



Université du Québec
à Rimouski

**VARIATION DU COMPORTEMENT DE QUÊTE
ALIMENTAIRE SELON LA PROIE : ÉTUDE DE CAS DU
FOU DE BASSAN (*MORUS BASSANUS*) NICHANT À L'ÎLE
BONAVENTURE**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en biologie

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

PAR

© LÉA DESJARDINS

Avril 2026

Composition du jury :

Guillaume de Lafontaine, président du jury, Université du Québec à Rimouski

Magella Guillemette, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski

**David Deslauriers, professeur de l'UQAR, Université du Québec à Rimouski et
Institut des Sciences de la Mer de Rimouski**

Dépôt initial le 1^{er} décembre 2025

Dépôt final le 28 avril 2026

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 à remercier dans un premier temps mon directeur de recherche, Magella Guillemette, de m'avoir accueilli dans son laboratoire et de m'avoir accordé sa confiance pour la réalisation de ce projet incroyable.

Merci à tous mes collègues et ami.e.s du Laboratoire d'ornithologie marine de Rimouski pour toute l'aide que vous m'avez offerte à travers mon projet. Un merci particulier à Pauline Martigny pour la collecte de données de 2020 à 2022, ainsi que pour son amitié, sa solidarité et pour être restée à mes côtés à travers toute cette aventure. Merci à David Pelletier de toujours m'avoir prêté une oreille attentive. Enfin, merci à Jimmy Enfru pour la collecte de données en 2024 et pour avoir partagé avec moi une expérience olfactive unique lorsqu'on décongelait des régurgitations de fous de Bassan.

Un grand merci à tous mes proches qui m'ont soutenu tout au long de ma maîtrise. À mes parents, Maren et Luc, je tiens à exprimer de tout mon cœur ma reconnaissance pour votre support inconditionnel, vos encouragements et votre enthousiasme dans tout ce que j'entreprends.

Je tiens à remercier mes ami.e.s éparpillé.e.s à travers la province. Merci à mes ami.e.s de Montréal, qui m'ont encouragé de loin pendant toutes ces années. Merci à mes ami.e.s de Percé, avec qui la bière au Pit Caribou ou sur la plage était le parfait remède pour se remettre d'une journée de terrain bien chargée. Enfin, merci à mes ami.e.s de Rimouski pour tous ces moments passés à vos côtés. Pour les films écoutés beaucoup trop tard, les soirées au Baromètre, les soirées de jeux de société, les sorties en ville et celles dans le bois, merci en particulier à Marguerite, Béatrice, Sofia et Timothée. Mon parcours à l'UQAR (Université du Québec à Rimouski) n'aurait jamais été le même sans vous.

Merci à toutes les assistant·e·s de terrain qui ont fourni un effort monumental et qui ont été essentiel·le·s dans la collecte de données à la colonie de 2011 à 2024. Merci à Mélanie Laflèche, Catherine Ayotte, Isabeau Pratte, Laurie Maynard, Sarah Wing, Yannick Seyer, Dévrig Bouillet, Félix Larochelle, Olivier Buteau, Gabrielle Thérout-Loiselle, Catherine Gloutnez, Sandrine Gingras, Jolanie Roy, Safouane Khamassi, Jeanne Bouchard, Selma Elfassi-Fihri, Marie-Anne Robitaille, Richard Gravel, Camille Novales, Andréa Lévesque, Laurence Gagnon, Marie-Ève Labonté Dupras, Catherine Destrempe, Catherine Bouchard, Fanny May Couture-Charron, Rose Lacombe, Frédéric Bédard, Marianne Allard, Marie-Pier Caya, Jamie Depolla et Ryan Boswarthick. Un merci particulier à Roxanne Turgeon, Audrey Bergeron, Laura Patier, Gabriel Asselin, Evan LeGars, Corinne Pradet et Anna Rousseau avec qui j'ai eu la chance de travailler et qui ont rendu mon expérience sur l'île inoubliable.

Merci à l'équipe du Parc national de l'Île-Bonaventure-et-du-Rocher-Percé de nous avoir accueillis sur l'île. Une mention spéciale à Thomas Richard et Jacques Langevin pour nos discussions lors des dîners et pour leur aide lorsque les assistant·e·s de terrains n'étaient plus disponibles. Je tiens également à remercier Jacques de nous avoir chaleureusement accueillis chez lui lorsque nous ne trouvions pas de logement à Percé en 2024.

Merci à Steeven Ouellet et Jonathan Coudé pour leur assistance et leur expertise lors de mes expériences de laboratoire à l'UQAR.

Merci à David Deslauriers de m'avoir permis d'accéder à son laboratoire à l'ISMER (Institut des Sciences de la Mer de Rimouski) pour faire sécher mes poissons qui pouaient trop dans les couloirs de l'UQAR.

Merci à Emmy Trahan et Audréane Boulanger-Ouellet, étudiantes du Cégep de Rimouski, d'être parties à la recherche de régurgitations congelées qui ont entre autres été utilisées dans mes expériences de détermination des densités énergétiques.

Ce projet de recherche n'aurait pas pu être réalisé sans la contribution financière de plusieurs subventions obtenues par Magella Guillemette : le programme de financement « Cadre de contribution de sciences des écosystèmes et des océans » du Ministère des Pêches

et Océans (MPO) Canada, les subventions « Découverte » et « Équipement » du Conseil de Recherches en Sciences Naturelles et en Génie du Canada (CRSNG) et, finalement, le programme de financement « Odyssée Saint-Laurent » du Réseau Québec Maritime (RQM).

Enfin, je tiens à remercier les *stars* de ce projet : les fous de Bassan de l'Île Bonaventure. Merci à tous les individus, adultes et poussins, avec qui j'ai partagé une partie de ma vie. Un clin d'œil particulier à BY B/B, qui restera à jamais gravé sur mon cœur.

AVANT-PROPOS

Ce mémoire a vu le jour à la suite de mon stage à la colonie de fous de Bassan de l'Île Bonaventure, qui m'a introduit au monde des oiseaux marins et m'a permis de développer une fascination pour cette espèce emblématique de la Gaspésie. S'inscrivant dans la continuité des recherches menées par le Laboratoire d'Ornithologie Marine de Rimouski (LOMR) de l'UQAR, qui réalise un suivi annuel de la colonie depuis 2008, ce travail s'est intéressé à explorer les interactions entre les fous de Bassan et leurs proies. Cette étude s'appuie principalement sur des données récoltées sur cinq années (2020 à 2024) et certaines analyses utilisent également des données datant jusqu'à 2011, toutes propriétés du LOMR (UQAR). Au cours de ma maîtrise, sous la supervision de Magella Guillemette, j'ai d'ailleurs directement contribué à la collecte de données sur l'île lors de la saison de terrain de 2023 et j'ai eu l'opportunité de réaliser moi-même les analyses de densité énergétique dans les laboratoires de l'UQAR. Ce projet a été rendu possible grâce à la contribution de nombreux collaborateurs et de programmes de financement qui sont mentionnés dans les remerciements.

Ce mémoire est composé de trois sections, incluant une introduction et une conclusion générales rédigées en français, ainsi qu'un chapitre présenté sous forme d'article scientifique rédigé en anglais et qui sera soumis à une revue scientifique avec révision par les pairs :

Desjardins, L., Martigny, P., Pelletier, D. & Guillemette, M. Catch me if you can: prey-specific foraging behaviour in northern gannets from the Gulf of St. Lawrence.

Le travail de terrain réalisé dans le cadre de ma maîtrise, notamment la récolte de régurgitations, l'élaboration d'un protocole de mesure de poissons et la prise de mesures en soi, a également contribué à la réalisation d'un article dans lequel j'ai participé à titre de coauteure :

Pelletier, D., Enfru, J., Desjardins, L., Martigny, P., & Guillemette, M. (2025). Avian vomitomics: Using seabird regurgitations to assess forage fish size and age distributions as a complement to traditional survey methods. *ICES Journal of Marine Science*, 82(8), fsaf141. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsaf141>

RÉSUMÉ

Les prédateurs efficaces devraient, en théorie, sélectionner des proies et adopter des stratégies de quête alimentaire qui maximisent leurs gains énergétiques. Bien que plusieurs études sur les oiseaux marins se soient intéressées à leur comportement de quête alimentaire, peu ont examiné ce dernier selon l'espèce de proie. Ici, nous avons cherché à déterminer comment les fous de Bassan modifient leur comportement de quête alimentaire en fonction du type de proie ciblée. À cette fin, nous avons combiné l'utilisation de GPS et de consigneurs de plongées, déployés à l'Île Bonaventure (Québec, Canada) de 2020 à 2024, avec l'analyse de régurgitations. Nous avons d'ailleurs exclusivement examiné les voyages de pêche de fous ayant régurgité une seule espèce de proie lors de leur recapture à la colonie, assumant que cette proie avait été obtenue lors de la dernière séance d'alimentation. Pour différentes espèces de proies (maquereau bleu, lançon, capelan, sébaste et hareng de l'Atlantique), les fous ajustaient leurs déplacements en mer (durée du voyage, distance parcourue, etc.), leur comportement de plongée (profondeur, durée, nombre de plongées par séance, etc.), leur effort de plongées au cours des voyages de pêche (nombre de plongées par jour et par voyage, nombre de séances d'alimentation par jour et par voyage, etc.) et la composition de leurs repas (nombre de proies, masse, contenu énergétique). Toutefois, contrairement aux études antérieures, nos résultats supposent que le profil de plongée seul ne reflétait pas fidèlement le type de proie ciblée puisque la majorité des plongées étaient en forme de V (95 %) et ce profil dominait les séances d'alimentation peu importe l'espèce de proie ciblée. Ensemble, ces résultats fournissent des informations détaillées sur le comportement de quête alimentaire spécifique à la proie chez ce grand prédateur aviaire.

Mots clés : oiseaux marins; poissons pélagiques; interactions prédateur-proie; déplacements; comportement de plongée; effort alimentaire; succès de capture; flexibilité comportementale; consigneurs de données

ABSTRACT

Efficient predators should, theoretically, select prey and adopt foraging strategies that maximise energy intake. While numerous studies have examined foraging behaviour in seabirds, those on prey-specific foraging strategies are limited. Here, we investigated how northern gannets modify their foraging behaviour in accordance with the targeted prey type. To this end, we combined the use of GPS and Time-Depth Recorders, deployed at Bonaventure Island (Quebec, Canada) from 2020 to 2024, with the analysis of regurgitations. We exclusively examined foraging trips of gannets that regurgitated a single prey species upon recapture at the colony, assuming that the prey was obtained during the final foraging bout. For different prey species (Atlantic mackerel, sand lance, capelin, redfish and Atlantic herring), gannets adjusted their spatial patterns at sea (trip duration, distance travelled, etc.), diving behaviour (depth, duration, number of dives per bout, etc.), within-trip diving efforts (number of dives per day and per trip, number of foraging bouts per day and per trip, etc.) and meal composition (number of prey items, mass, energy content). However, unlike previous studies, our findings suggested that dive profile alone did not accurately reflect the targeted prey type, as most dives were V-shaped (95%) and this profile dominated foraging bouts regardless of the targeted prey species. Together, these results provide detailed insights into the prey-specific foraging behaviour of this large avian predator.

Keywords: seabirds; pelagic fish; predator-prey interactions; spatial patterns; diving behaviour; foraging effort; capture success; behavioural flexibility; data loggers

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	vii
AVANT-PROPOS	xi
RÉSUMÉ.....	xiii
ABSTRACT	xv
TABLE DES MATIÈRES	xvii
LISTE DES TABLEAUX.....	xxi
LISTE DES FIGURES.....	xxiii
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES	xxv
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
1 COMPOTEMENT DE QUÊTE ALIMENTAIRE	1
1.1 Quête alimentaire et profitabilité.....	1
1.2 Théorie de la distribution libre idéale	2
1.3 Flexibilité comportementale.....	3
2 QUÊTE ALIMENTAIRE CHEZ LES OISEAUX MARINS	4
2.1 Bioindicateurs des écosystèmes marins	4
2.2 Stratégies de capture des proies	6
2.3 Défis méthodologiques dans l'étude d'oiseaux marins.....	6
3 MODÈLE D'ÉTUDE	8
3.1 Le fou de Bassan	8
3.2 Régime alimentaire	8
3.3 Stratégies de quête alimentaire.....	9
3.4 Avantages comme espèce modèle.....	10
3.5 Limite des connaissances	11
4 OBJECTIF.....	12
CHAPITRE 1 – Attrape-moi si tu peux : comportement de quête alimentaire spécifique à la proie chez le fou de Bassan dans le Golfe du Saint-Laurent.....	13
1 RÉSUMÉ	14
2 ABSTRACT.....	16

3	INTRODUCTION	17
4	MATERIALS AND METHODS	20
4.1	Study site.....	20
4.2	Capture and handling of birds.....	20
4.3	Data logger deployment.....	21
4.4	Diet sampling	22
4.5	Energy density	23
4.5.1	Sample preparation.....	23
4.5.2	Energy density determination.....	23
4.6	Data analysis	24
4.6.1	Spatial patterns in foraging behaviour	24
4.6.2	Diving behaviour.....	25
4.6.3	Within-trip diving efforts	27
4.6.4	Capture success	27
4.6.5	Prey-specific typical meals.....	28
4.6.6	Statistical analyses.....	28
5	RESULTS	30
5.1	Spatial patterns in foraging behaviour	30
5.2	Diving behaviour	31
5.3	Within-trip diving efforts.....	34
5.4	Capture success.....	36
5.5	Energy density	37
5.6	Prey-specific typical meals	38
6	DISCUSSION	41
6.1	Diving strategies	42
6.2	Foraging effort and prey capture success	45
7	CONCLUSION	48
8	ACKNOWLEDGEMENTS	48
	CONCLUSION GÉNÉRALE.....	50
1	RETOUR SUR LE CONTEXTE, L'ORIGINALITÉ DE L'ÉTUDE ET L'OBJECTIF	50
1.1	Contexte et originalité de l'étude.....	50
1.2	Objectif	52
2	RÉSULTATS SAILLANTS.....	53
3	LIMITES DE L'ÉTUDE	56
4	PERSPECTIVES DE RECHERCHE	58

ANNEXE I : Sommaire des consignateurs de données déployés (Tableau A1).....	61
ANNEXE II : Influence du positionnement du consignateur de plongées sur les paramètres de plongées enregistrés (Tableaux A2–A3).....	62
ANNEXE III : Sommaire des consignateurs de données inclus dans chaque analyse (Tableaux A4–A7).....	65
ANNEXE IV : Critère d'exclusion des voyages où l'intervalle de retour est supérieur à 11 h (Figures A1–A3).....	69
ANNEXE V : Performance de la classification automatique des profils de plongées (Tableau A8)	71
ANNEXE VI : Sommaire des densités énergétiques des proies rapportées dans la littérature (Tableau A9)	72
ANNEXE VII : Distribution des données (Figures A4–A24).....	76
ANNEXE VIII : Profitabilité énergétique des proies (Figures A25–A26)	87
ANNEXE IX : Paramètres de plongées évaluées à l'échelle globale du voyage de pêche (Tableau A10)	90
ANNEXE X : Effet de la taille sur la densité énergétique chez le maquereau bleu (Figure A27).....	92
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	93
DÉCLARATION D'UTILISATION D'OUTILS D'INTELLIGENCE ARTIFICIELLE GÉNÉRATIVE	110

LISTE DES TABLEAUX

Table 1 Prey-specific spatial patterns in the foraging behaviour of gannets from Bonaventure Island.	31
Table 2 Prey-specific diving behaviour of gannets from Bonaventure Island.	33
Table 3 Prey-specific within-trip diving efforts of gannets from Bonaventure Island.	35
Table 4 Prey-specific typical meal composition of gannets targeting the main prey species at Bonaventure Island.	40

LISTE DES FIGURES

Figure 1 Représentation schématique de la théorie de la distribution libre idéale (Fretwell & Lucas Jr., 1969), adaptée par Guillemette (1991). Relations fictives entre la profitabilité et la rareté de trois proies.	3
Figure 2 Prey-specific frequency distribution of: A) dive depths; and B) dive durations of gannets from Bonaventure Island.	34
Figure 3 Prey-specific capture success rate of gannets from Bonaventure Island.	36
Figure 4 Prey-specific relationship between the number of prey items regurgitated (y) and the number of dives (x) during terminal foraging bouts.	37
Figure 5 Prey-specific (A) dry weight and (B) wet weight energy densities.	38
Figure 6. Sommaire des principales différences observées dans le comportement de quête alimentaire des fous de Bassan selon la proie ciblée (crédit illustrations : Léa Desjardins).	55

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

ANOVA :	analysis of variance / analyse de la variance
DW :	dry weight / masse sèche
ED :	energy density / densité énergétique
GPS :	Global Positioning System / Système de positionnement mondial
GSL :	Gulf of St. Lawrence / Golfe du Saint-Laurent
HSD :	honestly significant difference / différence significative honnête
LMM :	linear mixed model / modèle linéaire mixte
SD :	standard deviation / écart type
SE :	standard error / erreur standard
TDR :	Time Depth Recorder / consigneur de plongées
WW :	wet weight / masse humide

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1 COMPORTEMENT DE QUÊTE ALIMENTAIRE

1.1 Quête alimentaire et profitabilité

Le comportement de quête alimentaire est un aspect complexe et fondamental de l'écologie animale. Il englobe à la fois les actions (recherche, manipulation, ingestion et digestion des proies) et les choix (ex. : sélection des proies, effort de recherche de nourriture, méthode d'approvisionnement et temps alloué à l'alimentation) nécessaires à l'acquisition des ressources essentielles à la croissance, la survie et la reproduction (Stephens et al., 2008). Ce comportement est flexible, variable d'une espèce à l'autre et modulé par de nombreux facteurs intrinsèques (ex. : sexe, âge, morphologie, qualité individuelle) et extrinsèques (ex. : disponibilité des proies, variables environnementales) (Perry & Pianka, 1997; Stephens et al., 2008).

