feeding habits of marine piscivores. *Sarsia*. <https://doi.org/10.1080/00364827.1986.10419696>
- Johnson, K. F., & Davoren, G. K. (2021). Stable isotope analysis reveals that humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) primarily consume capelin (*Mallotus villosus*) in coastal Newfoundland, Canada. *Canadian Journal of Zoology*, 99(7), 564–572. <https://doi.org/10.1139/cjz-2020-0257>
- Johnson, D. L., Henderson, M. T., Franke, A., Swan, G. J. F., McDonald, R. A., Anderson, D. L., Booms, T. L., & Williams, C. T. (2023). TDFCAM: A method for estimating stable isotope trophic discrimination in wild populations. *Ecology and Evolution*, 13(1), e9709. <https://doi.org/10.1002/ece3.9709>
- Jones, L.S., Allen, J.M., Balcomb, K.C., Basran, C. , Berrow, S.D., Betancourt, L., Bouveret, L., Boye, T.K., Broms, F., Chosson, V., Clapham, P.J., Fernald, T.W., Frediani, J.G., Jann, B., Kempen, R., Lien, J., López Suárez, P., Magnúsdóttir, E.E., MacKay, M.M., Mattila, D.K., Øien, N., Rasmussen, M.H., Rinaldi, M., Robbins, J., Sears, R., Seton, R.E., Shamir Reynoso, O., Simon, M., Stevick, P.T., Vikingsson, G.A., Weinrich, M., Wenzel, F.W., Whitehead, H., Young, D., & Todd, S.K. In Review. Ocean-basin-wide movement patterns of North Atlantic humpback whales, *Megaptera novaeangliae*. *Journal of Cetacean Research and Management*.
- Jönsson, K. I. (1997). Capital and Income Breeding as Alternative Tactics of Resource Use in Reproduction. *Oikos*, 78(1), 57–66. <https://doi.org/10.2307/3545800>

- Jutras, M., Dufour, C. O., Mucci, A., Cyr, F., & Gilbert, D. (2020). Temporal Changes in the Causes of the Observed Oxygen Decline in the St. Lawrence Estuary. *Journal of Geophysical Research Oceans*, 125(12), e2020JC016577. <https://doi.org/10.1029/2020JC016577>
- Katona, S.K., & Whitehead, H.P. (1981). Identifying humpback whales using their natural markings. *Polar Record*, 20, 439–444.
- Kaufman, L., & Brown, B. (2009). Final technical report to the Northeast Consortium: Research on the biology of sand lance in Massachusetts Bay and Stellwagen Bank.
- Kawamura, A. (1980). A review of food of balaenopterid whales. *Scientific Report of the Whales Research Institute*, 32, 155–197.
- Keeling, C. D. (1979). The Suess effect: ^{13}C - ^{14}C interrelations. *Environment International*, 2(4–6), 229–300. [https://doi.org/10.1016/0160-4120\(79\)90005-9](https://doi.org/10.1016/0160-4120(79)90005-9)
- Kelly, J.F. (2000). Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology. *Canadian Journal of Zoology*, 78(1), 1–27. <https://doi.org/10.1139/z99-165>
- Kershaw, J. L., Ramp, C. A., Sears, R., Plourde, S., Brosset, P., Miller, P. J. O., & Hall, A. J. (2020). Declining reproductive success in the Gulf of St. Lawrence's humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) reflects ecosystem shifts on their feeding grounds. *Global Change Biology*, 27(5), 1027–1041. <https://doi.org/10.1111/gcb.15466>
- Kettmer, L. E., Rikardsen, A. H., Biuw, M., Broms, F., Mul, E., & Blanchet, M.-A. (2022). Round-trip migration and energy budget of a breeding female humpback whale in the Northeast Atlantic. *PLOS ONE*, 17(5), e0268355. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0268355>
- Kleisner, K. M., Fogarty, M. J., McGee, S., Hare, J. A., Moret, S., Perretti, C. T., & Saba, V. S. (2017). Marine species distribution shifts on the U.S. Northeast Continental Shelf under continued ocean warming. *Progress in Oceanography*, 153, 24–36. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2017.04.001>
- Konishi, S., & Kitagawa, G. (2008). *Information Criteria and Statistical Modeling*. Springer Science & Business Media.
- Körtzinger, A., Quay, P. D., & Sonnerup, R. E. (2003). Relationship between anthropogenic CO_2 and the ^{13}C Suess effect in the North Atlantic Ocean. *Global Biogeochemical Cycles*, 17(1), 5-1-5–20. <https://doi.org/10.1029/2001GB001427>

- Koutitonsky, V., & Bugden, G. L. (1991). The physical oceanography of the Gulf of St. Lawrence: A review with emphasis on the synoptic variability of the motion. In *The Gulf of St. Lawrence: Small Ocean or Big Estuary?* (J.C. Therriault, Vol. 113, pp. 57–90). Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.
- Krebs, J.R., Davies, N.B., & West, S.A. (1993). *An Introduction to Behavioural Ecology*. John Wiley & Sons.
- Kuhlbrodt, T., Swaminathan, R., Ceppi, P. & Wilder, T. (2024). A Glimpse into the Future: The 2023 Ocean Temperature and Sea Ice Extremes in the Context of Longer-Term Climate Change. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 105(3), E474-E485. <https://doi.org/10.1175/BAMS-D-23-0209.1>
- Laidre, K. L., Heagerty, P. J., Heide-Jørgensen, M. P., Witting, L., & Simon, M. (2009). Sexual segregation of common minke whales (*Balaenoptera acutorostrata*) in Greenland, and the influence of sea temperature on the sex ratio of catches. *ICES Journal of Marine Science*, 66(10), 2253–2266. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsp191>
- Lambertsen, R., Ulrich, N., & Straley, J. (1995). Frontomandibular Stay of Balaenopteridae: A Mechanism for Momentum Recapture during Feeding. *Journal of Mammalogy*, 76(3), 877. <https://doi.org/10.2307/1382758>
- Land-Miller, H., Roos, A. M., Simon, M., Dietz, R., Sonne, C., Pedro, S., Rosing-Asvid, A., Rigét, F. F., & McKinney, M. A. (2023). Comparison of feeding niches between Arctic and northward-moving sub-Arctic marine mammals in Greenland. *Marine Ecology Progress Series, SHIFT*. <https://doi.org/10.3354/meps14440>
- Lauzier, L. & Bailey, W.B. (1957). Features of the deeper waters of the Gulf of St. Lawrence. *Fisheries Research Board of Canada*, 111(13), 213-250.
- Lauzier, L. M., & Trites, R. W. (1958). The Deep Waters in the Laurentian Channel. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 15(6), 1247–1257. <https://doi.org/10.1139/f58-068>
- Lavoie, D., Lambert, N., Rousseau, S., Dumas, J., Chassé, J., Long, Z., Perrie, W., Starr, M., Brickman, D., & Azetsu-Scott, K. (2020). Projections of future physical and biochemical conditions in the Gulf of St. Lawrence, on the Scotian Shelf and in the Gulf of Maine using a regional climate model. *Can. Tech. Rep. Hydrogr. Ocean Sci.* 334: xiii + 102 p.
- Lebon, M., Colac, A., Prieto, R., Cascao, I., Oliveira, C., Tobeña, M., Planque, Y., Spitz, J., & Silva, M. A. (2024). Isotopic niches reveal the trophic structure of the cetacean community in the oceanic waters around the Azores. *Frontiers in Marine Science*, 11(1283357), 14. <https://doi.org/10.3389/fmars.2024.1283357>

- Lesage, V., Gavrilchuk, K., Andrews, R., & Sears, R. (2017). Foraging areas, migratory movements and winter destinations of blue whales from the western North Atlantic. *Endangered Species Research*, 34, 27–43. <https://doi.org/10.3354/esr00838>
- Lesage, V., Gosselin, J.-F., Hammill, M., Kingsley, M. C. S., & Lawson, J. (2007). Ecologically and Biologically Significant Areas (EBSAs) in the Estuary and Gulf of St. Lawrence – A marine mammal perspective. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2007/046. iii + 92 p.
- Lesage, V., Gosselin, J.-F., Lawson, J.W., McQuinn, I., Moors-Murphy, H., Plourde, S., Sears, R. & Simard, Y. (2018). Habitats important to blue whales (*Balaenoptera musculus*) in the western North Atlantic. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2016/080. iv + 50 p.
- Lesage, V., Hammill, M., & Kovacs, K. (2001). Marine mammals and the community structure of the Estuary and Gulf of St Lawrence, Canada: Evidence from stable isotope analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 210, 203–221. <https://doi.org/10.3354/meps210203>
- Lesage, V., Morin, Y., Rioux, È., Pomerleau, C., Ferguson, S., & Pelletier, E. (2010). Stable isotopes and trace elements as indicators of diet and habitat use in cetaceans: Predicting errors related to preservation, lipid extraction, and lipid normalization. *Marine Ecology Progress Series*, 419, 249–265. <https://doi.org/10.3354/meps08825>
- Lesser, J. S., James, W. R., Stallings, C. D., Wilson, R. M., & Nelson, J. A. (2020). Trophic niche size and overlap decreases with increasing ecosystem productivity. *Oikos*, 129(9), 1303–1313. <https://doi.org/10.1111/oik.07026>
- Levins, R. (1968). *Evolution in Changing Environments: Some Theoretical Explorations*. Princeton University Press.
- Lick, R., & Piatkowski, U. (1998). Stomach Contents of a Northern Bottlenose Whale (*Hyperoodon Ampullatus*) Stranded at Hiddensee, Baltic Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 78(2), 643–650. <https://doi.org/10.1017/S0025315400041679>
- Lockyer, C. H. & Brown, S. G. (1981). The migration of whales. In: Aidley, D. J. (Eds.), *Animal Migration*. (pp. 105-137). Cambridge University press.
- Lockyer, C. (1986). Body Fat Condition in Northeast Atlantic Fin Whales, *Balaenoptera physalus*, and Its Relationship with Reproduction and Food Resource. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 43(1), 142–147. <https://doi.org/10.1139/f86-015>

- Lockyer, C. (2007). All creatures great and smaller: A study in cetacean life history energetics. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 87(4), 1035–1045. <https://doi.org/10.1017/S0025315407054720>
- Logan, J. M., Golet, W. J., & Lutcavage, M. E. (2015). Diet and condition of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) in the Gulf of Maine, 2004–2008. *Environmental Biology of Fishes*, 98(5), 1411–1430. <https://doi.org/10.1007/s10641-014-0368-y>
- Long, Z., Perrie, W., Chassé, J., Brickman, D., Guo, L., Drozdowski, A., & Hu, H. (2016). Impacts of Climate Change in the Gulf of St. Lawrence. *Atmosphere-Ocean*, 54(3), 337–351. <https://doi.org/10.1080/07055900.2015.1029869>
- López-Bascón, M. A., & Luque De Castro, M. D. (2020). Soxhlet Extraction. In *Liquid-Phase Extraction* (pp. 327–354). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-816911-7.00011-6>
- Lundström, H. (2023). Investigating fin whale (*Balaenoptera physalus*) sightings in Skjálfandi Bay, Iceland, and potential migratory movements through photo-identification. Halmstad University. 23 p.
- MacArthur, R. H. (1958). Population Ecology of Some Warblers of Northeastern Coniferous Forests. *Ecology*, 39(4), 599–619. <https://doi.org/10.2307/1931600>
- MacArthur, R., & Levins, R. (1964). Competition, habitat selection, and character displacement in a patchy environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 51(6), 1207–1210. <https://doi.org/10.1073/pnas.51.6.1207>
- MacArthur, R., & Levins, R. (1967). The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *The American Naturalist*, 101(921), 377–385.
- Macleod, K., Fairbairns, R., Gill, A., Fairbairns, B., Gordon, J., Blair-Myers, C., & Parsons, E. (2004). Seasonal distribution of minke whales *Balaenoptera acutorostrata* in relation to physiography and prey off the Isle of Mull, Scotland. *Marine Ecology Progress Series*, 277, 263–274. <https://doi.org/10.3354/meps277263>
- Magozzi, S., Yool, A., Vander Zanden, H. B., Wunder, M. B., & Trueman, C. N. (2017). Using ocean models to predict spatial and temporal variation in marine carbon isotopes. *Ecosphere*, 8(5), e01763. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1763>
- Mann, K. H., & Drinkwater, K. F. (1994). Environmental influences on fish and shellfish production in the Northwest Atlantic. *Environmental Reviews*, 2(1), 16–32. <https://doi.org/10.1139/a94-002>