Dans ce contexte, une théorie générale de la quête alimentaire a été proposée, stipulant que les consommateurs efficaces maximisent leur gain énergétique (Schoener, 1971). Ceci détermine la profitabilité des proies, définie comme le rapport entre le gain énergétique et le temps associé à l'acquisition de nourriture (MacArthur & Pianka, 1966; Schoener, 1971). Plusieurs variables peuvent influencer cette profitabilité, en particulier le contenu énergétique de la proie, le temps de recherche, le temps de poursuite, le temps de manipulation et le temps d'ingestion (Stephens et al., 2008). Le temps de recherche, soit le temps passé à localiser une proie, est modulé par l'abondance, la disponibilité ainsi que la détectabilité de celle-ci (MacArthur & Pianka, 1966; Pyke, 1984; Stephens et al., 2008). Le temps de poursuite (c.-à-d. la période allant de la localisation à la capture de la proie), le temps de manipulation et le temps d'ingestion peuvent également être influencés par de

multiples facteurs, comme les caractéristiques des proies (ex. : taille, type) (Cohen & Tang, 1997; Bañbura et al., 1999; Petrovski et al., 2023), les conditions environnementales (ex. : densité alimentaire) (Werner & Hall, 1974; Cansse et al., 2020), et les dynamiques sociales (ex. : recherche de nourriture en groupe ou en solitaire, risque de prédation, interactions interspécifiques) (Lima et al., 1985; Galef & Giraldeau, 2001). Pour maximiser leurs gains énergétiques, les consommateurs doivent s'alimenter des proies les plus profitables, c'est-à-dire celles qui offrent un grand contenu énergétique tout en nécessitant un minimum d'effort et de temps d'acquisition.

1.2 Théorie de la distribution libre idéale

La profitabilité influence entre autres la sélection des proies (Schoener, 1971). Selon la théorie de la distribution libre idéale (*ideal free distribution*; Fretwell & Lucas Jr., 1969) adaptée par Guillemette (1991; Figure 1), un consommateur va toujours s'alimenter de la proie la plus profitable (Proie 1) lorsqu'elle est abondante. Toutefois, à mesure que la disponibilité de cette proie diminue, la profitabilité de celle-ci diminue également puisqu'elle nécessite un plus grand temps de recherche. À partir d'un certain seuil de rareté, la profitabilité de la proie sera similaire à celle d'une proie de second ordre (Proie 2) qui est plus abondante, mais qui était moins profitable originellement. Cette deuxième proie sera alors être ajoutée au régime alimentaire du consommateur et ainsi de suite.

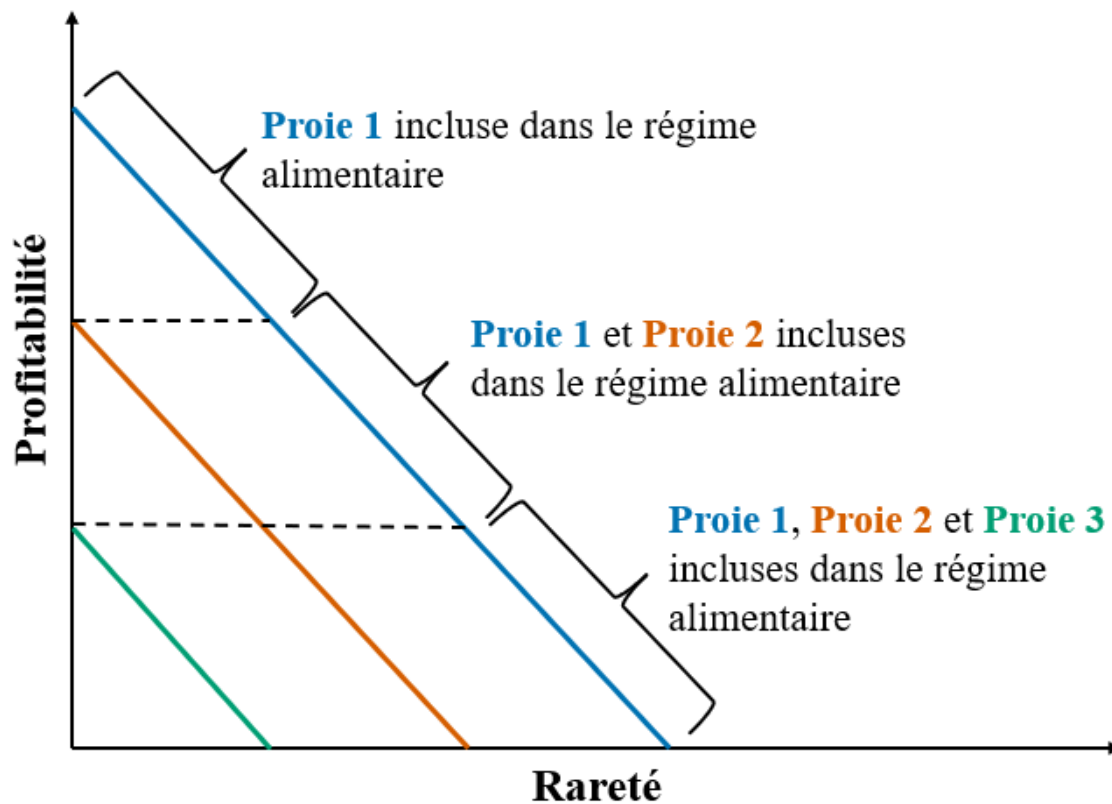


Figure 1 Représentation schématique de la théorie de la distribution libre idéale (Fretwell & Lucas Jr., 1969), adaptée par Guillemette (1991). Relations fictives entre la profitabilité et la rareté de trois proies.

1.3 Flexibilité comportementale

Dans les écosystèmes où les conditions environnementales sont très variables, la flexibilité comportementale est essentielle pour permettre aux animaux de s'ajuster et survivre à ces fluctuations. Or, le terme « flexibilité comportementale » peut prêter à confusion en raison de ses multiples définitions ou d'une mauvaise utilisation (Audet & Lefebvre, 2017; Lea et al., 2020). Lea et al. (2020) proposent tout de même une définition de la signification fondamentale de ce terme : « il s'agit d'une qualité ou d'un trait qui libère un animal des contraintes de l'instinct et lui permet de s'adapter efficacement aux variations de l'environnement ». La flexibilité comportementale peut s'exprimer par des différences intra-

individuelles, interindividuelles, interpopulationnelles ou interspécifiques, et se manifester dans de nombreuses facettes du comportement animal, telles que l'alimentation, la reproduction, et les interactions sociales (Audet & Lefebvre, 2017; Lea et al., 2020).

2 QUÊTE ALIMENTAIRE CHEZ LES OISEAUX MARINS

2.1 Bioindicateurs des écosystèmes marins

L'exploitation des ressources halieutiques peut avoir des impacts majeurs sur les communautés de prédateurs, incluant les oiseaux marins qui figurent aujourd'hui parmi les groupes d'oiseaux les plus menacés (Cury et al., 2011; Gissi et al., 2021). Leurs populations sont particulièrement sensibles aux menaces qui pèsent sur les écosystèmes marins et côtiers, incluant : l'introduction d'espèces exotiques envahissantes; les captures accidentelles dans les engins de pêche; les changements climatiques et l'augmentation des événements météorologiques extrêmes; les espèces indigènes problématiques; la pollution; les perturbations humaines; la chasse; le développement commercial et résidentiel; la production d'énergie et l'exploitation minière; ainsi que la surpêche ou la gestion inadéquate des aires de pêche (Croxall et al., 2012; Paleczny et al., 2015). Ces menaces peuvent affecter la survie, la reproduction et le maintien à long terme des populations d'oiseaux marins.

Ces derniers réagissent d'ailleurs rapidement aux fluctuations des ressources alimentaires. En effet, la diminution de l'abondance et de la disponibilité des proies durant la saison de reproduction, une période où les demandes énergétiques sont particulièrement élevées pour les adultes, peut mener à une baisse du succès reproducteur de la population. Ceci a entre autres été documenté chez le macareux rhinocéros *Cerorhinca monocerata* (Watanuki et al., 2022), la mouette tridactyle *Rissa tridactyla* (Wanless et al., 2007), le macareux moine *Fratercula arctica* (Fayet et al., 2021) et le fou de Bassan *Morus bassanus* (Guillemette et al., 2018). Plusieurs oiseaux marins peuvent toutefois ajuster leur

comportement de quête alimentaire pour répondre aux variations environnementales. Certaines espèces peuvent augmenter leur effort d'alimentation en allongeant la durée de leurs voyages de pêche (Pinaud et al., 2005; Harding et al., 2007a; Guillemette et al., 2018; Sakai et al., 2025). Cependant, cette modification de leur budget temps diminue la période passée au nid et peut potentiellement augmenter les risques auxquels les poussins doivent faire face (prédation, agression par les congénères, exposition aux intempéries) (Hamer et al., 1991, 2007; Lewis et al., 2004b; Wanless et al., 2005). Par conséquent, le succès reproducteur peut être réduit. Ceci est d'autant plus valide chez les espèces longévives, dont la plupart des oiseaux marins, qui ont généralement tendance à privilégier leur propre survie plutôt que d'assurer le succès de la reproduction en cours (Erikstad et al., 1998). De plus, certaines espèces choisissent de changer d'aires d'alimentation grâce à leur capacité à parcourir de longues distances (Becker & Beissinger, 2003; Hamer et al., 2007; Bertrand et al., 2012; Warwick-Evans et al., 2016; Sakai et al., 2025). Enfin, lorsque la disponibilité de certaines proies baisse, les oiseaux marins peuvent s'alimenter de proies alternatives, potentiellement moins riches en nutriments, moins profitables, ou demandant un plus grand effort de capture ou de manipulation (Berrow & Croxall, 1999; Pinaud et al., 2005; Hamer et al., 2007; Montevecchi, 2007; Watanuki et al., 2022). En outre, il a été documenté que certaines espèces peuvent s'alimenter de rejets de pêche (Camphuysen et al., 1995; Garthe et al., 1996; Pichegru et al., 2007). Or, ces derniers ne compensent pas la baisse des stocks naturels de poissons (Le Bot et al., 2019).

Cette sensibilité aux changements des conditions environnementales et leur dépendance aux stocks de poissons, font des oiseaux marins d'excellents bioindicateurs à long terme et à grande échelle de la santé des écosystèmes marins (Furness & Camphuysen, 1997; Piatt et al., 2007; Einoder, 2009). Spécifiquement, ils peuvent servir d'indicateurs de l'état des stocks de poissons qu'ils consomment et leurs aires d'alimentation peuvent être utiles à l'identification d'aires marines de grande importance écologique (Montevecchi et al., 2012; Thaxter et al., 2012). De plus, l'évaluation assidue des effets des changements environnementaux sur les oiseaux marins est favorisée par le suivi régulier de plusieurs populations à travers le globe.

2.2 Stratégies de capture des proies

Plusieurs techniques de capture ont été documentées chez les oiseaux marins (Ashmole, 1971). Les espèces s'alimentant de proies très en surface (≤ 0.5 m) peuvent les attraper directement en vol en plongeant leur bec dans l'eau (*dipping*), tel que le bec-en-ciseaux noir *Rynchops niger* (Vieira et al., 2018), ou en s'alimentant à partir de la surface de l'eau (*surface feeding*) comme le puffin à menton blanc *Procellaria aequinoctialis* (Frankish et al., 2021). D'autres oiseaux marins, tels que les sulidés (Nelson, 1978b), capturent leurs proies situées dans les 20 premiers mètres de la colonne d'eau à l'aide de l'élan d'une plongée initiée des airs (*plunge diving*) ou en poursuivant leur proie à l'aide de battements d'ailes sous l'eau (*pursuit plunging* ou *wingbeat diving*). Enfin, certaines espèces peuvent atteindre de très grandes profondeurs (maximum de 564 m enregistré chez le manchot empereur *Aptenodytes forsteri*; Wienecke et al., 2007) en se propulsant avec leurs ailes et/ou leurs pattes (*diving*). Plusieurs oiseaux marins peuvent néanmoins utiliser plusieurs de ces stratégies et ajuster leurs plongées (ex. : en modifiant la profondeur, la durée ou la vitesse de nage) entre autres pour cibler différentes proies, dont les caractéristiques et l'écologie peuvent varier. Bien que les études soient limitées sur ce sujet, ceci a notamment été démontré chez le guillemot de Brünnich *Uria lomvia* (Elliott et al., 2008), le manchot pygmée *Eudyptula minor* (Petrovski et al., 2023), le manchot Adélie *Pygoscelis adeliae* (Ropert-Coudert et al., 2002) et le grand cormoran *Phalacrocorax carbo* (Cosolo et al., 2010).

2.3 Défis méthodologiques dans l'étude d'oiseaux marins

Étudier le comportement de nombreux prédateurs marins peut souvent représenter un défi logistique important puisqu'ils s'alimentent dans un environnement vaste et, la plupart du temps, sous la surface de l'eau. Ceci rend l'observation directe de leurs interactions prédateur-proie difficile, voire impossible. Cependant, les oiseaux marins offrent un avantage particulier durant la période de reproduction, lorsqu'ils sont limités à s'alimenter à partir d'un

point fixe : leur nid (*central-place foraging*; Orians & Pearson, 1979). Contrairement à d'autres prédateurs marins, l'étude de leur comportement de quête alimentaire est alors facilitée puisqu'ils doivent revenir sur terre pour échanger des tâches d'incubation avec leur partenaire ou nourrir leurs poussins. Néanmoins, c'est principalement grâce au développement et à la miniaturisation de consigneurs de données (ex. : GPS, consigneur de plongées, consigneurs de rythme cardiaque, accéléromètres et caméras) qu'il y a eu énormément de progrès récents dans la recherche sur ce sujet (ex. : Wilson et al., 2002; Ropert-Coudert & Wilson, 2005; Guillemette et al., 2007; Bicknell et al., 2016; Smith & Pinter-Wollman, 2021).

Différencier les stratégies de quête alimentaire en fonction du type de proie demeure toutefois difficile, principalement en raison de la difficulté à évaluer l'ingestion de nourriture sans observation directe. Pour certains groupes d'espèces, comme les pétrels, les puffins, les fous, les cormorans et les goélands, ceci est d'autant plus difficile puisqu'ils emmagasinent de la nourriture dans la partie supérieure de leur système digestif et qu'ils régurgitent pour nourrir leur poussin ou lorsqu'ils sont dérangés (Barrett et al., 2007). Contrairement aux proies transportées dans le bec, comme chez les alcidés qui rapportent la proie capturée lors de leur dernière plongée (Elliott et al., 2008), il est davantage difficile d'identifier le moment exact où la proie régurgitée a été capturée. Par conséquent, il existe relativement peu d'études reliant directement des stratégies de quête alimentaire à une proie chez ces oiseaux marins et d'autant moins des études comparant le comportement de quête alimentaire spécifique à différentes proies.

3 MODÈLE D'ÉTUDE

3.1 Le fou de Bassan

Le fou de Bassan, le plus grand oiseau marin de l'Atlantique Nord, passe la majorité de sa vie en pleine mer, à l'exception des périodes de reproduction où les individus se rassemblent en colonies sur les falaises et les plateaux de certaines îles (Nelson, 1978a). On peut recenser six colonies en Amérique du Nord, dont la plus grande : l'Île Bonaventure (Chardine et al., 2013). En 2023, on y dénombra d'ailleurs près de 40 000 couples nicheurs (J.-F. Rail, données non publiées).