- Martínez del Río, C., & Carleton, S. A. (2012). How fast and how faithful: The dynamics of isotopic incorporation into animal tissues. *Journal of Mammalogy*, 93(2), 353–359. <https://doi.org/10.1644/11-MAMM-S-165.1>
- Martínez del Río, C., Wolf, N., Carleton, S. A., & Gannes, L. Z. (2009). Isotopic ecology ten years after a call for more laboratory experiments. *Biological Reviews*, 84(1), 91–111. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2008.00064.x>
- Martins, C. C. A., Turgeon, S., Michaud, R., & Ménard, N. (2018). Suivi des espèces ciblées par les activités d'observation en mer dans le parc marin du Saguenay–Saint-Laurent de 1994 à 2017. *Le Naturaliste canadien*, 142(2), 65–79. <https://doi.org/10.7202/1047150ar>
- McArdle, B.H., & Anderson, M.J. (2001). Fitting multivariate models to community data: A comment on distance-based redundancy analysis. *Ecology*, 82, 290–297.
- McQuinn, I. H., Plourde, S., St. Pierre, J.-F., & Dion, M. (2015). Spatial and temporal variations in the abundance, distribution, and aggregation of krill (*Thysanoessa raschii* and *Meganyctiphanes norvegica*) in the lower estuary and Gulf of St. Lawrence. *Progress in Oceanography*, 131, 159–176. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2014.12.014>
- Minagawa, M., & Wada, E. (1984). Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: Further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 48(5), 1135–1140. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(84\)90204-7](https://doi.org/10.1016/0016-7037(84)90204-7)
- Mintenbeck, K., Brey, T., Jacob, U., Knust, R., & Struck, U. (2008). How to account for the lipid effect on carbon stable-isotope ratio ($\delta^{13}\text{C}$): Sample treatment effects and model bias. *Journal of Fish Biology*, 72(4), 815–830. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01754.x>
- Mitchell, E. (1974). CHAPTER 5. PRESENT STATUS OF NORTHWEST ATLANTIC FIN AND OTHER WHALE STOCKS*. In W. Schevill (Ed.), *The Whale Problem: A Status Report* (pp. 108-169). Cambridge, MA and London, England: Harvard University Press. <https://doi.org/10.4159/harvard.9780674367128.c8>
- Moore, S. E., & Huntington, H. P. (2008). Arctic Marine Mammals and Climate Change: Impacts and Resilience. *Ecological Applications*, 18(2), S157–S165. <https://doi.org/10.1890/06-0571.1>
- Mosnier, A., Dispas, A., & Hammill, M.O. (2023). Spatial distribution and count of harbour seals (*Phoca vitulina*) and grey seals (*Halichoerus grypus*) in the Estuary and Gulf of St. Lawrence from an aerial survey conducted in June 2019. Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. 3541: v + 60 p.

- Muangmai, N., Preuss, M., & Zuccarello, G. C. (2015). Comparative physiological studies on the growth of cryptic species of *Bostrychia intricata* (Rhodomelaceae, Rhodophyta) in various salinity and temperature conditions. *Phycological Research*, 63(4), 300–306. <https://doi.org/10.1111/pre.12101>
- Mueller, T., Fagan, W. F., & Grimm, V. (2011). Integrating individual search and navigation behaviors in mechanistic movement models. *Theoretical Ecology*, 4(3), 341–355. <https://doi.org/10.1007/s12080-010-0081-1>
- Myers, R. (1996). The collapse of cod in Eastern Canada: The evidence from tagging data. *ICES Journal of Marine Science*, 53(3), 629–640. <https://doi.org/10.1006/jmsc.1996.0083>
- Myers, R. A., Hutchings, J. A., & Barrowman, N. J. (1997). Why do fish stocks collapse? The example of cod in Atlantic Canada. *Ecological Applications*, 7(1), 91–106. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(1997\)007\[0091:WDFSCCT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(1997)007[0091:WDFSCCT]2.0.CO;2)
- Napoli, C., Hirtle, N., Stepanuk, J., Christiansen, F., Heywood, E. I., Grove, T. J., Stoller, A., Dodds, F., Glarou, M., Rasmussen, M. H., Lonati, G. L., Davies, K. T. A., Videsen, S., Simon, M. J., Boye, T. K., Zoidis, A., Todd, S. K., & Thorne, L. H. (2024). Drone-based photogrammetry reveals differences in humpback whale body condition and mass across North Atlantic foraging grounds. *Frontiers in Marine Science*, 11. <https://doi.org/10.3389/fmars.2024.1336455>
- Neve, P. B. (2000). The diet of the minke whale in Greenland—A short review. *NAMMCO Scientific Publications*, 2, 92–96. <https://doi.org/10.7557/3.2974>
- Nemoto, T. (1959). Food of baleen whales in reference to whale movements. *The Scientific Reports of the Whales Research institute*, 14, 149–290.
- Newsome, S.D., Clementz, M.T. and Koch, P.L. (2010), Using stable isotope biogeochemistry to study marine mammal ecology. *Marine Mammal Science*, 26: 509-572. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2009.00354.x>
- Newsome, S. D., Martinez Del Rio, C., Bearhop, S., & Phillips, D. L. (2007). A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5(8), 429–436. <https://doi.org/10.1890/060150.1>
- Newsome, S. D., Yeakel, J. D., Wheatley, P. V., & Tinker, M. T. (2012). Tools for quantifying isotopic niche space and dietary variation at the individual and population level. *Journal of Mammalogy*, 93(2), 329–341. <https://doi.org/10.1644/11-MAMM-S-187.1>

- Nielsen, J. M., Clare, E. L., Hayden, B., Brett, M. T., & Kratina, P. (2017). Diet tracing in ecology: Method comparison and selection. *Methods in Ecology and Evolution*, 9(2), 278–291. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12869>
- Nishimura, F., Kim, Y., Bando, T., Fujise, Y., Nakamura, G., Murase, H., & Kato, H. (2021). Morphological differences in skulls and feeding apparatuses between Antarctic (*Balaenoptera bonaerensis*) and common (*Balaenoptera acutorostrata*) minke whales, and the implication for their feeding ecology. *Canadian Journal of Zoology*, 99(12), 1067–1079. <https://doi.org/10.1139/cjz-2020-0237>
- Nøttestad, L., Krafft, B. A., Anthonypillai, V., Bernasconi, M., Langård, L., Mørk, H. L., & Fernö, A. (2015). Recent changes in distribution and relative abundance of cetaceans in the Norwegian Sea and their relationship with potential prey. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fevo.2014.00083>
- Ollier, A., Chabot, D., Audet, C., & Winkler, G. (2018). Metabolic rates and spontaneous swimming activity of two krill species (*Euphausiacea*) under different temperature regimes in the St. Lawrence Estuary, Canada. *Journal of Crustacean Biology*, 38(6), 697–706. <https://doi.org/10.1093/jcobiol/ruy028>
- Olsen, E., Budgell, W. P., Head, E., Kleivane, L., Nøttestad, L., Prieto, R., Silva, M., Skov, H., Víkingsson, G., Waring, G., & Øien, N. (2009). First Satellite-Tracked Long-Distance Movement of a Sei Whale (*Balaenoptera borealis*) in the North Atlantic. *Aquatic Mammals*, 35, 313–318. <https://doi.org/10.1578/AM.35.3.2009.313>
- Ouellet, J., Cabrol, J., Rioux, È., Bordeleau, X., & Lesage, V. (2024). Dealing with biases introduced by lipids in stable carbon and nitrogen isotope analyses: A solution based on 28 marine invertebrate, fish, and mammal species. *Marine Ecology Progress Series*, 738, 75–87. <https://doi.org/10.3354/meps14595>
- Overholtz, W. J., & Nicolas, J. R. (1979). Apparent feeding by the fin whale, *Balaenoptera physalus*, and humpback whale, *Megaptera novaengliae*, on the american sand lance, *Ammodytes americanus*, in the northwest Atlantic. *Fishery Bulletin*, 285-287.
- Palacios-Abrantes, J., Frölicher, T. L., Reygondeau, G., Sumaila, U. R., Tagliabue, A., Wabnitz, C. C. C., & Cheung, W. W. L. (2022). Timing and magnitude of climate-driven range shifts in transboundary fish stocks challenge their management. *Global Change Biology*, 28(7), 2312–2326. <https://doi.org/10.1111/gcb.16058>

- Painting, S., Foden, J., Forster, R., Van Der Molen, J., Aldridge, J., Best, M., Jonas, P., Hydes, D., Walsham, P., Webster, L., Gubbins, M., Heath, M., McGovern, E., Vincent, C., Gowen, R., & O'Boyle, S. (2013). Impacts of climate change on nutrient enrichment [Pdf]. *MCCIP Science Review 2013*, 17 p. <https://doi.org/10.14465/2013.ARC23.219-235>
- Palsbøll, P.J., Larsen, F. & Sigurd Hansen, E. (1991). Sampling of skin biopsies from free-ranging large cetaceans in West Greenland: Development of new biopsy tips and bolt designs. *Reports of International Whaling Commission*, 13(Spec issues), 71–79.
- Palsbøll, P.J., Vader, A., Bakke, I., & Elgewely, M.R. (1992). Determination of gender in cetaceans by the polymerase chain reaction. *Canadian Journal of Zoology*, 70, 2166–2170.
- Parent, G.J.*, Montana, L.*, Bonnet, C.*, Parent, É., Sauvé, C., St-Pierre, A.P., Watt, C., Hammill, M. In press. Genetic monitoring program for beluga (*Delphinapterus leucas*) harvested in the Nunavik and Nunavut (Belcher Islands) regions. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* 0000 : v + x p.
- Parnell, A. C., Inger, R., Bearhop, S., & Jackson, A. L. (2010). Source Partitioning Using Stable Isotopes: Coping with Too Much Variation. *PLOS ONE*, 5(3), e9672. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009672>
- Parsons, L. S., & Lear, W. H. (2001). Climate variability and marine ecosystem impacts: A North Atlantic perspective. *Progress in Oceanography*. *Progress In Oceanography*, 49, 167–188. [https://doi.org/10.1016/S0079-6611\(01\)00021-0](https://doi.org/10.1016/S0079-6611(01)00021-0)
- Payo-Payo, A., Ruiz, B., Cardona, L., & Borrell, A. (2013). Effect of tissue decomposition on stable isotope signatures of striped dolphins *Stenella coeruleoalba* and loggerhead sea turtles *Caretta caretta*. *Aquatic Biology*, 18(2), 141–147. <https://doi.org/10.3354/ab00497>
- Pedersen, E. J., Thompson, P. L., Ball, R. A., Fortin, M.-J., Gouhier, T. C., Link, H., Moritz, C., Nenzen, H., Stanley, R. R. E., Taranu, Z. E., Gonzalez, A., Guichard, F., & Pepin, P. (2017). Signatures of the collapse and incipient recovery of an overexploited marine ecosystem. *Royal Society Open Science*, 4(7), 170215. <https://doi.org/10.1098/rsos.170215>
- Pérez-Jorge, S., Tobeña, M., Prieto, R., Vandeperre, F., Calmettes, B., Lehodey, P., & Silva, M. A. (2020). Environmental drivers of large-scale movements of baleen whales in the mid-North Atlantic Ocean. *Diversity and Distributions*, 26(6), 683–698. <https://doi.org/10.1111/ddi.13038>

- Perry, A.L., Low, P.J., Ellis, J.R. & Reynolds, J.D. (2005). Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science*, 308, 1912–1915. <https://doi.org/10.1126/science.1111322>
- Peterson, B. K., Weber, J. N., Kay, E. H., Fisher, H. S., & Hoekstra, H. E. (2012). Double Digest RADseq: An Inexpensive Method for De Novo SNP Discovery and Genotyping in Model and Non-Model Species. *PLoS ONE*, 7(5), e37135. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0037135>
- Phillips, D. L., Inger, R., Bearhop, S., Jackson, A. L., Moore, J. W., Parnell, A. C., Semmens, B. X., & Ward, E. J. (2014). Best practices for use of stable isotope mixing models in food-web studies. *Canadian Journal of Zoology*, 92(10), 823–835. <https://doi.org/10.1139/cjz-2014-0127>
- Phillips, D. L., & Koch, P. L. (2002). Incorporating concentration dependence in stable isotope mixing models. *Oecologia*, 130(1), 114–125. <https://doi.org/10.1007/s004420100786>
- Pianka, E. R. (1972). R and K Selection or b and d Selection? *The American Naturalist*, 106(951), 581–588.
- Pianka, E. R. (1974). Niche Overlap and Diffuse Competition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 71(5), 2141–2145. <https://doi.org/10.1073/pnas.71.5.2141>
- Pivorunas, A. (1979). The Feeding Mechanisms of Baleen Whales: Since Robert Sibbald first described baleen whales in 1692, we have come to distinguish three types—the right whales, grazers on copepods; the finner whales, engulfers of krill and fish; and the gray whale, a forager of the sea bottom. *American Scientist*, 67(4), 432–440.
- Plint, T., ten Doeschate, M. T. I., Brownlow, A. C., Davison, N. J., Hantke, G., Kitchener, A. C., Longstaffe, F. J., McGill, R. A. R., Simon-Nutbrown, C., & Magill, C. R. (2023). Stable isotope ecology and interspecific dietary overlap among dolphins in the Northeast Atlantic. *Frontiers in Marine Science*, 10. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fmars.2023.1111295>
- Plourde, S., Galbraith, P., Lesage, V., Grégoire, F., Bourdages, H., Gosselin, J.-F., McQuinn, I., & Scarratt, M. (2014). Ecosystem perspective on changes and anomalies in the Gulf of St. Lawrence: a context in support of the management of the St. Lawrence beluga whale population. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2013/129. v + 29 p.
- Plourde, S., Lehoux, C., McQuinn, I., & Lesage, V. (2016). Describing krill distribution in the western North Atlantic using statistical habitat models. *Canadian Science Advisory Secretariat (CSAS)*, 2016/111.