3.2 Régime alimentaire

Les fous de Bassan sont des prédateurs piscivores qui s'alimentent d'un large éventail de proies aux caractéristiques (ex. : taille, densité énergétique) et écologies (ex. : habitat, comportement, reproduction, etc.) variées (Nelson, 1978a). La composition de leur régime alimentaire peut néanmoins varier au cours de la saison de reproduction, de même que de façon interannuelle et selon la colonie, reflétant ainsi les communautés locales de poissons (Montevecchi & Porter, 1980; Garthe et al., 2007a; Guillemette et al., 2018). Parmi les principales espèces consommées, on retrouve notamment de grands poissons pélagiques riches en énergie, tels que le maquereau bleu (*Scomber scombrus*) et le hareng de l'Atlantique (*Clupea harengus*). Ils exploitent également des capelans (*Mallotus villosus*) et des lançons (*Ammodytes* spp.), de petits poissons fourrages. Par ailleurs, le sébaste (*Sebastes* spp.) apparaît de plus en plus fréquemment dans les régurgitations des fous de l'Île Bonaventure depuis 2015 (M. Guillemette, données non publiées).

3.3 Stratégies de quête alimentaire

Lors des voyages de pêche des fous de Bassan, on observe généralement trois types de comportements : 1) les déplacements en mer, 2) la quête alimentaire et 3) le repos. Les déplacements réfèrent aux trajets de l’oiseau entre la colonie et une aire de pêche, ou entre deux aires de pêche. Les fous peuvent parcourir de très grandes distances lors d’un seul voyage, jusqu’à plus de 1000 km, et ce dernier peut durer de quelques heures à quelques jours (Garthe et al., 2007a; Hamer et al., 2007; Guillemette et al., 2018). Les déplacements peuvent d’ailleurs représenter jusqu’à près de la moitié de la durée totale du voyage (Garthe et al., 2003; Lewis et al., 2004a). En outre, les caractéristiques des voyages (ex. : durée, distance parcourue, aire d’alimentation) peuvent être très variables entre colonies et au sein d’une même colonie puisqu’ils sont influencés par les conditions environnementales et la disponibilité des proies (Garthe et al., 2007a, 2011; Hamer et al., 2007).

Les fous de Bassan sont des prédateurs visuels et commencent à ajuster leur vol lorsqu’ils détectent la présence de proies, soit en réduisant leur vitesse et/ou en augmentant leur taux de virage (Amélineau et al., 2014; Bennison et al., 2018). Ceci est généralement suivi d’une augmentation du taux de plongées et devient alors une séance d’alimentation (c.-à-d. une période avec des plongées successives) (Hamer et al., 2009). Néanmoins, les fous peuvent également plonger de façon opportuniste, sans modifier leur vol auparavant (Bennison et al., 2018). Au niveau de la capture des proies, ces oiseaux font principalement des plongées en piqué depuis les airs (*plunge diving*; Nelson, 1978a; Ropert-Coudert et al., 2009). Toutefois, ils peuvent également utiliser d’autres techniques pour capturer des proies situées à différentes profondeurs, telles que des plongées avec battements d’ailes sous l’eau (*wingbeat diving*), des plongées à partir de la surface (*surface diving*), l’écopage à partir de la surface, ou encore la récupération de rejets de pêche (Camphuysen, 2005; Ropert-Coudert et al., 2009). Garthe et al. (2000) ont d’ailleurs classé leurs plongées en deux catégories selon leur profil de profondeur : les plongées en V et en U. Les plongées en V, courtes, peu profondes (≤ 8 m) et réalisées sans battement d’ailes, permettent aux fous d’exploiter des proies près de la surface grâce à l’élément de surprise (Camphuysen, 2005). À l’inverse, les

plongées en U, plus longues et plus profondes (> 8 m), permettent aux fous de poursuivre activement leurs proies à des profondeurs plus importantes à l'aide de battements d'ailes sous l'eau.

Le repos, lui, réfère aux moments où l'oiseau ne vole pas et dérive à la surface de l'eau. Ce comportement peut représenter jusqu'à la moitié de la durée d'un voyage de pêche et les plus longues périodes de repos sont généralement observées durant la nuit (Garthe et al., 2003; Lewis et al., 2004a). Certains chercheurs proposent que le repos permette aux oiseaux de digérer, du moins en partie, et d'assimiler la nourriture ingérée, ainsi que de se remettre de l'énergie dépensée lors de la quête alimentaire (Garthe et al., 2003; Ropert-Coudert et al., 2004a). Le repos contribuerait également à la thermorégulation de l'oiseau, où la chaleur produite lors de la digestion compenserait potentiellement la chaleur perdue lors de la baignade en eau froide (Garthe et al., 2003).

3.4 Avantages comme espèce modèle

L'utilisation des fous de Bassan comme espèce modèle offre plusieurs avantages dans l'étude de la flexibilité du comportement de quête alimentaire chez les oiseaux marins. Tout d'abord, les sulidés ont la particularité de régurgiter spontanément leur dernier repas pour nourrir leur poussin ou sous l'effet d'un stress mineur (Nelson, 1978b). Ces proies sont souvent peu ou partiellement digérées, permettant ainsi une identification au genre ou à l'espèce relativement simple. L'étude du bol alimentaire des fous ne nécessite donc pas l'utilisation de méthodes plus invasives (ex. : lavages stomacaux, dissection de cadavres) ou plus complexes et coûteuses pour l'identification des proies (ex. : analyses d'ADN, signature d'acides gras) (Barrett et al., 2007).

Cette espèce est également considérée comme étant relativement « résistante » au dérangement humain, permettant de s'en approcher et de les capturer facilement (Allbrook & Quinn, 2020). Durant la saison de reproduction, les adultes nicheurs sont très attachés à

leur nid et sont donc restreints de revenir au même endroit après chaque voyage de pêche (Nelson, 1978a; Orians & Pearson, 1979). Ceci offre un avantage majeur au niveau des captures successives nécessaires au déploiement et à la récupération de consigneurs de données. En outre, la capture et la pose d'appareils ne semblent pas avoir d'effets délétères majeurs sur le succès reproducteur, le comportement à la colonie et les voyages de pêche (Garthe et al., 2000, 2003; Montevecchi et al., 2009).

Enfin, la colonie de l'Île Bonaventure est un site d'étude idéal. Contrairement à la plupart des colonies de fous, celle-ci est facilement accessible, notamment de par sa localisation dans le parc national de l'Île-Bonaventure-et-du-Rocher-Percé et grâce à la présence d'un plateau où nichent la majorité des couples. Depuis 2008, le Laboratoire d'ornithologie marine de Rimouski y fait un suivi annuel du régime alimentaire, de la reproduction et du comportement en mer, permettant d'accumuler une base de données volumineuse. Le fou de Bassan est d'ailleurs une espèce philopatrique (c.-à-d. qu'ils reviennent au même site de nidification d'année en année), une caractéristique qui favorise grandement les suivis longitudinaux à long terme des mêmes individus (Nelson, 1978a).

3.5 Limite des connaissances

Tel que mentionné précédemment, les études comparant les stratégies de quête alimentaire en fonction des proies chez les oiseaux marins sont limitées. Il faut d'ailleurs noter des failles dans la littérature au sujet des fous de Bassan. Notamment, peu de travaux portant sur les fous en Amérique du Nord se sont intéressés à leurs interactions avec des proies autres que le capelan ou le maquereau. En outre, plusieurs études liant des stratégies de quête alimentaire à des proies précises se basent majoritairement sur des régurgitations récoltées d'oiseaux en bordure des colonies, tandis que les poissons régurgités directement par les individus instrumentés sont plutôt mentionnés de manière anecdotique (ex. : Garthe et al., 2007a, 2011, 2014; Montevecchi et al., 2009; d'Entremont et al., 2022a). Or, les régurgitations en périphérie de la colonie proviennent d'oiseaux dont l'identité est souvent

inconnue et reflètent le régime alimentaire global de la colonie (Barrett et al., 2007). Cette approche peut donc mener à des biais potentiels dans l'interprétation des interactions des fous avec les proies réellement exploitées par les individus suivis dans le cadre de l'étude. Enfin, les travaux portant sur leur comportement de plongée ne font généralement pas de distinction entre celles-ci, basant leurs analyses sur l'entièreté des plongées effectuées lors d'un voyage (ex. : Garthe et al., 2000, 2007a, 2014; Davoren et al., 2010; d'Entremont et al., 2022a). Pourtant, la dernière séance d'alimentation a plus de chances d'être associée à la capture des proies ramenées à la colonie. En effet, ces proies sont souvent destinées à l'approvisionnement du poussin, qui doit être nourri rapidement, tandis que les proies attrapées plus tôt seraient reliées à l'alimentation de l'adulte et seraient potentiellement déjà digérées (Garthe et al., 2003; Lewis et al., 2004a; Montevecchi et al., 2009).

4 OBJECTIF

Bien que le comportement de quête alimentaire des fous de Bassan soit relativement bien documenté, certaines facettes restent inconnues. Approfondir nos connaissances à sujet pourrait permettre, entre autres, de prédire de manière détaillée comment ce bioindicateur marin répond face aux variations environnementales (Montevecchi, 2007; Guillemette et al., 2018; d'Entremont et al., 2022b). Ce projet de maîtrise visait donc principalement à **comparer les stratégies de quête alimentaire des fous de Bassan en fonction de la proie**. Pour répondre aux limites méthodologiques des études antérieures, nous avons basé nos analyses de déplacements en mer et de plongées exclusivement sur les voyages où l'oiseau instrumenté a régurgité lors de sa recapture à la colonie. Nous avons également utilisé la prémisse que la dernière séance d'alimentation enregistrée représentait de manière fiable le comportement de plongée typique associé à la capture de la proie régurgitée. Nous avons comme sous-objectifs d'estimer l'effort alimentaire et le taux de succès de capture spécifiques à chaque type de proie, ainsi que de caractériser la composition des régurgitations monospécifiques des fous (c.-à-d. des repas contenant une seule espèce de proie).

**CHAPITRE 1 – ATTRAPE-MOI SI TU PEUX : COMPORTEMENT DE
QUÊTE ALIMENTAIRE SPÉCIFIQUE À LA PROIE CHEZ LE FOU DE
BASSAN DANS LE GOLFE DU SAINT-LAURENT**

*Catch me if you can: prey-specific foraging behaviour in northern gannets from the Gulf of
St. Lawrence*



Fou de Bassan (*Morus bassanus*) à la colonie de l'Île Bonaventure (crédit photo : Léa Desjardins).

1 RÉSUMÉ

Les prédateurs efficaces devraient, en théorie, sélectionner des proies et adopter des stratégies de quête alimentaire qui maximisent leurs gains énergétiques. Bien que plusieurs études sur les oiseaux marins se soient intéressées à leur comportement de quête alimentaire, peu ont examiné ce dernier selon l'espèce de proie. Ici, nous avons cherché à déterminer comment les fous de Bassan modifient leur comportement de quête alimentaire en fonction du type de proie ciblée. À cette fin, nous avons combiné l'utilisation de GPS et de consigneurs de plongées, déployés à l'Île Bonaventure (Québec, Canada) de 2020 à 2024, avec l'analyse de régurgitations. Nous avons d'ailleurs exclusivement examiné les voyages de pêche de fous ayant régurgité une seule espèce de proie lors de leur recapture à la colonie, assumant que cette proie avait été obtenue lors de la dernière séance d'alimentation. Pour différentes espèces de proies (maquereau bleu, lançon, capelan, sébaste et hareng de l'Atlantique), les fous ajustaient leurs déplacements en mer (durée du voyage, distance parcourue, etc.), leur comportement de plongée (profondeur, durée, nombre de plongées par séance, etc.), leur effort de plongées au cours des voyages de pêche (nombre de plongées par jour et par voyage, nombre de séances d'alimentation par jour et par voyage, etc.) et la composition de leurs repas (nombre de proies, masse, contenu énergétique). Toutefois, contrairement aux études antérieures, nos résultats supposent que le profil de plongée seul ne reflétait pas fidèlement le type de proie ciblée puisque la majorité des plongées étaient en forme de V (95 %) et ce profil dominait les séances d'alimentation peu importe l'espèce de proie ciblée. Ensemble, ces résultats fournissent des informations détaillées sur le comportement de quête alimentaire spécifique à la proie chez ce grand prédateur aviaire.

Cet article, intitulé « *Catch me if you can: prey-specific foraging behaviour in northern gannets from the Gulf of St. Lawrence* », sera soumis pour publication à un périodique scientifique avec révision par les pairs. Il a été réalisé par moi-même ainsi que par mon directeur de maîtrise, Magella Guillemette (professeur de l'Université du Québec à Rimouski), et les membres de mon laboratoire : Pauline Martigny (candidate au doctorat) et David Pelletier (professeur du Cégep de Rimouski et professeur associé à l'UQAR). En tant que première auteure, j'ai contribué à l'essentiel de ce projet de recherche : le traitement des données, les analyses de densités énergétiques, les analyses statistiques, ainsi que la rédaction de l'article. J'ai également participé à l'élaboration des méthodes et à la récolte des données sur le terrain en 2023. Magella Guillemette a fourni l'idée originale du projet, a contribué à l'élaboration de méthodes, a révisé plusieurs versions préliminaires de l'article et a assuré le financement de ce projet. Pauline Martigny et David Pelletier ont contribué à l'élaboration des méthodes, à la récolte de données sur le terrain et à la révision de plusieurs versions préliminaires de l'article. Une version abrégée du projet a été présentée au congrès de la Société Canadienne de Zoologie (SCZ) à Moncton en mai 2024 (affiche scientifique), ainsi qu'aux congrès de la Société Québécoise pour l'Étude Biologique du Comportement (SQEBC) en novembre 2024 (présentation orale) et en novembre 2025 (affiche scientifique).

Mots clés : oiseaux marins; poissons pélagiques; interactions prédateur-proie; déplacements; comportement de plongée; effort alimentaire; succès de capture; flexibilité comportementale; consigneurs de données

2 ABSTRACT

Efficient predators should, theoretically, select prey and adopt foraging strategies that maximise energy intake. While numerous studies have examined foraging behaviour in seabirds, those on prey-specific foraging strategies are limited. Here, we investigated how northern gannets modify their foraging behaviour in accordance with the targeted prey type. To this end, we combined the use of GPS and Time-Depth Recorders, deployed at Bonaventure Island (Quebec, Canada) from 2020 to 2024, with the analysis of regurgitations. We exclusively examined foraging trips of gannets that regurgitated a single prey species upon recapture at the colony, assuming that the prey was obtained during the final foraging bout. For different prey species (Atlantic mackerel, sand lance, capelin, redfish and Atlantic herring), gannets adjusted their spatial patterns at sea (trip duration, distance travelled, etc.), diving behaviour (depth, duration, number of dives per bout, etc.), within-trip diving efforts (number of dives per day and per trip, number of foraging bouts per day and per trip, etc.) and meal composition (number of prey items, mass, energy content). However, unlike previous studies, our findings suggested that dive profile alone did not accurately reflect the targeted prey type, as most dives were V-shaped (95%) and this profile dominated foraging bouts regardless of the targeted prey species. Together, these results provide detailed insights into the prey-specific foraging behaviour of this large avian predator.

Keywords: seabirds; pelagic fish; predator-prey interactions; spatial patterns; diving behaviour; foraging effort; capture success; behavioural flexibility; data loggers

3 INTRODUCTION

Foraging behaviour is a complex and fundamental aspect of animal ecology. It encompasses both actions (i.e., searching, handling, ingesting, and digesting) and choices (e.g., prey selection, foraging effort, method, and time allocation) necessary to acquire resources essential for growth, survival and reproduction (Stephens et al., 2008). This behaviour is flexible, variable among species, and modulated by both intrinsic (e.g., sex, age, body size, individual quality) and extrinsic factors (e.g., prey availability, environmental conditions, predation risk, social relationships) (Perry & Pianka, 1997; Stephens et al., 2008). Given this, a general theory has been proposed, stipulating that efficient foragers should maximise energy intake (Schoener, 1971). Therefore, the most profitable prey should provide higher energy gains relative to search, capture, handling and digesting efforts (MacArthur & Pianka, 1966; Schoener, 1971; Hixon, 1982; Pyke, 1984).

In marine ecosystems, top predators often exhibit flexible foraging behaviours, enabling them to exploit various food resources and adjust to the dynamic spatial and temporal fluctuations of prey distribution and availability (Weimerskirch, 2007; O'Toole et al., 2015; McHuron et al., 2016). Like most birds, this flexibility is particularly important for seabirds that must efficiently meet their own energy requirements but also those of their offspring at a fixed nesting site (central-place foraging; Orians & Pearson, 1979). It is also crucial to their survival in globally changing environmental conditions (Berrow & Croxall, 1999; Harding et al., 2007b; Montevecchi, 2007). As seabirds are key indicators of the changes in oceanic conditions and fish stocks, further knowledge on their predator-prey interactions remains essential (Furness & Camphuysen, 1997; Piatt et al., 2007; Einoder, 2009).