- Polechová, J., & Storch, D. (2019). Ecological Niche. In *Encyclopedia of Ecology* (pp. 72–80). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.11113-3>
- Post, D. M., Layman, C. A., Arrington, D. A., Takimoto, G., Quattrochi, J., & Montaña, C. G. (2007). Getting to the fat of the matter: Models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia*, *152*(1), 179–189. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0630-x>
- Prieto, R., Silva, M., Waring, G., & Gonçalves, J. (2014). Sei whale movements and behaviour in the North Atlantic inferred from satellite telemetry. *Endangered Species Research*, *26*, 103–113. <https://doi.org/10.3354/esr00630>
- Prieto, R., Tobeña, M., & Silva, M. A. (2017). Habitat preferences of baleen whales in a mid-latitude habitat. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, *141*, 155–167. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2016.07.015>
- Pulliam, H.R. (1996). Sources and sinks: empirical evidence and population consequences. In Rhodes, O. E., Chesser, R. K., & Smith, M. H. (Eds). *Population Dynamics in Ecological Space and Time* (pp. 45-67). University of Chicago Press.
- Ralls, K. (1976). Mammals in Which Females are Larger Than Males. *The Quarterly Review of Biology*, *51*(2), 245–276.
- Ramm, T. (2020). Hungry during migration? Humpback whale movement from the Barents Sea to a feeding stopover in northern Norway revealed by photo-ID analysis. The Arctic University of Norway. 41p.
- Ramp, C. (2008). Population dynamics and social organisation of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) – a long-term study in the Gulf of St. Lawrence, Canada (Doctoral dissertation, PhD thesis, Universität Bremen).
- Ramp, C., Delarue, J., Palsbøll, P. J., Sears, R., & Hammond, P. S. (2015). Adapting to a Warmer Ocean—Seasonal Shift of Baleen Whale Movements over Three Decades. *PLOS ONE*, *10*(3), e0121374. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0121374>
- Ramp, C., Lesage, V., Ollier, A., Auger-Méthé, M., & Sears, R. (2024). Migratory movements of fin whales from the Gulf of St. Lawrence challenge our understanding of the Northwest Atlantic stock structure. *Scientific Reports*, *14*(1), 11472. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-62173-1>
- Ramp, C. & Sears, R. (2013). Distribution, densities, and annual occurrence of individual blue whales (*Balaenoptera musculus*) in the Gulf of St. Lawrence, Canada from 1980-2008. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2012/157. vii + 37 p.

- Raoult, V., Phillips, A. A., Nelson, J., Niella, Y., Skinner, C., Tilcock, M. B., Burke, P. J., Szpak, P., James, W. R., & Harrod, C. (2024). Why aquatic scientists should use sulfur stable isotope ratios ($\delta^{34}\text{S}$) more often. *Chemosphere*, 355(141816), 1–16. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2024.141816>
- Rau, G. H., Sweeney, R. E., & Kaplan, I. R. (1982). Plankton ^{13}C : ^{12}C ratio changes with latitude: differences between northern and southern oceans. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 29(8), 1035–1039. [https://doi.org/10.1016/0198-0149\(82\)90026-7](https://doi.org/10.1016/0198-0149(82)90026-7)
- R Core Team (2023). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Reeves, R. R., & Smith, T. D. (2002). Historical catches of humpback whales in the North Atlantic Ocean: An overview of sources. *J. Cetacean Res. Manage.*, 4(3), 219–234.
- Ricard, D., Morin, R., Swain, D.P., & Surette, T. (2016). Assessment of the southern Gulf of St. Lawrence (NAFO Division 4T) stock of American plaice (*Hippoglossoides platessoides*), March 2016. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2016/057. ix + 43 p.
- Richardson, W. J., Jr, C. R. G., Malme, C. I., & Thomson, D. H. (1995). *Marine Mammals and Noise*. Academic Press.
- Rioux, È., Cabrol, J., & Lesage, V. (2023). Long-term evolution of the structure of the St. Lawrence (Canada) marine ecosystem in the context of climate change and anthropogenic activities: An isotopic perspective. *Ecology and Evolution*, 13(e10740), 1–21. <https://doi.org/10.1002/ece3.10740>
- Risch, D., Castellote, M., Clark, C. W., Davis, G. E., Dugan, P. J., Hodge, L. E., Kumar, A., Lucke, K., Mellinger, D. K., Nieu Kirk, S. L., Popescu, C. M., Ramp, C., Read, A. J., Rice, A. N., Silva, M. A., Siebert, U., Stafford, K. M., Verdaat, H., & Van Parijs, S. M. (2014). Seasonal migrations of North Atlantic minke whales: Novel insights from large-scale passive acoustic monitoring networks. *Movement Ecology*, 2(1), 24. <https://doi.org/10.1186/s40462-014-0024-3>
- Rita, D., Borrell, A., Wodarg, D., Vikingsson, G., Garcia-Vernet, R., Aguilar, A., & Loick, N. (2023). Amino acid-specific nitrogen stable isotope analysis reveals the trophic behavior of Icelandic fin whales in winter and suggests variable feeding strategies. *Marine Mammal Science*. <https://doi.org/10.1111/mms.13097>
- Robbins, J., Dendanto, D., Giard, J., Panigada, S., Sears, R., & Zanardelli, M. (2007). Photo-ID studies of fin whales in the North Atlantic Ocean and the Mediterranean Sea. *Report of the Scientific Committee of the International Whaling Commission SC/59/PF11*, 1(4).

- Robinson, K. P., MacDougall, D. A. I., Bamford, C. C. G., Brown, W. J., Dolan, C. J., Hall, R., Haskins, G. N., Russell, G., Sidiropoulos, T., Sim, T. M. C., Spinou, E., Stroud, E., Williams, G., & Culloch, R. M. (2023). Ecological habitat partitioning and feeding specialisations of coastal minke whales (*Balaenoptera acutorostrata*) using a recently designated MPA in northeast Scotland. *PLOS ONE*, *18*(7), e0246617. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0246617>
- Ronconi, R., Steenweg, R., Taylor, P., & Mallory, M. (2014). Gull diets reveal dietary partitioning, influences of isotopic signatures on body condition, and ecosystem changes at a remote colony. *Marine Ecology Progress Series*, *514*, 247–261. <https://doi.org/10.3354/meps10980>
- Rosel, P.E. (2003). PCR-based sex determination in Odontocete cetaceans. *Conservation Genetics*, *4*, 647–649.
- Roughgarden, J. (1972). Evolution of Niche Width. *The American Naturalist*, *106*(952), 683–718.
- Roy N., Simard, Y., Aulanier, F., & Giard, S. (2018). Fin whale continuous frequentation of St. Lawrence habitats detected from multi-year passive acoustic monitoring (PAM). DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2018/059. iv + 14 p.
- Ruiz-Cooley, R., Gendron, D., Aguiñiga, S., Mesnick, S., & Carriquiry, J. (2004). Trophic relationships between sperm whales and jumbo squid using stable isotopes of C and N. *Marine Ecology Progress Series*, *277*, 275–283. <https://doi.org/10.3354/meps277275>
- Russell, G., Christiansen, F., Colefax, A., Sprogis, K. R., & Cagnazzi, D. (2023). Comparisons of morphometrics and body condition between two breeding populations of Australian humpback whales. *Wildlife Research*, *51*(1), 1-16. <https://doi.org/10.1071/WR23026>
- Ryan, C., Berrow, S. D., McHugh, B., O'Donnell, C., Trueman, C. N., & O'Connor, I. (2014). Prey preferences of sympatric fin (*Balaenoptera physalus*) and humpback (*Megaptera novaeangliae*) whales revealed by stable isotope mixing models. *Marine Mammal Science*, *30*(1), 242–258. <https://doi.org/10.1111/mms.12034>
- Ryan, C., McHugh, B., Trueman, C., Sabin, R., Deaville, R., Harrod, C., Berrow, S., & O'Connor, I. (2013). Stable isotope analysis of baleen reveals resource partitioning among sympatric rorquals and population structure in fin whales. *Marine Ecology Progress Series*, *479*, 251–261. <https://doi.org/10.3354/meps10231>