Studying the fine-scale foraging behaviour of many free-ranging marine predators is, nonetheless, logistically challenging as they forage over vast areas and often underwater, making this behaviour difficult to observe directly. Colonial seabirds offer a particular advantage, as they return on land to exchange incubation duties with their partner or feed

their chicks, making their interactions with prey easier to study. Even so, this has mainly been possible thanks to recent advancements and miniaturisation of bio-logging devices, such as GPS, Time Depth Recorders (TDRs), accelerometers, heart rate loggers and video loggers (Wilson et al., 2002; Ropert-Coudert & Wilson, 2005; Bicknell et al., 2016; Smith & Pinter-Wollman, 2021). However, differentiating foraging strategies based on prey type remains challenging due to methodological difficulties in assessing the ingested prey species and the moment of their capture without direct observations. While various dietary sampling methods exist, all methods have inherent biases, making dietary assessments more difficult for some species like petrels, shearwaters, gannets, cormorants, and gulls that regurgitate food stored in their upper digestive tract (Barrett et al., 2007). Consequently, studies linking these species' foraging strategies to the actual prey captured are limited. Moreover, few studies on seabirds have compared detailed foraging behaviour for different prey types (e.g., Ropert-Coudert et al., 2002; Elliott et al., 2008; Cosolo et al., 2010; Petrovski et al., 2023).

Among seabirds, northern gannets (*Morus bassanus*, hereafter gannets) exploit a wide range of prey species that vary in characteristics (i.e., size, energy density) and ecology (e.g., habitat, behaviour, reproduction), making them an interesting model to study behavioural flexibility. During the breeding season, their diet typically consists of large pelagic fish like Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) and Atlantic herring (*Clupea harengus*), but also small forage fish like capelin (*Mallotus villosus*) and sand lance (*Ammodytes* spp.) (Nelson, 1978a; Guillemette et al., 2018). Gannets from Bonaventure Island (Quebec, Canada) also recently began feeding on redfish (*Sebastes* spp.; M. Guillemette, unpubl. data). In addition to their flexible diet, they can travel across long distances, up to 1000 km in a single foraging trip, and trips can last over a range of a few hours to multiple days (Garthe et al., 2007a; Hamer et al., 2007; Guillemette et al., 2018). Furthermore, although gannets capture their prey primarily by plunge diving (Nelson, 1978a; Ropert-Coudert et al., 2009), they can use a variety of other techniques to catch prey at different depths, such as wingbeat diving (i.e., dives involving underwater wingbeat activity), surface diving (i.e., dives initiated from the water surface), scooping, and feeding from fishery discards (Camphuysen, 2005; Ropert-Coudert et al., 2009; Votier et al., 2013).

Nevertheless, there are still gaps in our understanding of gannet foraging behaviour. In particular, few studies in North America have focused on their interactions with prey other than capelin or mackerel. Furthermore, previous studies linking foraging strategies to specific prey relied mainly on regurgitations collected at the periphery of colonies, while fish regurgitated by instrumented birds were mentioned anecdotally (e.g., Garthe et al., 2007a, 2011, 2014; Montevecchi et al., 2009; d’Entremont et al., 2022a). Yet, dropped regurgitations collected at the edge of the colony come from birds whose identity is often unknown (Barrett et al., 2007) and reflect the overall diet of the colony. Consequently, these studies associated foraging strategies with the most frequently regurgitated species at the colony during the logger deployment period, thereby leading to potential biases in the interpretation of gannets’ interactions with the actual prey caught by the tracked individuals. Additionally, gannets’ diving behaviour is often characterised at the global scale of the foraging trip, thus including all dives rather than focusing on the final foraging bout (e.g., Garthe et al., 2000, 2007a, 2014; Davoren et al., 2010; d’Entremont et al., 2022a). Nevertheless, the latter is probably more relevant for determining the prey brought back to the colony, as chick-rearing adults are assumed to feed their chick as soon as possible while prey caught earlier in the trip most likely reflect self-provisioning and may have already been digested (Garthe et al., 2003; Lewis et al., 2004a; Montevecchi et al., 2009).

In this paper, we aimed to compare the foraging strategies, particularly spatial patterns and diving behaviour, of chick-rearing gannets targeting the five main prey species at the colony on Bonaventure Island. To overcome previous methodological limitations, we exclusively analysed data recorded from individuals that regurgitated a single prey species upon returning to the colony, assuming that the final foraging bout accurately reflected the typical behaviour associated with the capture of the regurgitated prey (see *Materials and Methods*).

4 MATERIALS AND METHODS

4.1 Study site

The study was conducted during the breeding seasons of June to October 2020–2024 at the gannet colony on Bonaventure Island (Quebec, Canada; 48° 29' N, 64° 09' W), located within the Île-Bonaventure-et-du-Rocher-Percé National Park in the GSL (Gulf of St. Lawrence). This site hosts the largest of the six gannet colonies found in North America (ca. 39,669 breeding pairs in 2023, J.-F. Rail unpubl. data; Chardine et al., 2013) and has been monitored annually since 2008 (M. Guillemette, unpubl. data).

4.2 Capture and handling of birds

In order to equip gannets with miniaturised data loggers, adults incubating eggs or with chicks were captured with a telescopic noose pole. Birds were selected from nests located on the periphery of the colony. In addition to the attachment of loggers, we measured tarsus length, half wingspan and body mass. Birds were also marked with a U.S. Fish and Wildlife Service steel ring, as well as a colour-coded plastic band with an alphanumeric code (federal permit number RE-27, banding permit number 10704). Capture and handling lasted ± 10 min, whereafter the birds were released near their nest. Gannets were then recaptured following their first or second foraging trip, and around 10 days following the deployment capture to retrieve the devices (final trip). Note that nest attendance was monitored daily during the breeding season, with particular attention to the nests of birds equipped with data loggers. This allowed us to recapture the bird at the closest point to its arrival at the colony following a foraging trip, when the individual could spontaneously regurgitate its last meal. Recapture handling time lasted ± 5 min.

All birds were cared for in accordance with the Canadian Council on Animal Care (CCAC) guidelines, and all procedures were approved by the Animal Care Committee (ACC) of the Université du Québec à Rimouski (CPA-80-20-218, 2024-491) and the Société des établissements de plein air du Québec (Sépaq; permit numbers PNIBRP-2020-001, PNIBRP-2021-001, PNIBRP-2022-001, PNIBRP-2023-004, PNIBRP-2024-002).

4.3 Data logger deployment

Between 2020 and 2024, 526 GPS loggers coupled with a TDR (Time Depth Recorder) were deployed on 184 birds (see Table A1 in Annexe I for details, p. 61). As a result of the annual monitoring program of the colony, many individuals were captured and equipped with a GPS and a TDR across several breeding seasons, but also on multiple occasions (max. 3) during a single breeding season. However, note that sample sizes used in the various analyses differed from the total number of deployed data loggers, as some devices were not recovered, some had recording malfunctions, and most did not record a foraging trip when the bird regurgitated a single prey species upon recapture. Additionally, sample sizes were dependent on the analysis, as data inclusion criteria varied (see *Data analysis* for details).

We used three types of GPS loggers: CatLog Gen 2 (Catnip Technologies Inc., Hong Kong; 39 g), i-gotU GT-120 (Mobile Action Technology Inc., Taipei, Taiwan; 31 g), and Axy-Trek (TechnosmArt Ltd., Italy; 11 g). For waterproofing, the GPS devices were vacuum sealed and wrapped with Tesa ® 4651 tape (Hamburg, Germany). They were attached to the dorsal surface of the four innermost tail feathers, just below the uropygial gland, with waterproof Tesa ® 4651 tape (Wilson et al., 1997). GPS coordinates were recorded either every 5 min (2020–2022) or every 2 min (2023–2024).

Three types of TDRs, which all included temperature and pressure sensors, were deployed to record dives: Axy4-Depth (TechnosmArt Ltd., Italy; 6 g), Axy5 (TechnosmArt Ltd., Italy; 6 g), and LAT1800S (Lotek Wireless Inc., Canada; 5 g). However, three Axy-

Trek served simultaneously as GPS and TDR loggers. The Axy4-Depth TDRs were either designed to be attached to the gannet's metal ring and secured with three tie wraps or were attached with Tesa ® 4651 tape to the ventral surface of the four innermost tail feathers, underneath the GPS device. The placement of the Axy4-Depth loggers only had minor influence on the recorded dive metrics (see Tables A2–A3 in Annexe II for details, pp. 62–64). The Axy5 TDRs were attached to the gannet's metal ring, as were the LAT1800S TDRs. The Axy4-Depth, Axy5 and Axy-Trek devices logged pressure and temperature continuously at 1 s intervals, while the LAT1800s devices recorded every 1 s during wet periods below a depth of 0.2 m.

Total weight of the combined loggers represented less than 2% of the birds' mass and their position on the body was chosen to minimise the impact on the gannet's aerodynamic and hydrodynamic performance (Chiaradia et al., 2005; Vandenabeele et al., 2012). Furthermore, birds showed no apparent signs of adverse effects on their behaviour following their release with the devices.

4.4 Diet sampling

During the breeding season, gannets tend to regurgitate spontaneously when gently disturbed or when captured (in $\pm 25\%$ of all captures), allowing the identification of key prey species. It is important to mention that we exclusively examined regurgitations collected during the recapture of instrumented birds for the analysis of prey-specific foraging behaviour, as they represented the last meal of the bird's foraging trip. The only analyses that also included regurgitations collected either when handling non-instrumented birds or by investigators walking along the edge of the colony, upon which gannets can regurgitate, were for energy density and prey-specific typical meals.

The fish present in each regurgitated sample were identified to species (mackerel, capelin, herring) or genus (sand lance, redfish). For each sample, we also recorded: the

number of whole fish, heads and tails per prey type; the digestion state on a scale of 1 (undigested or minimally digested) to 4 (very digested); the total mass; and the mass of each prey type. Furthermore, complete and freshly regurgitated fish were measured in 2023 and photographed to be measured subsequently in 2024 (Pelletier et al., 2025). Finally, the samples were put in plastic bags and stored frozen at -20 °C until further analysis.

4.5 Energy density

4.5.1 Sample preparation

To determine the energy density (ED) of each fish species, we only analysed whole fish taken from gannet regurgitations with an undigested or minimally digested state. However, given the fragile and often squashed condition of regurgitated sand lance samples, we analysed whole regurgitations for this species instead of individual fish.

In the laboratory, each fish sample was thawed in a warm-water bath and removed from its plastic bag. Total wet weight (g WW) was then measured before the fish was cut into 2.5 cm cubes and oven-dried at a constant temperature of 60 °C until complete desiccation, a process ranging from 48 to 144 h. After drying, the samples were reweighed to determine total dry weight (g DW). Dried fish were then ground to a homogeneous powder using a coffee grinder and, to remove any moisture that could have accumulated during grinding, the samples were dried again for 24 to 48 h until a constant mass was obtained.

4.5.2 Energy density determination

Fish ED was measured using an oxygen bomb calorimeter (Parr Instrument Company Model 6100). For each sample, at least two 0.5–1 g subsamples were compressed into pellets

and combusted. If ED values differed by more than 3%, a third subsample was analysed. Benzoic acid standards were used to calibrate the calorimeter by combusting two standards at the beginning of each session.

Caloric values ($\text{cal}\cdot\text{g}^{-1}$ DW) were first converted to kilojoules per gram of dry weight ($\text{kJ}\cdot\text{g}^{-1}$ DW). Then, wet weight energy density ($\text{kJ}\cdot\text{g}^{-1}$ WW) was calculated by multiplying dry weight ED values by the fish's dry weight ratio ($\text{dry weight}\cdot\text{wet weight}^{-1}$). Finally, we calculated the mean DW and WW energy densities for each prey species.

4.6 Data analysis

4.6.1 Spatial patterns in foraging behaviour

This analysis focused exclusively on foraging trips when birds regurgitated a single prey species upon returning to the colony. GPS data from 172 devices deployed on 105 individuals (see Table A4 in Annexe III for details, p. 65) corresponded to this criterion and were analysed using R 4.4.1 (R Core Team, 2025). Foraging trips were defined as starting from the bird's first location beyond a range of 2 km from Bonaventure Island's central coordinates ($48^{\circ} 29' \text{ N}$, $64^{\circ} 09' \text{ W}$) and ending when it returned within this range. This particular range was based on Bonaventure Island's roughly circular shape and diameter of approximately 2.8 km (1.75 miles; Munro, 1965), thus ensuring that the bird was at sea no matter the direction it took. Additionally, only trips longer than 30 minutes were considered to distinguish them from short trips near the colony (when performing comfort and bathing behaviours), which generally did not involve dives. GPS coordinates were first projected as NAD83 MTM8, using the 'sf' package (version 1.0-15; Pebesma, 2018; Pebesma & Bivand, 2023), before tracks were converted into a database using the 'adehabitatHR' package (version 0.4.21; Calenge & Fortmann-Roe, 2023). For each foraging trip, key at-sea movement parameters were calculated with the 'tidyverse' package (version 2.0.0; Wickham

et al., 2019): trip duration (h), total distance travelled (i.e., cumulative distance between each successive GPS location, km), and range (i.e., maximum distance reached from the colony, km).

Furthermore, we evaluated several movement parameters associated with the return phase of each trip, assuming that the prey regurgitated at the colony was captured during the final foraging bout. First, we determined the location with the timestamp closest to the last dive of the final bout. We then calculated the time interval between this dive and the bird's arrival at the colony (hereafter referred to as the return interval following the final bout, h), the total distance travelled during this return phase (hereafter referred to as the return distance travelled following the final bout, km), and the straight-line distance from the colony to the location of the last dive of the final bout (hereafter referred to as the final bout range, km). We excluded any return phases where the return interval following the final bout was 11 hours or longer, as we considered it unlikely that the regurgitated prey was captured prior to this threshold (see *Diving behaviour* for details). These return phase movement parameters were determined only for trips with complete GPS and TDR data. In total, 114 paired GPS–TDR datasets from 79 individuals were analysed (see Table A5 in Annexe III for details, p. 66).

4.6.2 Diving behaviour

Dives were defined as submersions that reached at least 0.5 m in depth in order to exclude non-foraging behaviours such as resting, bathing, or preening. Moreover, to differentiate foraging bouts from isolated opportunistic dives, we defined bouts as series of more than three consecutive dives (Ropert-Coudert et al., 2004a), each spaced less than 20 minutes apart (Garthe et al., 2014). This analysis focused solely on the terminal bout of trips when the bird regurgitated a single prey species upon its recapture, which we assumed to be reflective of the typical diving behaviour associated with capturing the regurgitated prey type. To limit potential misinterpretations, as there may have been other successful or

unsuccessful opportunistic dives between the prey's ingestion and regurgitation, we once again excluded any terminal bouts where the return interval following the final bout exceeded 11 hours (paired GPS–TDR sample sizes matched those used in the return phase movement analysis; see Table A5 in Annexe III for details, p. 66). This time limit was based on the frequency distribution of return intervals, where 78% of return phases lasted less than 11 hours (see Figures A1–A2 in Annexe IV, pp. 69–70), and the significant positive relationship ($p < 0.001$) observed between the return interval and the number of opportunistic dives following the final foraging bout (see Figure A3 in Annexe IV, p. 70). In other words, longer return intervals resulted in more opportunistic dives after the final bout. Therefore, bouts that occurred more than 11 hours before the bird returned to the colony were less likely to have resulted in the regurgitated prey, as the possibility that the prey was captured opportunistically increased with longer return intervals. Bearing in mind these caveats, our results nevertheless support the initial premise that the prey brought back to the colony was captured during the final bout. First, the vast majority of dives were recorded during distinct foraging bouts and more than a quarter of all dives per trip occurred during the last bout (see *Results*). To further support this, we have only instrumented incubating and chick-rearing parents for which terminal bouts are typically associated with chick provisioning, whereas feeding events that occurred earlier in the trip are more likely to reflect self-provisioning (Garthe et al., 2003; Lewis et al., 2004a; Montevecchi et al., 2009).

To correct for instrument drift, TDR raw data was first calibrated using the zero-offset correction method before extracting various dive metrics with the ‘diveMove’ package (Luque, 2007, 2024). For each dive, we determined the time of day (h), dive depth (m), dive duration (s), and time interval between successive dives (or time to next dive, min). The time of day was determined by associating each dive to the closest full hour (e.g., 05h00 = between 04h30 and 05h29; Davoren et al., 2010). Dives were also separated into the two depth profile categories defined by Garthe et al. (2000): V-shaped and U-shaped dives. If the bottom time (i.e., time spent at a constant depth) was ≥ 5 s, and/or if dive duration exceeded 10 s and depth was greater than 8 m, dives were categorised as U-shaped. In contrast, those with a bottom time < 5 s, and/or duration ≤ 10 s and depth ≤ 8 m were classified as V-shaped (Garthe

et al., 2000; d’Entremont et al., 2022a, 2023). To ensure the validity of this method, we verified the automatic classification of 300 randomly selected dives against visual classification. This method provided an overall accuracy of 81%, with 74% of U-shaped dives and 85% of V-shaped dives that were correctly classified (see Table A8 in Annexe V for details, p. 71). Furthermore, for each final foraging bout, metrics like the bout duration (min), the number of dives per bout, and the proportion of U-shaped and V-shaped dives per bout (%), were computed.

4.6.3 Within-trip diving efforts

In addition to the foraging trip movement parameters (see *Spatial patterns in foraging behaviour*), we also evaluated foraging efforts through within-trip diving efforts. We thus calculated the number of dives per trip, the proportion of those dives that were classified as opportunistic (%), the number of foraging bouts per trip, the average time interval between successive foraging bouts (or inter-bout duration, h), the average number of dives per day, and the average number of bouts per day. Again, only trips with complete GPS and TDR data were included in this analysis. In total, 145 combined GPS–TDR datasets from 96 individuals were analysed (see Table A6 in Annexe III for details, p. 67).

4.6.4 Capture success

We estimated the capture success rate (%) using the following equation:

$$\text{Capture success rate} = \frac{\text{Number of fish regurgitated upon recapture}}{\text{Number of dives recorded during the final bout}} \times 100$$

The implicit assumption is that the number of fish regurgitated upon returning to the colony was equivalent to the number of fish captured during the final foraging bout. We also

examined the relationship between the number of fish regurgitated and the number of dives recorded during the final bout for each prey species using model II linear regressions, applied with the ‘lmodel2’ package (version 1.7-4; Legendre & Oksanen, 2024). Only terminal bouts with available data on the number of regurgitated prey items, and where the return interval was less than 11 h, were included in the analysis. In total, 100 paired GPS–TDR datasets from 72 individuals were analysed (see Table A7 in Annexe III for details, p. 68).

4.6.5 Prey-specific typical meals

Based on 2,464 single-prey regurgitations (i.e., meals containing a single fish species) collected during the 2011–2024 breeding seasons (M. Guillemette, unpubl. data), we estimated the typical meal composition of gannets feeding on each of the five main prey species. For each prey type, we calculated the average number of fish, total mass (g), and total energy content (kJ) per regurgitation. Energy content was estimated by multiplying the total mass of the regurgitation with the WW energy density values of this study.

4.6.6 Statistical analyses

All statistical tests were performed using R 4.4.1 (R Core Team, 2025). We ran either analysis of variance (ANOVAs) or, using the ‘lmerTest’ package (version 3.1-3; Kuznetsova et al., 2017), linear mixed-effects models (LMMs). For pairwise comparisons of means, we used the ‘emmeans’ package (version 1.10.4; Lenth et al., 2024) to compute Tukey’s honestly significant differences (HSD). Moreover, model assumptions were visually validated using the ‘performance’ package (version 0.12.3; Lüdtke et al., 2021), and variables that were not normally distributed were log-transformed. Unless otherwise indicated, results in text are presented as mean $\pm$ standard error (SE).

To determine whether foraging behaviour parameters (foraging trip and return phases' spatial patterns, dives, foraging bouts, within-trip diving efforts, and capture success rate) varied by prey type, we fitted LMMs with prey as the categorical fixed effect. To control for pseudoreplication, we included year (as data was sampled across five years) and bird identity (to account for individual specialisation) as random effects. We also added the GPS model as a random effect for the foraging trip and return phases' movement parameters, while we added the TDR model for all other parameters. It should be further noted that the sampling unit depended on the parameters: 1) foraging trips for those concerning foraging trips and return phases' spatial patterns, as well as within-trip diving efforts; 2) dives for dive parameters; and 3) terminal bouts for those regarding foraging bouts and capture success rate. To assess whether DW and WW energy densities depended on prey species, we used ANOVAs with prey type as the fixed effect. Finally, to evaluate if typical meal composition differed by prey type, we used LMMs with regurgitation metrics as dependent variables and prey type as a categorical fixed effect. We also included year $\times$ prey and month $\times$ prey interactions as random effects to account for variation over multiple sampling years (14 years) and months (May to October).

Note, however, that we excluded herring and redfish from certain analyses to limit misinterpretations of gannets' foraging behaviour due to small sample sizes that could have impacted the reliability of our statistical inferences. Only six foraging trips, of which half corresponded to the 11 h return interval criterion (see Figure A2 in Annexe IV, p. 70), were recorded when the bird regurgitated herring. This prey was thus excluded from all analyses except energy density and prey-specific typical meal. Likewise, we only recorded three redfish-targeting foraging bouts within the 11 h return interval criterion (see Figure A2 in Annexe IV, p. 70), and this species was therefore excluded from all analyses except foraging trip movement parameters, within-trip diving efforts, energy density, and typical meal.

5 RESULTS

5.1 Spatial patterns in foraging behaviour

Spatial patterns in foraging behaviour varied markedly between prey types, as demonstrated by various parameters (Table 1). First, foraging trip movement parameters differed significantly across all three metrics analysed: foraging trip duration ($F_{3,210} = 5.46$, $p = 0.001$), total distance travelled ($F_{3,155} = 6.06$, $p < 0.001$), and trip range ($F_{3,215} = 6.59$, $p < 0.001$). Trip duration and total distance travelled were greater when gannets targeted redfish and sand lance, although the latter did not significantly vary from other prey types (Table 1). Gannets also did not venture far from the colony during trips targeting capelin, as opposed to trips targeting redfish. Indeed, ranges from redfish trips were about double those from capelin trips (Table 1).

Secondly, return phase movement parameters following the final dive of the last foraging bout were dependent on prey type across two of the three metrics analysed: return distance travelled ($F_{2,121} = 6.91$, $p = 0.001$) and final bout range ($F_{2,124} = 4.30$, $p = 0.016$). Gannets targeting capelin travelled the shortest average return distance, which was significantly less than those targeting other prey species (mean $\pm$ SE: 182.01 ± 6.76 km; Table 1). Given that their final bout range was significantly smaller, gannets also captured capelin closer to the colony than mackerel (Table 1). Nevertheless, the return interval following the final bout did not vary significantly by prey type ($F_{2,129} = 2.71$, $p = 0.070$) and averaged 7 ± 0 h.

Table 1 Prey-specific spatial patterns in the foraging behaviour of gannets from Bonaventure Island. While all parameters were based on foraging trips when birds regurgitated a single prey species upon their recapture, return phase parameters only included trips with a return interval inferior to 11 hours. Data was recorded from 105 birds between 2020 and 2024 for foraging trip parameters, while it was recorded from 79 birds for return phase parameters. Significant differences: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.

	1. Atlantic mackerel	2. Sand lance	3. Capelin	4. Redfish	Significant differences
	(<i>n</i> = 145)	(<i>n</i> = 15)	(<i>n</i> = 25)	(<i>n</i> = 37)	
Foraging trip movement parameters (<i>n</i>: trips)					
Mean $\pm$ SE (range) trip duration (h)	26.96 $\pm$ 0.96 (2.35–74.91)	33.00 $\pm$ 3.10 (13.95–53.87)	23.33 $\pm$ 3.16 (3.19–77.01)	36.73 $\pm$ 4.02 (14.44–116.42)	1 vs. 4* 3 vs. 4**
Mean $\pm$ SE (range) total distance travelled (km)	414.86 $\pm$ 16.65 (27.00–1161.40)	482.32 $\pm$ 65.91 (176.07–865.91)	314.55 $\pm$ 61.71 (31.87–1076.78)	584.66 $\pm$ 62.05 (162.38–1833.64)	1 vs. 4** 3 vs. 4**
Mean $\pm$ SE (range) trip range (km)	135.86 $\pm$ 4.92 (5.27–291.52)	135.61 $\pm$ 19.82 (48.05–261.17)	86.56 $\pm$ 15.51 (15.51–243.54)	172.57 $\pm$ 17.02 (42.84–601.44)	3 vs. 4***
Return phase movement parameters (<i>n</i>: trips)	(<i>n</i> = 101)	(<i>n</i> = 14)	(<i>n</i> = 17)		
Mean $\pm$ SE (range) return interval following the final bout (h)	6.84 $\pm$ 0.16 (4.28–10.98)	6.08 $\pm$ 0.37 (4.35–8.97)	6.14 $\pm$ 0.32 (4.44–9.39)	–	–
Mean $\pm$ SE (range) return distance travelled following the final bout (km)	182.23 $\pm$ 6.81 (27.00–370.84)	180.39 $\pm$ 26.88 (65.50–332.65)	100.85 $\pm$ 19.03 (25.23–274.21)	–	1 vs. 3** 2 vs. 3*
Mean $\pm$ SE (range) final bout range (km)	120.03 $\pm$ 5.86 (2.01–252.77)	110.27 $\pm$ 20.46 (35.93–256.18)	69.66 $\pm$ 16.16 (2.70–191.13)	–	1 vs. 3*

5.2 Diving behaviour

Diving behaviour differed distinctively between prey species, as shown by multiple parameters (Table 2). First, prey-specific variations were found across all four dive parameters: time of day ($F_{2,2326} = 5.32$, $p = 0.005$), dive depth ($F_{2,1665} = 66.88$, $p < 0.001$), dive duration ($F_{2,615} = 8.30$, $p < 0.001$), and time to next dive ($F_{2,364} = 17.20$, $p < 0.001$). Gannets dived significantly later when targeting sand lance ($9\text{h}11 \pm 4$ min) than capelin ($7\text{h}55 \pm 11$ min; $t_{2293} = 3.05$, $p = 0.007$), but the difference was only marginal when comparing sand lance and mackerel ($8\text{h}29 \pm 4$ min; $t_{2309} = -2.31$, $p = 0.055$). Dive depths were greater when mackerel was targeted, as opposed to targeting smaller prey (Table 2,

Figure 2A). Nevertheless, capelin dives tended to be even shallower than those targeting sand lance ($t_{1890} = 7.16$, $p < 0.001$; Table 2, Figure 2A). Additionally, while the frequency distributions of dive durations were somewhat similar between prey types (Figure 2B), the average dive duration significantly varied and was the shortest when gannets targeted sand lance (5 ± 0 s; Table 2). However, the difference with other prey types was minor, as their dive durations averaged 6 ± 0 s. Finally, successive dives tended to be more spaced out in time when targeting mackerel than other prey species (Table 2), which did not significantly differ ($t_{621} = -1.39$, $p = 0.349$) and averaged 2 ± 0 min between dives.

Secondly, two of the four bout parameters were dependent on prey type: bout duration ($F_{2,113} = 6.13$, $p = 0.003$) and the number of dives per bout ($F_{2,103} = 9.88$, $p < 0.001$). Gannets captured capelin during short bouts (Table 2), which significantly differed from longer bouts targeting other prey species (mean $\pm$ SE: 58 ± 4 min). Moreover, when targeting sand lance, birds usually performed more than three times the number of dives per bout compared to targeting mackerel and capelin combined (mean $\pm$ SE: 14 ± 1 dives·bout⁻¹; Table 2). Conversely, prey type did not influence the proportion of U-shaped and V-shaped dives within bouts ($F_{2,85} = 1.89$, $p = 0.158$), which respectively averaged $7 \pm 1\%$ and $93 \pm 1\%$.

Table 2 Prey-specific diving behaviour of gannets from Bonaventure Island. Dives were defined as submersions ≥ 0.5 m, while bouts were > 3 dives spaced less than 20 min apart. Parameters were based on the final foraging bout of trips with a return interval inferior to 11 hours and when birds regurgitated a single prey species upon their recapture. Data was recorded from 79 birds between 2020 and 2024. Significant differences: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.

	1. Atlantic mackerel	2. Sand lance	3. Capelin	Significant differences
Dive parameters (n: dives)	(n = 1459)	(n = 682)	(n = 196)	
Mean $\pm$ SE (range) time of day (h)	8.49 $\pm$ 0.07 (4–17)	9.19 $\pm$ 0.07 (5–13)	7.92 $\pm$ 0.18 (4–14)	2 vs. 3**
Mean $\pm$ SE (range) dive depth (m)	6.32 $\pm$ 0.06 (0.56–16.55)	4.18 $\pm$ 0.10 (0.52–20.17)	3.44 $\pm$ 0.16 (0.51–10.54)	1 vs. 2*** 1 vs. 3*** 2 vs. 3***
Mean $\pm$ SE (range) dive duration (s)	6 $\pm$ 0 (1–34)	5 $\pm$ 0 (1–28)	7 $\pm$ 0 (1–25)	1 vs. 2*** 2 vs. 3*
Mean $\pm$ SE (range) time to next dive (min)	3.88 $\pm$ 0.10 (0.03–19.97)	1.60 $\pm$ 0.08 (0–15.88)	3.05 $\pm$ 0.24 (0–16.67)	1 vs. 2*** 1 vs. 3*
Bout parameters (n: bouts)	(n = 101)	(n = 14)	(n = 17)	
Mean $\pm$ SE (range) bout duration (min)	54.55 $\pm$ 4.10 (5.65–202.23)	81.65 $\pm$ 16.86 (14.13–227.93)	33.48 $\pm$ 10.71 (8.03–195.32)	1 vs. 3* 2 vs. 3**
Mean $\pm$ SE (range) dives·bout ⁻¹	15 $\pm$ 1 (4–82)	49 $\pm$ 12 (4–157)	12 $\pm$ 2 (4–41)	1 vs. 2*** 2 vs. 3**
Mean $\pm$ SE (range) U-dives·bout ⁻¹ (%)	6 $\pm$ 1 (0–68)	4 $\pm$ 1 (0–20)	13 $\pm$ 6 (0–100)	–
Mean $\pm$ SE (range) V-dives·bout ⁻¹ (%)	94 $\pm$ 1 (32–100)	96 $\pm$ 1 (80–100)	87 $\pm$ 6 (0–100)	–

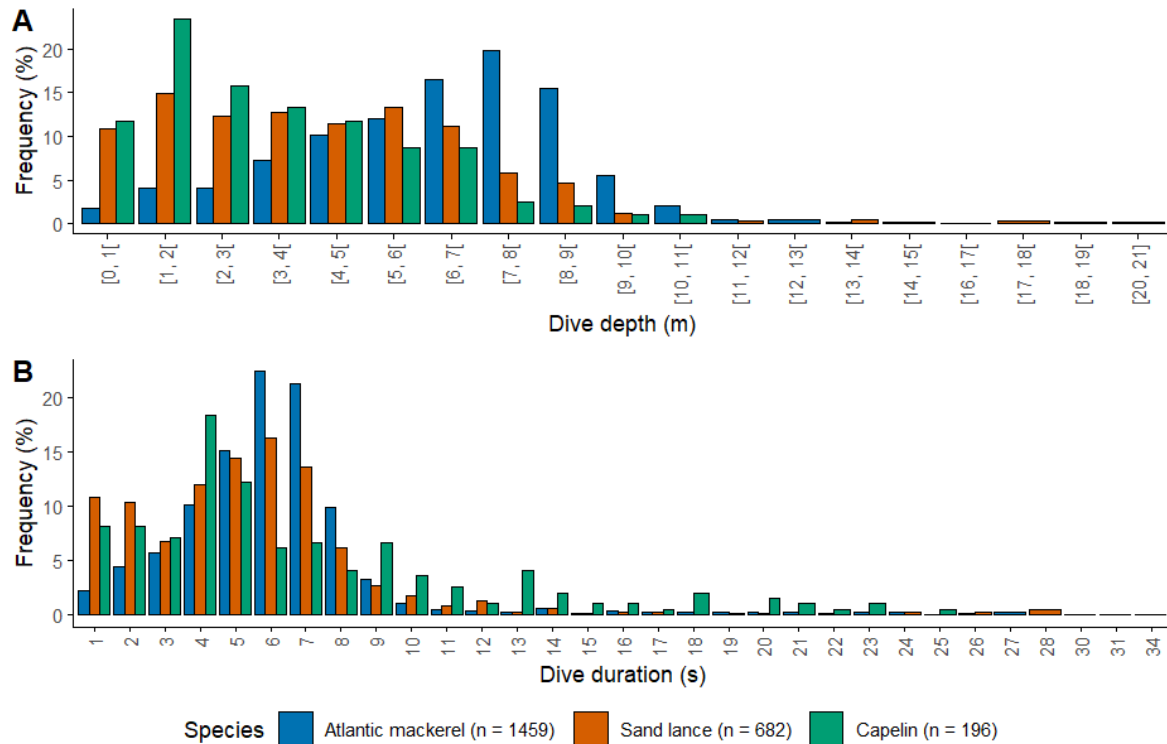


Figure 2 Prey-specific frequency distribution of: A) dive depths; and B) dive durations of gannets from Bonaventure Island. Legend details as in Table 2. n: number of dives.

Moreover, we recorded a total of 13,349 dives across the entire duration of foraging trips when birds regurgitated a single prey species (mackerel, sand lance, capelin, or redfish) upon returning to the colony. 95% of dives were V-shaped, while only 5% were U-shaped. Gannets also tended to dive during defined foraging bouts (88%), while opportunistic dives were less common (12%). The final foraging bout also represented $27 \pm 2\%$ of all dives per trip on average, regardless of the prey species targeted. Additionally, most dives were short ($95\% < 10$ s) and shallow ($98\% < 10$ m).