- Savenkoff, C., Castonguay, M., Chabot, D., Hammill, M. O., Bourdages, H., & Morissette, L. (2007). Changes in the northern Gulf of St. Lawrence ecosystem estimated by inverse modelling: Evidence of a fishery-induced regime shift? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 73(3–4), 711–724. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.03.011>
- Savenkoff, C., Savard, L., Morin, B., & Chabot, D. (2006). Main prey and predators of the northern shrimp (*Pandalus borealis*) in the northern Gulf of Saint Lawrence during the mid-1980s, mid-1990s, and early 2000s. *Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences*.
- Schell, D.M., Saupe, S.M. & Haubstock, N. (1988) Natural isotope abundances in bowhead whale (*Balaena mysticetus*) baleen: markers of aging and habitat usage. In: *Stable Isotopes in Ecological Research* (eds P.W. Rundel, J.R Ehleringer & K.A. Nagy), pp. 261–269. Springer Verlag, New York.
- Schleimer, A., Ramp, C., Delarue, J., Carpentier, A., Bérubé, M., Palsbøll, P. J., Sears, R., & Hammond, P. S. (2019). Decline in abundance and apparent survival rates of fin whales (*Balaenoptera physalus*) in the northern Gulf of St. Lawrence. *Ecology and Evolution*, 9(7), 4231–4244. <https://doi.org/10.1002/ece3.5055>
- Schoeman, R. P., Patterson-Abrolat, C., & Plön, S. (2020). A Global Review of Vessel Collisions With Marine Animals. *Frontiers in Marine Science*, 7. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00292>
- Schoener, T. W. (1971). Theory of Feeding Strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2(1), 369–404. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.02.110171.002101>
- Schoener, T. W. (1982). The Controversy over Interspecific Competition: Despite spirited criticism, competition continues to occupy a major domain in ecological thought. *American Scientist*, 70(6), 586–595.
- Schwarz, H. P. (1991). Some theoretical aspects of isotope paleodiet studies. *Journal of Archaeological Science*, 18(3), 261–275. [https://doi.org/10.1016/0305-4403\(91\)90065-W](https://doi.org/10.1016/0305-4403(91)90065-W)
- Senay, C., Ouellette-Plante, J., Bourdages, H., Bermingham, T., Gauthier, J., Parent, G., Chabot, D., & Duplisea, D. (2021). Unit 1 Redfish (*Sebastes mentella* and *S. fasciatus*) stock status in 2019 and updated information on population structure, biology, ecology, and current fishery closures. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2021/015. xi + 119 p.
- Sergeant, D. E. (1963). Minke Whales, *Balaenoptera acutorostrata* Lacépède, of the Western North Atlantic. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 20(6), 1489–1504. <https://doi.org/10.1139/f63-101>

- Sergeant, D. E. (1966). *Populations of large whale species in the western North Atlantic with special reference to the fin whale*. Ste. Anne de Bellevue, P.Q., Fisheries Research Board of Canada, Arctic Biological Station. <http://archive.org/details/populationsoflar00serg>
- Shiffman, D. S., Kaufman, L., Heithaus, M., & Hammerschlag, N. (2019). Intraspecific differences in relative isotopic niche area and overlap of co-occurring sharks. *Aquatic Ecology*, 53(2), 233–250. <https://doi.org/10.1007/s10452-019-09685-5>
- Sigman, D. M., & Casciotti, K. L. (2001). Nitrogen Isotopes in the Ocean. In *Encyclopedia of Ocean Sciences* (pp. 1884–1894). Elsevier. <https://doi.org/10.1006/rwos.2001.0172>
- Silber, G. K., Lettrich, M. D., Thomas, P. O., Baker, J. D., Baumgartner, M., Becker, E. A., Boveng, P., Dick, D. M., Fiechter, J., Forcada, J., Forney, K. A., Griffis, R. B., Hare, J. A., Hobday, A. J., Howell, D., Laidre, K. L., Mantua, N., Quakenbush, L., Santora, J. A., ... Waples, R. S. (2017). Projecting Marine Mammal Distribution in a Changing Climate. *Frontiers in Marine Science*, 4. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fmars.2017.00413>
- Silva, M. A., Borrell, A., Prieto, R., Gauffier, P., Bérubé, M., Palsbøl, P. J., & Colaço, A. (2019). Stable isotopes reveal winter feeding in different habitats in blue, fin and sei whales migrating through the Azores. *Royal Society open science*, 6, 181800. <https://doi.org/10.1098/rsos.181800>
- Silva, M. A., Prieto, R., Jonsen, I., Baumgartner, M. F., & Santos, R. S. (2013). North Atlantic Blue and Fin Whales Suspend Their Spring Migration to Forage in Middle Latitudes: Building up Energy Reserves for the Journey? *PLOS ONE*, 8(10), e76507. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0076507>
- Simard, Y., & Lavoie, D. (1999). The rich krill aggregation of the Saguenay - St. Lawrence Marine Park: Hydroacoustic and geostatistical biomass estimates, structure, variability, and significance for whales. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 56, 1182–1197. <https://doi.org/10.1139/cjfas-56-7-1182>
- Simard, Y., & Roy, N. (2018). Une décennie de suivis acoustiques continus des rorquals bleus, des rorquals communs et du krill dans le parc marin du Saguenay–Saint-Laurent de 2007 à 2017. *Le Naturaliste canadien*, 142(2), 106–114. <https://doi.org/10.7202/1047152ar>
- Simmonds, M., & Isaac, S. (2007). The impacts of climate change on marine mammals: Early signs of significant problems. *Oryx*, 41(1), 19–26. <https://doi.org/10.1017/S0030605307001524>