5.3 Within-trip diving efforts

Prey species also significantly influenced within-trip diving efforts across five of the six metrics analysed: number of dives per trip ($F_{3,164} = 15.73$, $p < 0.001$), proportion of

opportunistic dives ($F_{3,184} = 16.00$, $p < 0.001$), number of bouts per trip ($F_{3,139} = 5.14$, $p = 0.002$), average number of dives per day ($F_{3,178} = 15.86$, $p < 0.001$) and average number of bouts per day ($F_{3,160} = 5.22$, $p = 0.002$). In contrast, the average time interval between successive foraging bouts was not influenced by prey type ($F_{3,135} = 1.01$, $p = 0.391$) and averaged 5 ± 0 h. Sand lance-targeting trips counted the highest number of dives and bouts per trip, as well as the most dives per day (Table 3). On the other hand, gannets performed the fewest dives per trip when targeting redfish, as well as the fewest dives and foraging bouts per day (Table 3). Additionally, the proportion of opportunistic dives in redfish-targeting trips was more than double that of mackerel, sand lance and capelin combined (mean $\pm$ SE: $21 \pm 2\%$; Table 3).

Table 3 Prey-specific within-trip diving efforts of gannets from Bonaventure Island. Dives were defined as submersions ≥ 0.5 m, while bouts were > 3 dives spaced less than 20 min apart. Parameters were based on foraging trips when birds regurgitated a single prey species upon their recapture. Data was recorded from 96 birds between 2020 and 2024. Significant differences: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.

	1. Atlantic mackerel	2. Sand lance	3. Capelin	4. Redfish	Significant differences
Within-trip diving efforts (n : trips)	($n = 126$)	($n = 14$)	($n = 18$)	($n = 30$)	
Mean $\pm$ SE (range) dives·trip ⁻¹	62 $\pm$ 4 (1–336)	198 $\pm$ 52 (44–766)	75 $\pm$ 20 (12–263)	46 $\pm$ 11 (1–253)	1 vs. 2** 1 vs. 4*** 2 vs. 3* 2 vs. 4*** 3 vs. 4*
Mean $\pm$ SE (range) proportion of opportunistic dives·trip ⁻¹ (%)	23 $\pm$ 2 (0–100)	6 $\pm$ 2 (0–18)	20 $\pm$ 3 (0–44)	55 $\pm$ 8 (0–100)	1 vs. 4*** 2 vs. 4*** 3 vs. 4***
Mean $\pm$ SE (range) bouts·trip ⁻¹	4 $\pm$ 0 (1–13)	8 $\pm$ 1 (2–14)	5 $\pm$ 1 (1–14)	4 $\pm$ 1 (1–13)	1 vs. 2** 2 vs. 3* 2 vs. 4*
Mean $\pm$ SE (range) inter-bout duration (h)	5.18 $\pm$ 0.29 (0.37–17.99)	5.16 $\pm$ 1.00 (1.30–12.41)	6.35 $\pm$ 0.97 (0.96–16.54)	6.62 $\pm$ 0.92 (0.47–16.85)	–
Mean $\pm$ SE (range) dives·day ⁻¹	62 $\pm$ 4 (3–213)	142 $\pm$ 31 (45–381)	68 $\pm$ 10 (25–192)	28 $\pm$ 6 (1–122)	1 vs. 2*** 1 vs. 4** 2 vs. 3** 2 vs. 4*** 3 vs. 4*
Mean $\pm$ SE (range) bouts·day ⁻¹	4 $\pm$ 0 (0–11)	6 $\pm$ 1 (3–11)	5 $\pm$ 0 (2–9)	3 $\pm$ 0 (1–8)	1 vs. 4* 2 vs. 4** 3 vs. 4*

5.4 Capture success

The capture success rate differed significantly across the targeted prey species ($F_{2,111} = 31.74$, $p < 0.001$; Figure 3). Mackerel-targeting bouts had an average capture success rate of $26 \pm 3\%$ (range: 2–150%), which was substantially lower than that for the smaller prey species combined (mean $\pm$ SE: $151 \pm 56\%$). Specifically, capture success for sand lance averaged $181 \pm 123\%$ (range: 10–1650%) and it averaged $126 \pm 24\%$ (range: 39–425%) for capelin. Note that capture success rates superior to 100% indicate that multiple fish were caught in at least one dive of the final foraging bout.

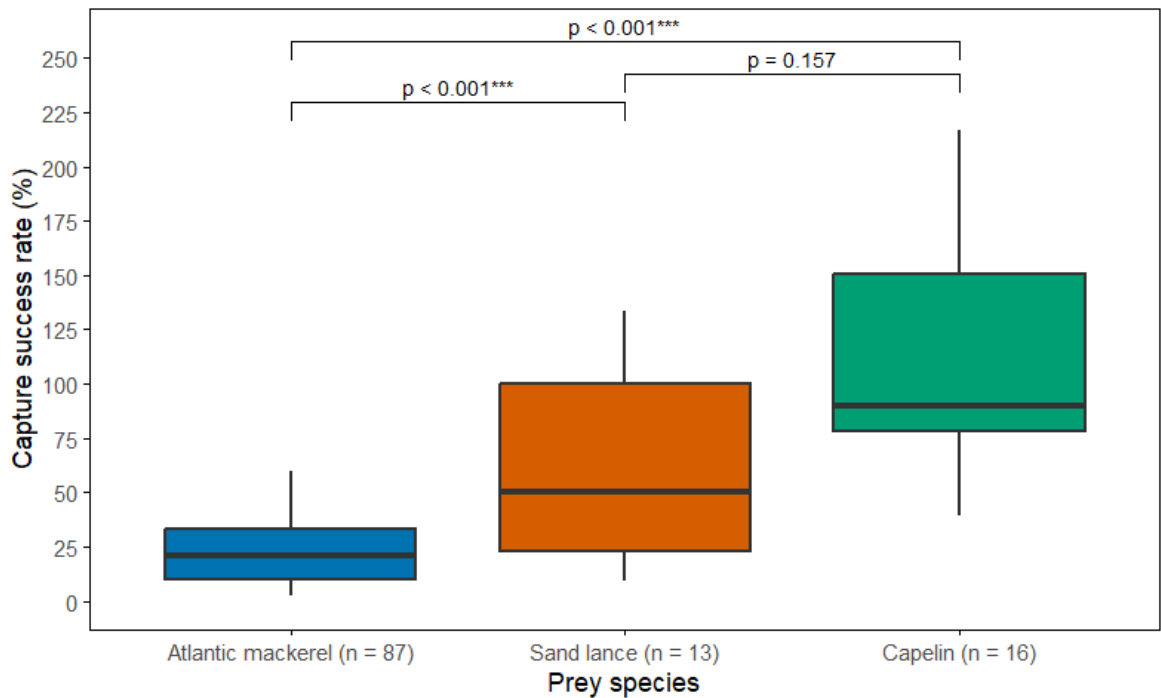


Figure 3 Prey-specific capture success rate of gannets from Bonaventure Island. Based on the final foraging bout of trips with a return interval inferior to 11 hours and when birds regurgitated a single prey species upon their recapture. Additionally, this particular analysis required available data on the number of fish regurgitated, in order to calculate the capture success rate as: (number of fish regurgitated / number of dives recorded during the final bout) $\times$ 100. Data was recorded from 72 birds between 2020 and 2024. *n*: number of final foraging bouts. The bold solid line within each box is the median, the boxes show interquartile range, and the error bars represent the 10th and 90th percentiles. Significant differences among prey species are indicated in the figure (* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$).

The relationship between the number of prey items regurgitated and the number of dives recorded during final foraging bouts was positive and varied by prey type (Figure 4). It was exclusively significant for mackerel, which presented a modest correlation. Indeed, although stronger, the correlation was not statistically significant for sand lance or capelin (Figure 4). Moreover, note that the intercept should be disregarded, as 0 dive should result in the capture of 0 fish.

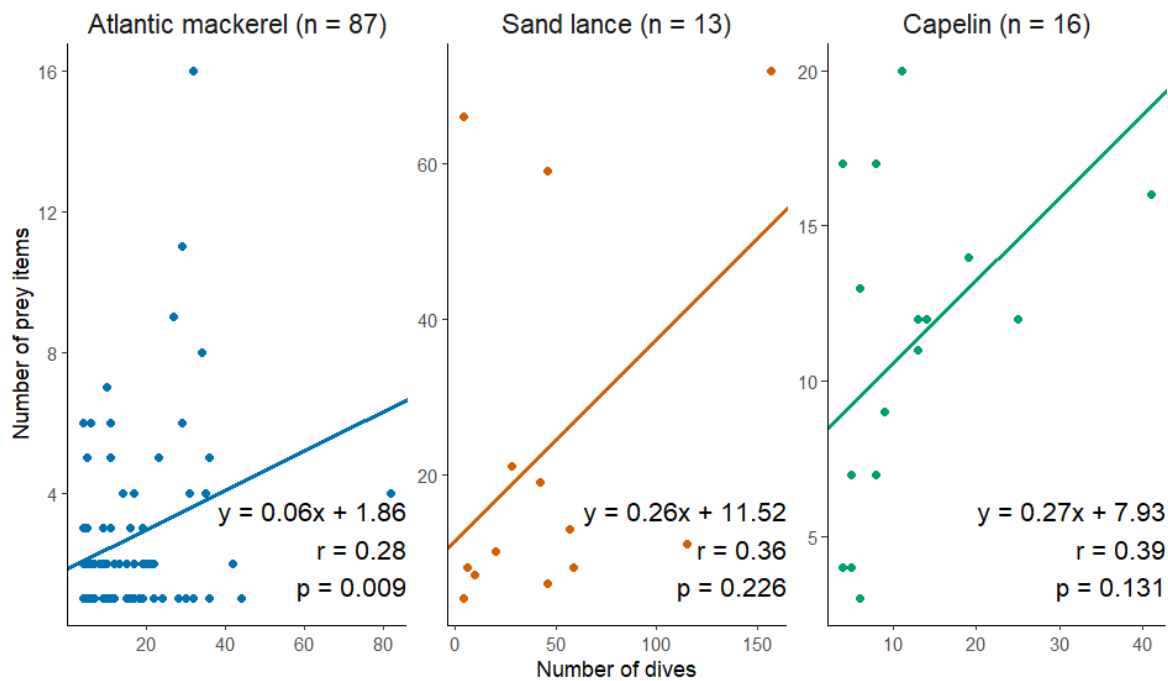


Figure 4 Prey-specific relationship between the number of prey items regurgitated (y) and the number of dives (x) during terminal foraging bouts. Legend details as in Figure 3. Model II linear regression formula, Pearson correlation coefficient (r), and p-value for each prey species are also provided in the figure.

5.5 Energy density

Energy density was dependent on prey species for both dry weight ($F_{4,55} = 34.09$, $p < 0.001$; Figure 5A) and wet weight ($F_{4,55} = 9.84$, $p < 0.001$; Figure 5B). Dry weight ED was greatest in capelin (mean $\pm$ SD: $27.04 \pm 1.52 \text{ kJ} \cdot \text{g}^{-1} \text{ DW}$), followed by mackerel

(mean $\pm$ SD: $24.35 \pm 1.77 \text{ kJ}\cdot\text{g}^{-1} \text{ DW}$). Conversely, mackerel had the highest average wet weight ED (mean $\pm$ SD: $7.47 \pm 1.20 \text{ kJ}\cdot\text{g}^{-1} \text{ WW}$). See Table A9 in Annexe VI for details (pp. 72–75).

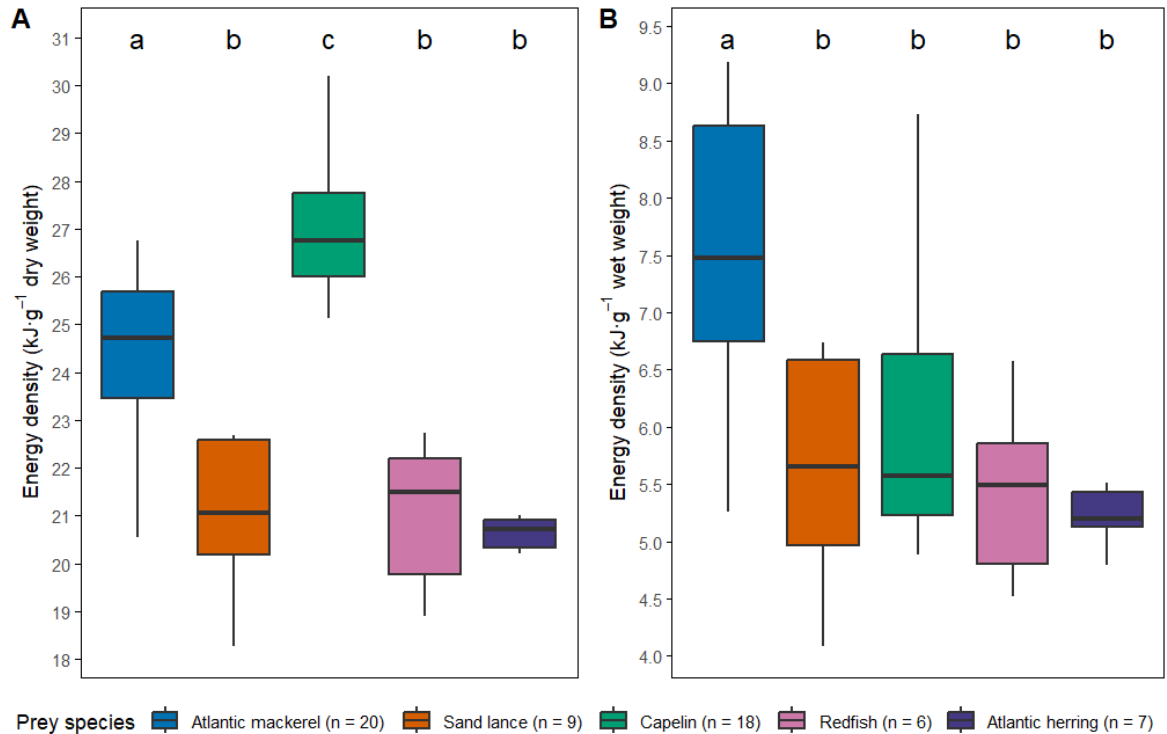


Figure 5 Prey-specific (A) dry weight and (B) wet weight energy densities. Based on 60 regurgitated fish samples. n: number of fish. For details on the interpretation of the boxplot, refer to the legend of Figure 3. Letters (a, b, c) indicate significant differences among prey species ($p < 0.05$).

5.6 Prey-specific typical meals

Among the regurgitations collected at Bonaventure Island colony between 2011 and 2024 ($n = 2,793$), most contained a single prey species (89%) and only 11% contained between two and four different prey types. Moreover, typical single-prey meal composition differed significantly between the five main prey species across all three metrics analysed (Table 4): number of prey items per meal ($F_{4,57} = 11.88$, $p < 0.001$), total mass ($F_{4,29} = 10.06$,

$p < 0.001$) and total energy content ($F_{4,34} = 21.41$, $p < 0.001$). Meals containing small prey (sand lance and capelin) were comprised of multiple prey items (mean $\pm$ SE: 8 ± 0 prey items), while those containing large prey (mackerel, redfish and herring) had less than half of that quantity on average (mean $\pm$ SE: 3 ± 0 prey items; Table 4). Moreover, mackerel-based regurgitations had the highest average mass, although not significantly different from herring ($t_{29} = 1.80$, $p = 0.394$), and the highest total energy content, which was almost double that of all other prey types combined (mean $\pm$ SE: 628.49 ± 12.02 kJ; Table 4).

For further details on the data distribution of the various parameters presented in the *Results* section, see Figures A4–A24 in Annexe VII (pp. 76–86).

Table 4 Prey-specific typical meal composition of gannets targeting the main prey species at Bonaventure Island. Based on 2,464 single-prey regurgitations collected between 2011 and 2024. The mass per fish was determined by dividing the average total mass by the average number of prey items of single-prey regurgitations. The energy content per fish was determined by dividing the average total energy content by the average number of prey items of single-prey regurgitations. Prey length ranges: a) Pelletier et al., 2025; b) Hamer et al., 2007; (c) fish used for ED determination in the present study. *n*: number of single-prey regurgitations. Significant differences: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.

	1. Atlantic mackerel (<i>n</i> = 1269)	2. Sand lance (<i>n</i> = 303)	3. Capelin (<i>n</i> = 476)	4. Redfish (<i>n</i> = 217)	5. Atlantic herring (<i>n</i> = 199)	Significant differences
Mean $\pm$ SE (range) number of prey items	3 $\pm$ 0 (1–32)	12 $\pm$ 1 (1–137)	6 $\pm$ 0 (1–29)	1 $\pm$ 0 (1–8)	2 $\pm$ 0 (1–6)	1 vs. 2*** 1 vs. 3* 2 vs. 4*** 2 vs. 5*** 3 vs. 4** 3 vs. 5**
Mean $\pm$ SE (range) total mass (g)	164 $\pm$ 3 (1–675)	101 $\pm$ 4 (1–426)	107 $\pm$ 3 (5–405)	100 $\pm$ 5 (2–396)	145 $\pm$ 7 (8–561)	1 vs. 2*** 1 vs. 3** 1 vs. 4***
Mean $\pm$ SE (range) total energy content (kJ)	1228.53 $\pm$ 23.08 (7.47–5042.25)	564.04 $\pm$ 21.51 (5.56–2368.56)	642.39 $\pm$ 17.41 (29.95–2425.95)	542.33 $\pm$ 25.48 (10.88–2154.24)	786.45 $\pm$ 37.85 (43.44–3046.23)	1 vs. 2*** 1 vs. 3*** 1 vs. 4*** 1 vs. 5***
Mass per fish (g)	54.67	8.42	17.83	100.00	72.50	–
Energy content per fish (kJ) ²	409.51	47.00	107.07	542.33	393.23	–
Prey length range (cm)	4.3–40.6 ^a	5–17 ^b	13.6–16.5 ^c	18.0–24.7 ^c	16.0–27.5 ^c	–
Prey size descriptive category	Large	Small	Small	Large	Large	–

6 DISCUSSION

While most seabirds consume a wide variety of prey (Ashmole, 1971), few studies have provided evidence that they modify their foraging behaviour when switching between different prey types. For instance, it was demonstrated that birds could adjust their diving patterns (e.g., dive duration, depth, swimming speed, profile, etc.) with respect to prey type in thick-billed murres *Uria lomvia* (Elliott et al., 2008; Brisson-Curadeau & Elliott, 2019), little penguins *Eudyptula minor* (Petrovski et al., 2023), Adélie penguins *Pygoscelis adeliae* (Ropert-Coudert et al., 2002), and great cormorants *Phalacrocorax carbo* (Cosolo et al., 2010). In order to provide further insight on this subject, the present study used animal-borne GPS and TDRs to investigate the prey-specific foraging behaviour in northern gannets. Unlike previous research that often relied on population-level trends, we were able to link their foraging strategies directly to specific prey by focusing our analyses on foraging trips for which a single prey species was regurgitated upon the bird's recapture. To our knowledge, this is notably the first time that their interactions with redfish have been studied. Furthermore, we conducted our own analysis of prey energy densities using regurgitated fish, allowing us to focus on the actual prey consumed by gannets in the Gulf of St. Lawrence (GSL). In line with previous studies (e.g., Adams & Klages, 1999; Garthe et al., 2000, 2007a, 2011; Montevecchi et al., 2009; Cansse et al., 2020; d'Entremont et al., 2022a), our results revealed that gannets employ various foraging strategies—encompassing distinct spatial patterns, diving behaviour and foraging efforts—that are tailored to the characteristics and ecology of the targeted prey species. However, as opposed to what was previously suggested by Garthe et al. (2000), we found that the dive profile alone was not a reliable indicator of the captured prey type. Here, we discuss how the diving behaviour, foraging effort and capture success rate of gannets vary in response to the distinctive features of their prey (see Figure 6 for a summary, pp. 55).

6.1 Diving strategies

Northern gannets are shallow divers that are limited to the upper layer of the water column when foraging, rarely reaching deeper than 20 m (Garthe et al., 2000; Ropert-Coudert et al., 2009). This was further supported by our findings, where dive depths overall ranged from 0.51 to 20.17 m. More specifically, the vast majority of dives were short ($95\% < 10$ s) and did not exceed 10 m (98%). These results are consistent with the plunge diving behaviour of that species (Nelson, 1978a; Ropert-Coudert et al., 2009), where speed and the element of surprise are probably crucial for a successful capture (Camphuysen, 2005). A subsequent deduction would be that all prey species that compose the diet of gannets can be found in the uppermost 10 m layer of the water column, as previously suggested by Ropert-Coudert et al. (2009). This aligns with the typical vertical distribution of most of their prey, as they can generally be found in the first 40 m (mackerel: Sette, 1950; Galbraith & Grégoire, 2015; capelin: Garthe et al., 2007b; Davoren et al., 2010; sand lance: Brêthes et al., 1992; herring: Surette, 2016). In contrast, the presence of redfish at shallow depths is surprising. Indeed, although juveniles live closer to the surface and gradually descend into the water column as they grow (Atkinson, 1984; Runge & De Lafontaine, 1996), adult redfish have a benthic lifestyle and typically live at great depths (100 to 700 m) (Templeman, 1959; Senay et al., 2021). To determine whether gannets feed on naturally accessible redfish or potential fishery discards (see definition by Garthe et al., 1996), further research is needed on the vertical distribution of adult redfish in the GSL and on the interactions of gannets with fisheries in North America.

Gannets were nonetheless able to adjust their diving behaviour when targeting different prey types, especially by altering dive depth and interval. Indeed, while dive durations were fairly similar, mackerel dives (6.32 m, 6 s) were generally deeper than sand lance (4.18 m, 5 s) and capelin (3.44 m, 7 s). This directly contrasts with previous studies linking capelin captures with deeper and longer dives as opposed to targeting other prey (Garthe et al., 2000, 2007a, 2011). Instead, we suggest that the similarities in dive duration and the differences in dive depth are the result of varying flight altitudes at which the plunge dive begins. The

vertical speed of free-falling gannets increases with the height at which the dive is initiated, resulting in a greater descent rate during the first few meters of the dive and, thus, greater depths reached (Ropert-Coudert et al., 2009; Garthe et al., 2014). Therefore, we propose that gannets initiate their dives at greater altitudes when targeting fast prey like mackerel, whereas lower heights would result in a slower descent rate and shallower depths when targeting capelin and sand lance. Nonetheless, we did not record flight altitudes in the present study and further research would thus be needed to confirm this hypothesis, especially knowing that gannets are also able to capture their prey through surface diving or scooping (Camphuysen, 2005, 2011; Ropert-Coudert et al., 2009). Furthermore, time intervals between successive dives were slightly longer when gannets captured mackerel compared to smaller prey. In fact, prey size influences handling durations for many predators (Werner & Hall, 1974; Bañbura et al., 1999; Bowen et al., 2002). Gannets may thus need longer to ingest this species given mackerel's large size, as previously observed in Australasian gannets *Morus serrator* where larger prey required longer surface handling times (Cansse et al., 2020). Additionally, they may not need to capture as many prey items to obtain an adequate meal given mackerel's size and superior energy density, thereby reducing the need for rapid repetitive diving. This was further supported by the small number of prey items and high energy content per typical mackerel meal, as well as the small number of dives per bout.

Studies on diving vertebrates (e.g., seabirds, seals, turtles, whales, etc.) frequently use time-depth profiles in order to interpret underwater behaviours, which are otherwise difficult or impossible to observe (Schreer et al., 2001; Thums et al., 2008). For seabirds, three main types of dive profiles can generally be found in the literature: V-, U- and W-shaped dives (i.e., U dives with depth oscillations). It has been suggested that dive shapes are associated with prey depths, where deeper U-shaped dives reflect benthic foraging, while shallower V-shaped dives reflect pelagic foraging (Elliott et al., 2008; Machovsky-Capuska et al., 2011). In contrast, it has also been proposed that these profiles are related to prey type. For gannets, V-shaped dives have commonly been thought to target larger and faster prey close to the surface, such as mackerel or herring, while deeper U-shaped dives were thought to target schools of small fish with slower escape speeds, such as capelin (Garthe et al., 2000, 2007a,

2011, 2014; d'Entremont et al., 2022a). However, our findings challenge the prevailing hypothesis that gannet dive profiles alone reflect the targeted prey type. Contrary to previous reports, we found that the proportion of U- and V-shaped dives within a foraging bout did not vary with prey type, and that V dives consistently dominated bouts (93%). V-shaped dives also accounted for the vast majority of all dives recorded across the entire breeding season (95%), as reported in other studies (Garthe et al., 2000, 2014, 2017; Ropert-Coudert et al., 2009; Cox et al., 2016; d'Entremont et al., 2022a, 2023). Conversely, studies that did report a greater proportion of U-shaped dives during trips targeting capelin were generally based on indirect associations of a trip to a specific prey, were conducted over a small period of time (~10 days), and had smaller samples (< 20 trips) (Garthe et al., 2000, 2007a, 2011). Nevertheless, note that a dichotomic classification of gannets' dive profiles may not be ideal, as dives did not always correspond exactly to the predicted shapes initially defined by Garthe et al. (2000). This initial categorization was notably based on TDRs that recorded depths at 4 s intervals, which could have prevented them from recording shorter V-shaped dives. In contrast, TDRs used in the present study recorded depths at 1 s intervals and allowed us to observe multiple dives with wiggles at the bottom of the depth profile (W-shaped dives), as previously noted by Ropert-Coudert et al. (2004b) in Cape gannets *Morus capensis*. Furthermore, previous research on Australasian gannets (Machovsky-Capuska et al., 2011; Cansse et al., 2020) and Cape gannets (Thiebault et al., 2016) have shown that dive profiles can impact the capture success rate and have proposed that dive shapes may also be influenced by the presence of conspecifics and other predators. Therefore, we suggest that an exhaustive review of the types of dive profiles performed by northern gannets is needed to provide further insight into this particularity of their foraging behaviour. For instance, studies on other seabirds have used alternative classifications for dive shapes, such as considering additional dive profiles (Schreer et al., 2001) and including the number of depth oscillations during W-shaped dives (Simeone & Wilson, 2003).

6.2 Foraging effort and prey capture success

Past research has shown that the foraging effort of gannets can be influenced by various factors, such as colony size (Clark et al., 2024) and environmental conditions, including seasonal and yearly variations in prey availability (d'Entremont et al., 2022a). Our findings also demonstrate that the foraging effort of northern gannets varies depending on which prey they target. This further supports the conclusion drawn for a similar species, Cape gannets, in which foraging effort was lower when birds returned with sardines rather than other prey species (Adams & Klages, 1999). On the scale of the foraging trip, we evaluated foraging effort using spatial patterns (trip duration, distance travelled and range) and within-trip diving efforts. Foraging trips when gannets returned with capelin were generally short, both in duration and distance travelled, and covered smaller ranges, although these variables were only significantly different from redfish trips. Moreover, the range of the final foraging bout and the distance travelled to return to the colony afterwards were shortest when gannets targeted capelin. Together, the findings support that gannets capture this species closer to the colony compared to other prey. This aligns with previous reports of gannets foraging on capelin close to the colony, towards inshore, coastal, and shallow waters, often at or near key spawning sites (Garthe et al., 2007b, 2011; Montevecchi et al., 2009; d'Entremont et al., 2022a). Note that capelin often comprise a large part of the diet of gannets during incubation and early chick-rearing, which coincides with capelin's spawning period (Montevecchi & Porter, 1980), and that most capelin trips from this study were recorded during this period. In contrast, we found that foraging effort was highest when gannets returned with sand lance. Indeed, foraging trips were long and birds travelled great distances, although both variables did not significantly differ from targeting other prey types. Within-trip diving efforts were also significantly greater when gannets captured sand lance. In fact, these trips contained the highest average number of bouts and dives, as well as the most dives per day. Finally, although gannets returning with redfish undertook foraging trips with the longest duration and greatest distance travelled, within-trip diving efforts were the lowest. These trips recorded the fewest dives per day and per trip, as well as the fewest foraging bouts per day.

Additionally, it was during foraging trips when redfish was captured that gannets performed the most opportunistic dives, more than half of all dives. Overall, these findings suggest that, unlike other prey species, redfish are captured during isolated opportunistic dives rather than during foraging bouts. While the energy content of a typical redfish meal was moderate and similar to other species (except mackerel), they may potentially serve as a low effort prey (i.e., easy to capture) to feed their young after a long and energy demanding self-provisioning trip. Note, however, that the bird may have consumed other prey types prior to the final bout, making whole-trip characteristics difficult to associate with targeting the prey regurgitated at the colony. Nonetheless, excluding trips without single-prey regurgitations upon recapture of instrumented birds limits this potential oversight and distinguishes our study from previous work that did not differentiate between trips with and without prey landings.

Furthermore, we assessed foraging effort on the scale of the foraging bout through the bout duration and the number of dives per bout. Once again, we found that foraging effort was greater for gannets capturing sand lance, as bouts were long and counted considerably more dives than for birds targeting other prey types. In contrast, the foraging effort was lowest when capelin was targeted, as bouts counted few dives and were significantly shorter. Although the average number of prey items per typical meal did not vary significantly between the two species, sand lance are slightly smaller fish and meals containing this species thus generally contained more prey items. Therefore, targeting sand lance would require higher diving effort to obtain an adequate meal, especially considering the similar capture success rate for both of these small prey. Indeed, despite the differences in effort invested in their capture, our findings show that the resulting meals for sand lance and capelin were similar, as typical regurgitations contained multiple fish and the energy content per meal did not differ. In contrast, despite the moderate foraging effort invested in their capture (long bouts but few dives), bouts targeting mackerel resulted in the highest energy content among typical single-prey meals. This was most likely due to their large size and the fact that it was the most energy-rich prey consumed by gannets in terms of wet weight energy density, aligning with the findings of Montevocchi et al. (1984). Moreover, note that gannets tend to increase their foraging effort during periods of reduced prey availability in order to cope with

the high energetic demands of the chick-rearing period (Hamer et al., 2007; Montevecchi et al., 2009; Angel et al., 2015; Warwick-Evans et al., 2016; d'Entremont et al., 2022a). On that account, we suggest that gannets from Bonaventure Island may potentially exploit sand lance when prey requiring less effort, like mackerel and capelin, are less available.

Finally, the present study revealed that the capture success rate for northern gannets is influenced by the type of prey targeted. The estimates superior to 100% for small prey (sand lance and capelin) suggest that prey capture is almost assured once the bird dives and that several fish are captured per dive, as documented in Australasian gannets feeding on pilchard *Sardinops neopilchardus* (Machovsky-Capuska et al., 2011). Furthermore, these high capture success rates also suggest that these species are easier to capture than mackerel. This is most likely due to differences in swimming speeds, as mackerel are faster and can reach burst speeds of up to $5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ (Wardle & He, 1988). In fact, the capture rate of 26% indicates that gannets would need approximately four short and rapid dives to successfully capture mackerel. This aligns with the conclusions drawn by Garthe et al. (2014), who suggested that investing in a new dive would be the most efficient method for gannets to target mackerel, rather than pursuing their prey underwater in case of failure. However, note that capture success estimates measured using prey return and diving effort in the present study are bold, as the relationship between the number of fish regurgitated and the number of dives recorded during the final bout was only statistically significant for mackerel. Therefore, some limitations must be considered when interpreting the results. For instance, the prey regurgitated may not reflect the total number of fish captured during the final bout. Some prey could already have been digested (Barrett et al., 2007) or may have been fed to the chick before we were able to capture the adult, as observed in the field. It is also possible that the bird simply did not regurgitate the entirety of the ingested prey, and that some food items might be easier to regurgitate than others (Barrett et al., 2007). Nonetheless, the capture success rate for mackerel in the present study was similar to the estimates obtained using animal-borne cameras for Cape gannets (average 28%, range 13–75%; Thiebault et al., 2016). Our results did, however, differ from capture success rates reported for Australasian gannets (55–66% from Wells et al., 2016; 43%–95% from Machovsky-Capuska et al., 2011).

7 CONCLUSION

Knowledge on predator-prey relationships in seabirds, especially in those that are considered valuable bioindicators of fish stocks and oceanic conditions, is vital to contribute to the long-term conservation of these species and their ecosystems (Croxall et al., 2012; Lewison et al., 2012). The present study revealed that northern gannets are able to adjust their foraging behaviour in response to prey type, thereby reiterating their role as key indicators of their prey's distribution in the water column and their spatial distribution. This behavioural flexibility is crucial for these seabirds to cope with a dynamic pelagic environment, especially in the current context of environmental changes accelerated by anthropogenic activities (Gissi et al., 2021). Furthermore, the diet of gannets can vary throughout the breeding season, as well as interannually and between colonies, thus indirectly reflecting the local fish communities (Montevecchi & Porter, 1980; Garthe et al., 2007a; Guillemette et al., 2018). Future research should, therefore, explore the differences in prey profitability to better understand prey selection in northern gannets (see Annexe VIII for preliminary analyses, pp. 87–89). Such studies could, among other things, refine predictions about how this marine predator adjusts to and is affected by changes in prey abundance.

8 ACKNOWLEDGEMENTS

The present work was part of Léa Desjardins's Master's thesis. We sincerely thank all research assistants from 2011 to 2024 for their help and invaluable efforts throughout the extensive field work. Thanks to Jimmy Enfru for collecting data in 2024 and for our valuable discussions on this project. Thanks to Parc national de l'Île-Bonaventure-et-du-Rocher-Percé and its staff for their collaboration. We are also grateful to Steeven Ouellet and Jonathan Coudé for their guidance and support during the lab analyses. Thanks to Emmy Trahan and Audréane Boulanger-Ouellet, students from Cégep de Rimouski, for their help in locating fish samples used in the energy density determination. Finally, we extend our thanks to David

Deslauriers (UQAR and Institut des Sciences de la Mer de Rimouski) for giving us access to his laboratory for fish drying.