- Sinsch, U., Lümekemann, K., Rosar, K., Schwarz, C., & Dehling, M. (2012). Acoustic niche partitioning in an anuran community inhabiting an Afrotropical wetland (Butare, Rwanda). *African Zoology*, 47(1), 60–73. <https://doi.org/10.1080/15627020.2012.11407524>
- Smith, A.D., Girard, L., Boudreau, M., Van Beveren, E., & Plourde, S. (2022). Assessment of the northern contingent of Atlantic Mackerel (*Scomber scombrus*) in 2020. DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2022/045. iv + 44 p.
- Smith, J. A., Mazumder, D., Suthers, I. M., & Taylor, M. D. (2013). To fit or not to fit: Evaluating stable isotope mixing models using simulated mixing polygons. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(7), 612–618. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12048>
- Smith, S. C., & Whitehead, H. (2006). The Diet of Galápagos Sperm Whales *Physeter Macrocephalus* as Indicated by Fecal Sample Analysis. *Marine Mammal Science*, 16(2), 315–325. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2000.tb00927.x>
- Sorochan, K. A., Plourde, S., Morse, R., Pepin, P., Runge, J., Thompson, C., & Johnson, C. L. (2019). North Atlantic right whale (*Eubalaena glacialis*) and its food: (II) interannual variations in biomass of *Calanus* spp. on western North Atlantic shelves. *Journal of Plankton Research*, 41(5), 687–708. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbz044>
- Soto, D. X., Wassenaar, L. I., & Hobson, K. A. (2013). Stable hydrogen and oxygen isotopes in aquatic food webs are tracers of diet and provenance. *Functional Ecology*, 27(2), 535–543. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12054>
- Southall, B. L., Finneran, J. J., Reichmuth, C., Nachtigall, P. E., Ketten, D. R., Bowles, A. E., Ellison, W. T., Nowacek, D. P., & Tyack, P. L. (2019). Marine Mammal Noise Exposure Criteria: Updated Scientific Recommendations for Residual Hearing Effects. *Aquatic Mammals*, 45(2), 125–232. <https://doi.org/10.1578/AM.45.2.2019.125>
- Steele, K.W. & Daniel, R.M. (1978). Fractionation of nitrogen isotopes by animals: a further complication to the use of variations in the natural abundance of ¹⁵N for tracer studies. *The Journal of Agricultural Science*, 90, 7-9. <https://doi.org/10.1017/S002185960004853X>
- Stephens, R. B., Ouimette, A. P., Hobbie, E. A., & Rowe, R. J. (2022). Reevaluating trophic discrimination factors ($\Delta\delta^{13}\text{C}$ and $\Delta\delta^{15}\text{N}$) for diet reconstruction. *Ecological Monographs*, 92(3), e1525. <https://doi.org/10.1002/ecm.1525>

- Stevick, P. T., Allen, J., Bérubé, M., Clapham, P. J., Katona, S. K., Larsen, F., Lien, J., Mattila, D. K., Palsbøll, P. J., Robbins, J., Sigurjónsson, J., Smith, T. D., Øien, N., & Hammond, P. S. (2003). Segregation of migration by feeding ground origin in North Atlantic humpback whales (*Megaptera novaeangliae*). *Journal of Zoology*, 259(3), 231–237. <https://doi.org/10.1017/S0952836902003151>
- St. John Glew, K., Graham, L. J., McGill, R. A. R., & Trueman, C. N. (2019). Spatial models of carbon, nitrogen and sulphur stable isotope distributions (isoscapes) across a shelf sea: An INLA approach. *Methods in Ecology and Evolution*, 10(4), 518–531. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13138>
- Stock, B. C., Jackson, A. L., Ward, E. J., Parnell, A. C., Phillips, D. L., & Semmens, B. X. (2018). Analyzing mixing systems using a new generation of Bayesian tracer mixing models. *PeerJ*, 6, e5096. <https://doi.org/10.7717/peerj.5096>
- Sotiropoulos, M. A., Tonn, W. M., & Wassenaar, L. I. (2004). Effects of lipid extraction on stable carbon and nitrogen isotope analyses of fish tissues: Potential consequences for food web studies. *Ecology of Freshwater Fish*, 13(3), 155–160. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2004.00056.x>
- Suárez-Menéndez, M., Bérubé, M., Bachmann, L., Best, P., Davison, N., Heide-Jørgensen, M. P., Lesage, V., Oosting, T., Prieto, R., Ramp, C., Robbins, J., Sears, R., Silva, M. A., ten Doeschate, M. T. I., Tollis, M., Vermeulen, E., Víkingsson, G. A., Wiig, Ø., & Palsbøll, P. J. (2024). Baleen whale microsatellite panel for individual identification and parentage assignment in *Mysticeti*. *Global Ecology and Conservation*, 51, e02947. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2024.e02947>
- Swan, G. J. F., Bearhop, S., Redpath, S. M., Silk, M. J., Goodwin, C. E. D., Inger, R., & McDonald, R. A. (2020). Evaluating Bayesian stable isotope mixing models of wild animal diet and the effects of trophic discrimination factors and informative priors. *Methods in Ecology and Evolution*, 11(1), 139–149. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13311>
- Sweeting, C. J., Polunin, N. V. C., & Jennings, S. (2006). Effects of chemical lipid extraction and arithmetic lipid correction on stable isotope ratios of fish tissues. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 20(4), 595–601. <https://doi.org/10.1002/rcm.2347>
- Szesciorka, A. R., Ballance, L. T., Širović, A., Rice, A., Ohman, M. D., Hildebrand, J. A., & Franks, P. J. S. (2020). Timing is everything: Drivers of interannual variability in blue whale migration. *Scientific Reports*, 10(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-64855-y>

- Tagliabue, A., & Bopp, L. (2008). Towards understanding global variability in ocean carbon-13. *Global Biogeochemical Cycles*, 22(1). <https://doi.org/10.1029/2007GB003037>
- Tamura, T., & Fujise, Y. (2002). Geographical and seasonal changes of the prey species of minke whale in the Northwestern Pacific. *ICES Journal of Marine Science*, 59(3), 516–528. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2002.1199>
- Teixeira, C.R., Troina, G.C., Daura-Jorge, F.G., Simões-Lopes, P. C., & Botta, S. (2022). A practical guide on stable isotope analysis for cetacean research. *Marine Mammal Science*, 2020, 1– 16. <https://doi.org/10.1111/mms.12911>
- Thibodeau, B., De Vernal, A., Hillaire-Marcel, C., & Mucci, A. (2010). Twentieth century warming in deep waters of the Gulf of St. Lawrence: A unique feature of the last millennium. *Geophysical Research Letters*, 37(17), 2010GL044771. <https://doi.org/10.1029/2010GL044771>
- Tieszen, L. L., Boutton, T. W., Tesdahl, K. G., & Slade, N. A. (1983). Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: Implications for $\delta^{13}\text{C}$ analysis of diet. *Oecologia*, 57(1–2), 32–37. <https://doi.org/10.1007/BF00379558>
- Tieszen, L. L. (1991). Natural variations in the carbon isotope values of plants: Implications for archaeology, ecology, and paleoecology. *Journal of Archaeological Science*, 18(3), 227–248. [https://doi.org/10.1016/0305-4403\(91\)90063-U](https://doi.org/10.1016/0305-4403(91)90063-U)
- Tilman, D. (1982). *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press.
- Todd, S. K. (1997). Dietary Patterns of Humpback Whales (*Megaptera novaeangliae*) in the Northwest Atlantic: Evidence From ^{13}C and ^{15}N Stable Isotopes. Memorial University of Newfoundland.
- Toperoff, A. K. (2002). Examination of diet of harbour porpoise (*Phocoena phocoena*) from central California using stomach content and stable isotopes analysis from multiple tissues. San Jose State University. <https://doi.org/10.31979/etd.t4ya-6a2x>
- Torres, W. I., & Bierlich, K. (2020). MorphoMetriX: A photogrammetric measurement GUI for morphometric analysis of megafauna. *Journal of Open Source Software*, 5(45), 1825. <https://doi.org/10.21105/joss.01825>

- Torres, L. G., Bird, C. N., Rodríguez-González, F., Christiansen, F., Bejder, L., Lemos, L., Urban R, J., Swartz, S., Willoughby, A., Hewitt, J., & Bierlich, K. C. (2022). Range-Wide Comparison of Gray Whale Body Condition Reveals Contrasting Sub-Population Health Characteristics and Vulnerability to Environmental Change. *Frontiers in Marine Science*, 9. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.867258>
- Tournois, C. (2003). Estimation de l'abondance et détermination de la distribution des cétacés du golfe du Saint-Laurent à partir de recensements effectués sur un bateau utilisé comme plate-forme d'opportunité. Université du Québec à Rimouski.
- Twining, C.W., Taipale, S.J., Ruess, L., Bec, A., Martin-Creuzburg, D., & Kainz, M.J. (2020). Stable isotopes of fatty acids: current and future perspectives for advancing trophic ecology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 375, 20190641. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2019.0641>
- Vander Zanden, M. J., Clayton, M. K., Moody, E. K., Solomon, C. T., & Weidel, B. C. (2015). Stable Isotope Turnover and Half-Life in Animal Tissues: A Literature Synthesis. *PLOS ONE*, 10(1), e0116182. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0116182>
- Vandermeer, J. H. (1972). Niche Theory. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 3(1), 107–132. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.03.110172.000543>
- Van Valen, L. (1965). Morphological variation and width of ecological niche. *American Naturalist*, 99, 377–389.
- Videsen, S. K. A., Simon, M., Christiansen, F., Friedlaender, A., Goldbogen, J., Malte, H., Segre, P., Wang, T., Johnson, M., & Madsen, P. T. (2023). Cheap gulp foraging of a giga-predator enables efficient exploitation of sparse prey. *Science Advances*, 9(25), eade3889. <https://doi.org/10.1126/sciadv.ade3889>
- Visser, F., Hartman, K., Pierce, G., Valavanis, V., & Huisman, J. (2011). Timing of migratory baleen whales at the Azores in relation to the North Atlantic spring bloom. *Marine Ecology Progress Series*, 440, 267–279. <https://doi.org/10.3354/meps09349>
- Walker, J. L., & Macko, S. A. (1999). Dietary Studies of Marine Mammals Using Stable Carbon and Nitrogen Isotopic Ratios of Teeth. *Marine Mammal Science*, 15(2), 314–334. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.1999.tb00804.x>
- Watkins, W. A., & Schevill, W. E. (1979). Aerial Observation of Feeding Behavior in Four Baleen Whales: *Eubalaena glacialis*, *Balaenoptera borealis*, *Megaptera novaeangliae*, and *Balaenoptera physalus*. *Journal of Mammalogy*, 60(1), 155–163. <https://doi.org/10.2307/1379766>

- Weinrich, M. T., & Kuhlberg, A. E. (1991). Short-term association patterns of humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) groups on their feeding grounds in the southern Gulf of Maine. *Canadian Journal of Zoology*, 69(12), 3005–3011. <https://doi.org/10.1139/z91-424>
- Werner, T. K., & Sherry, T. W. (1987). Behavioral feeding specialization in *Pinaroloxias inornata*, the “Darwin’s Finch” of Cocos Island, Costa Rica. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 84(15), 5506–5510. <https://doi.org/10.1073/pnas.84.15.5506>
- Werth, A. J., Potvin, J., Shadwick, R. E., Jensen, M. M., Cade, D. E., & Goldbogen, J. A. (2018). Filtration area scaling and evolution in mysticetes: Trophic niche partitioning and the curious cases of sei and pygmy right whales. *Biological Journal of the Linnean Society*, 125(2), 264–279. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/bly121>
- Whitehead, H., & Carlson, C. (1988) Social behaviour of feeding finback whales off Newfoundland: comparisons with the sympatric humpback whale. *Canadian Journal of Zoology*, 66, 217-221.
- Whitehead, H., & Moore, M. J. (1982). Distribution and movements of West Indian humpback whales in winter. *Canadian Journal of Zoology*, 60(9), 2203–2211. <https://doi.org/10.1139/z82-282>
- Whooley, P., Berrow, S., & Barnes, C. (2011). Photo-identification of fin whales (*Balaenoptera physalus* L.) off the south coast of Ireland. *Marine Biodiversity Records*, 4, e8. <https://doi.org/10.1017/S1755267210001119>
- Wilson, S. K., Burgess, S. C., Cheal, A. J., Emslie, M., Fisher, R., Miller, I., Polunin, N. V. C., & Sweatman, H. P. A. (2008). Habitat utilization by coral reef fish: Implications for specialists vs. generalists in a changing environment. *Journal of Animal Ecology*, 77(2), 220–228. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01341.x>
- Windsland, K., Lindstrøm, U., Nilssen, K., & Haug, T. (2008). Relative abundance and size composition of prey in the common minke whale diet in selected areas of the northeastern Atlantic during 2000-04. *Journal of Cetacean Research and Management*, 9, 167–178. <https://doi.org/10.47536/jcrm.v9i3.665>
- Witteveen, B., Worthy, G., Wynne, K., & Roth, J. (2009). Population structure of North Pacific humpback whales on their feeding grounds revealed by stable carbon and nitrogen isotope ratios. *Marine Ecology Progress Series*, 379, 299–310. <https://doi.org/10.3354/meps07900>

- Witteveen, B. H., & Wynne, K. M. (2016). Trophic niche partitioning and diet composition of sympatric fin (*Balaenoptera physalus*) and humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in the Gulf of Alaska revealed through stable isotope analysis. *Marine Mammal Science*, 32(4), 1319–1339. <https://doi.org/10.1111/mms.12333>
- Wolf, N., Carleton, S. A., & Martínez del Rio, C. (2009). Ten years of experimental animal isotopic ecology. *Functional Ecology*, 23(1), 17–26. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01529.x>
- Wood, S. N. (2017). *Generalized Additive Models: An Introduction with R, Second Edition* (2nd ed.). Chapman and Hall/CRC. <https://doi.org/10.1201/9781315370279>
- Worm, B., & Myers, R. A. (2003). Meta-analysis of cod-shrimp interaction reveals top-down control in oceanic food webs. *Ecology*, 84(1), 162–173. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[0162:MAOCSI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[0162:MAOCSI]2.0.CO;2)
- Wray, J., Keen, E., & O'Mahony, É. N. (2021). Social survival: Humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) use social structure to partition ecological niches within proposed critical habitat. *PLOS ONE*, 16(6), e0245409. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0245409>
- Würsig, B., Rich, J. & Orbach, D. N. (2023). Sex and behaviour. In: B. Würsig and D. N. Orbach (Eds.), *Sex in cetaceans* (pp1-27). Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-031-35651-3>
- Yassir, A., Jai Andaloussi, S., Ouchetto, O., Mamza, K., & Serghini, M. (2023). Acoustic fish species identification using deep learning and machine learning algorithms: A systematic review. *Fisheries Research*, 266, 106790. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2023.106790>