This work was funded by the following grants accorded to Magella Guillemette. The Ecosystems and Oceans Science Contribution Framework program from the Department of Fisheries and Oceans (DFO) Canada, the Discovery and Equipment grants from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) and finally, the Odyssée Saint-Laurent financial program from Réseau Québec Maritime (RQM).

Declaration on AI use: ChatGPT was used to assist with code writing and debugging R scripts.

CONCLUSION GÉNÉRALE

1 RETOUR SUR LE CONTEXTE, L'ORIGINALITÉ DE L'ÉTUDE ET L'OBJECTIF

1.1 Contexte et originalité de l'étude

Les écosystèmes marins sont des environnements dynamiques, autant sur un plan spatial que temporel. Toutefois, les conditions océaniques peuvent être grandement altérées par les changements climatiques et les activités anthropiques (Halpern et al., 2008; Hoegh-Guldberg & Bruno, 2010; Gissi et al., 2021). Il est donc primordial d'approfondir notre compréhension des mécanismes sous-jacents aux variations observées dans les comportements de quête alimentaire de grands prédateurs marins (mammifères marins, oiseaux marins, tortues, requins, etc.), considérant que certains peuvent servir de bioindicateurs clés de la santé de leur écosystème (Furness & Camphuysen, 1997; Cossaboon et al., 2019; Lowther et al., 2020; Bachmann et al., 2025).

Bien que certaines espèces aient un régime alimentaire très spécialisé et se nourrissent presque exclusivement d'un seul type de proie (ex. : les koalas *Phascolarctos cinereus* se nourrissent principalement de feuilles d'eucalyptus; Moore & Foley, 2000), l'alimentation de la plupart des animaux repose sur une diversité de ressources alimentaires (Loxdale & Harvey, 2023; Gamboa et al., 2025). Ainsi, face aux variations saisonnières et annuelles de la disponibilité de leurs proies, la plupart des prédateurs peuvent notamment varier leur régime alimentaire (ex. : Gulka et al., 2017; Lowry et al., 2022; Davoren, 2024; Lovell et al., 2024) et, par conséquent, ajuster leur comportement de quête alimentaire pour capturer différents types de proies. Par exemple, le type de proie influence la vitesse de nage, le temps de manipulation de la proie et le succès de capture chez le phoque commun *Phoca vitulina* (Bowen et al., 2002). Cependant, les travaux portant sur les stratégies de quête alimentaire

en fonction des proies chez les oiseaux marins sont limités. Ceci est notamment dû aux difficultés méthodologiques liées à l'étude de leur comportement en haute mer, en particulier lorsqu'il s'agit d'évaluer les proies ingérées et le moment où ils les capturent sans observations directes. Néanmoins, certaines études ont apporté des preuves que les oiseaux marins peuvent ajuster leurs stratégies de quête alimentaire selon le type de proie. Par exemple, Ropert-Coudert et al. (2002) ont prouvé que les manchots Adélie peuvent varier leur vitesse de nage durant les phases de descente ou d'ascension d'une plongée lorsqu'ils s'alimentent de différentes proies. Elliot et al. (2008) ont démontré que les guillemots de Brünnich ajustaient leurs plongées (profondeur, durée, vitesse de descente, profil et durée des pauses de surface) et déplacements (distance à la colonie et durée de retour à partir de la dernière plongée du voyage) en fonction du type de proie capturé. Chez le grand cormoran, Cosolo et al. (2010) ont trouvé que la proie influençait la durée des plongées et la durée des pauses de surface, ainsi que le succès de capture. Enfin, la durée de poursuite, la durée de manipulation de la proie et le succès de capture peuvent également différer dépendamment du type de proie ciblé chez le manchot pygmée (Petrovski et al., 2023). Ici, nous avons utilisé le fou de Bassan comme modèle d'étude afin d'approfondir nos connaissances sur comment le comportement de quête alimentaire peut varier selon différentes espèces de proies.

L'étude du comportement de quête alimentaire des fous de Bassan a connu un fort intérêt au cours des vingt dernières années (ex. : Garthe et al., 2000; Hamer et al., 2007; Montevecchi et al., 2009; Garthe et al., 2011; Warwick-Evans et al., 2016; d'Entremont et al., 2023). Toutefois, bien que plusieurs aspects fondamentaux de ce comportement aient déjà été documentés, la plupart des études qui lient les déplacements et les comportements de plongée à des proies spécifiques se basent souvent sur des inférences indirectes. Notamment, plusieurs études relient des comportements au régime alimentaire global de la colonie plutôt qu'à celui des oiseaux instrumentés (ex. : Garthe et al., 2007a, 2011, 2014; Montevecchi et al., 2009; d'Entremont et al., 2022a) ou relient des proies à la totalité des plongées d'un voyage de pêche (ex. : Garthe et al., 2000, 2007a, 2014; Davoren et al., 2010; d'Entremont et al., 2022a) (voir l'impact de l'échelle d'évaluation du comportement de plongée sur les résultats à l'Annexe IX, p. 90–91). Notre étude se distingue ainsi par son approche plus

directe. En effet, seuls les voyages où l’oiseau instrumenté a régurgité une seule espèce de proie lors de sa recapture ont été conservés et l’analyse des plongées s’est particulièrement concentrée sur la dernière séance d’alimentation, étant la plus probable d’être directement associée à la capture des proies rapportées à la colonie. D’ailleurs, l’effort d’échantillonnage, étendu sur une période de cinq ans dans le cadre du suivi annuel de la colonie de l’Île Bonaventure, a permis d’obtenir un jeu de données assez grand pour comparer de manière précise les variations du comportement spécifiques aux différentes proies. Il est également intéressant de noter qu’à notre connaissance, cette étude décrit pour la première fois les interactions entre les fous de Bassan et le sébaste. Enfin, notre étude se démarque aussi au niveau de la comparaison du contenu énergétique des proies. En effet, plutôt que d’utiliser des valeurs rapportées dans la littérature, nous avons réalisé nos propres mesures de densités énergétiques à partir de régurgitations récoltées à la colonie, permettant ainsi de se concentrer sur les proies réellement mangées par les fous de l’Île Bonaventure.

1.2 Objectif

Cette étude avait pour but d’approfondir notre compréhension du comportement de quête alimentaire des fous de Bassan de l’Île Bonaventure. Ce site est facilement accessible et bien que le régime alimentaire de cette colonie varie annuellement et au cours de la saison de reproduction, il est typiquement composé de cinq principales espèces de poissons (maquereau bleu, lançon, capelan, sébaste et hareng de l’Atlantique). Ces caractéristiques font de l’Île Bonaventure un site d’étude idéal pour répondre à l’objectif principal de ce projet : comparer les stratégies de quête alimentaire des fous de Bassan en fonction de la proie. Nous nous sommes particulièrement intéressés aux variations observées dans les déplacements en mer, le comportement de plongée, l’effort alimentaire, le taux de succès de capture, la densité énergétique des proies et la composition des repas contenant une seule espèce de proie.

2 RÉSULTATS SAILLANTS

Les résultats de cette étude ont permis de mettre en évidence que les fous de Bassan ajustent leur comportement de quête alimentaire en fonction de la proie qu'ils ciblent, reflétant ainsi les caractéristiques (taille, densité énergétique, vitesse de nage) et l'écologie (habitat, comportement, reproduction) propres à chaque proie. En effet, le type de proie influençait la grande majorité des variables étudiées (voir le résumé des principales différences entre espèces à la Figure 6).

Certains de nos résultats s'alignent avec ce qui a déjà été rapporté dans la littérature. Par exemple, nos résultats pour les déplacements lors des voyages de capelan (courtes durée, distance parcourue et étendue) concordent notamment avec ceux d'études antérieures qui ont démontré que lorsque les fous s'alimentent de capelan, ils ne s'éloignent généralement pas beaucoup de la colonie (Garthe et al., 2007b, 2011; Montevecchi et al., 2009; d'Entremont et al., 2022a). De plus, nos résultats concernant le taux de succès de capture s'alignent avec les conclusions de travaux passés suggérant que le maquereau, une proie plus grande et plus rapide (Wardle & He, 1988), est plus difficile à capturer que des proies plus petites, comme le lançon et le capelan (Garthe et al., 2000, 2014; Ropert-Coudert et al., 2009). En effet, le taux de succès de capture était de 26% lorsque du maquereau était capturé, tandis qu'il était supérieur à 100% lorsque de petites proies étaient ciblées. D'ailleurs, les taux élevés pour le lançon et le capelan suggèrent que plusieurs poissons étaient capturés au cours d'au moins une plongée lors de la séance d'alimentation, tel qu'observé chez le fou Austral (Machovsky-Capuska et al., 2011). Enfin, à l'instar de Montevecchi et al. (1984), nous avons également déterminé que le maquereau était la proie la plus riche en termes de densité énergétique par unité de masse humide.

En outre, notre étude remet également en cause une hypothèse largement répandue dans la littérature, selon laquelle le profil de plongée à lui seul permettait de distinguer le type de proie ciblé. Garthe et al. (2000) ont en effet proposé que les plongées en V, rapides et plus en surface, soient associées à de grandes proies telles que le maquereau ou le hareng, tandis

que les plongées en U, plus longues et plus profondes, seraient liées à de petites proies comme le capelan. Or, nos résultats démontrent que les capelans étaient généralement capturés plus en surface que les maquereaux, et que les proportions de plongées en U et en V lors d'une séance d'alimentation n'étaient pas influencées par le type de proie. En effet, les plongées en V dominaient constamment (93%). De plus, la grande majorité de l'ensemble des plongées enregistrées dans cette étude était des plongées en V (95%), courtes (95% < 10 s) et peu profondes (98% < 10 m). Ces résultats concordent avec la principale technique de plongée des fous, les plongées en piqué depuis les airs (*plunge diving*; Nelson, 1978a; Ropert-Coudert et al., 2009), où la vitesse et l'élément de surprise sont probablement essentiels au succès de capture (Camphuysen, 2005).

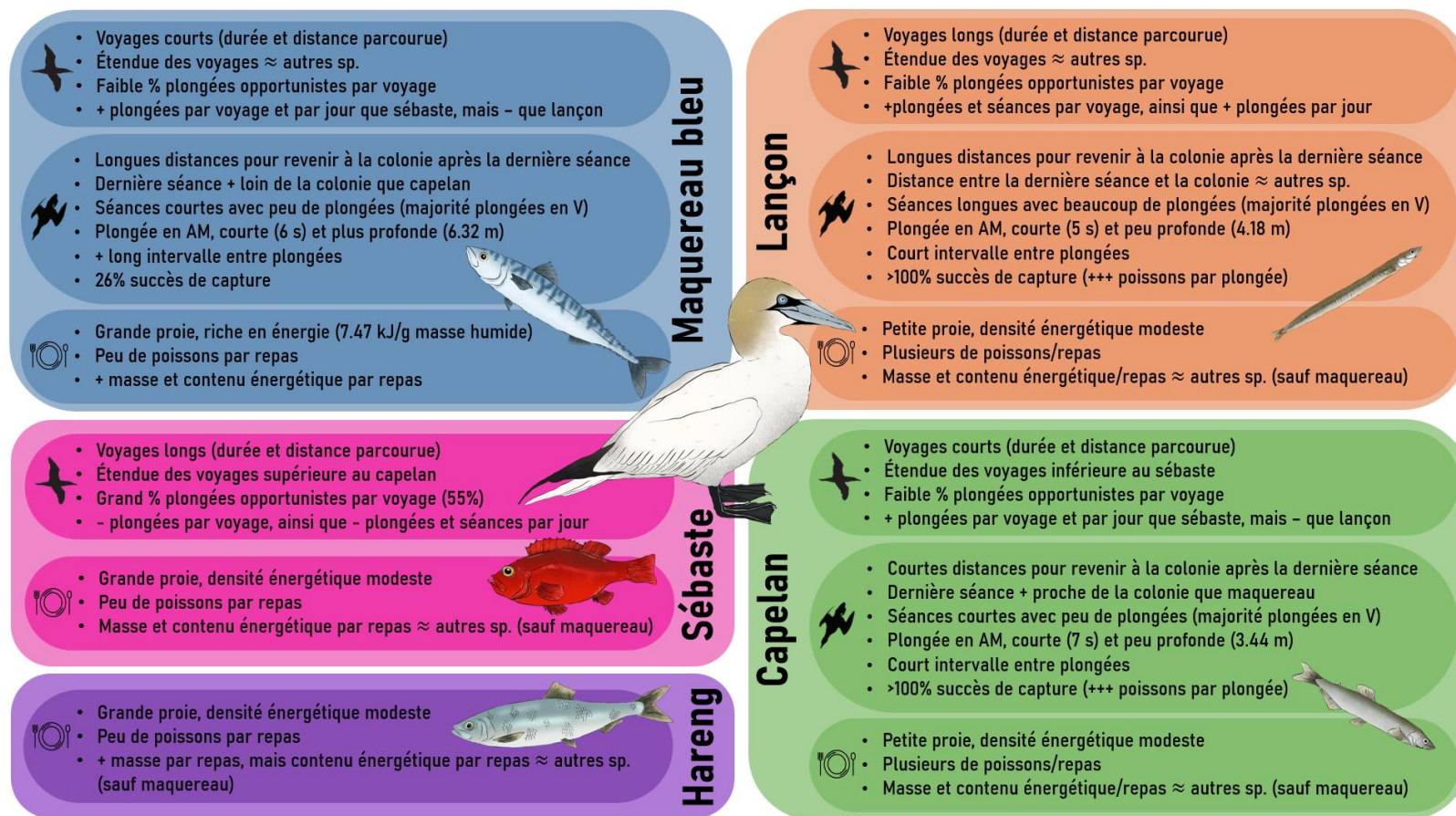


Figure 6. Sommaire des principales différences observées dans le comportement de quête alimentaire des fous de Bassan selon la proie ciblée (crédit illustrations : Léa Desjardins). Les symboles représentent les caractéristiques : (fou en vol) des voyages de pêche; (fou qui plonge) des séances d'alimentation, des plongées et du succès de capture; (assiette) des proies et des repas monospécifiques. À noter qu'en raison d'un faible échantillon, nous n'avons pas analysé les caractéristiques des séances d'alimentation, des plongées et du succès de capture pour le sébaste et le hareng (voir *Statistical analyses* dans *Materials and Methods*). Pour la même raison, nous n'avons également pas analysé les caractéristiques des voyages de pêche du hareng.

3 LIMITES DE L'ÉTUDE

Mis à part les limites mentionnées dans l'article (paramètres évalués à l'échelle du voyage de pêche et estimation du succès de capture), certaines contraintes supplémentaires doivent être prises en compte lors de l'interprétation des résultats de cette étude. Au niveau des analyses statistiques, il faut reconnaître les disparités observées dans les tailles d'échantillons spécifiques à chaque proie. En effet, puisque le maquereau est la proie la plus fréquente dans le régime alimentaire des fous à l'Île Bonaventure (Guillemette et al., 2018), nous avons beaucoup plus de données associées à la capture de ce dernier qu'à celle d'autres proies. Nous avons toutefois tenté de limiter l'impact potentiel de faibles échantillons sur l'interprétation des résultats en retirant le hareng et le sébaste de certaines analyses (voir *Materials and Methods*). Il aurait également été intéressant de réaliser une analyse discriminante afin de distinguer davantage le comportement des fous de Bassan en fonction des différentes espèces de proies. Toutefois, ceci aurait nécessité des échantillons similaires entre chaque groupe, des échantillons plus importants pour les espèces autres que le maquereau, ainsi qu'aucune donnée manquante pour toutes les variables. Nous avons donc privilégié la réalisation de multiples modèles linéaires mixtes analysant une variable à la fois.

En outre, considérant l'échantillon restreint de poissons complets peu ou pas digérés retrouvés dans les régurgitations de fous de Bassan, nous n'avons pas considéré la variation de la densité énergétique en fonction de la taille, du sexe, de l'âge ou du stade de reproduction du poisson, pouvant influencer les estimations de cette dernière (voir certains exemples dans Tableau A9 de l'Annexe VI, pp. 72–75). Nous avons néanmoins testé l'impact de la taille sur la densité énergétique chez le maquereau et n'avons pas constaté d'effet significatif (voir Figure A27 en Annexe X pour des détails, p. 92). Des études ultérieures sur la densité énergétique des proies et sur la profitabilité de celles-ci pourraient se focaliser d'abord sur l'identification des tailles de poissons consommées par les fous (Pelletier et al., 2025). À partir de ces tailles, la détermination du contenu énergétique des proies pourrait être précisée en analysant des poissons provenant de relevés de pêches réalisés durant la période de reproduction des fous.

De plus, certains facteurs alternatifs n'ont pas été considérés dans cette étude. Notamment, les « *central-place foragers* » sont limités à s'alimenter à partir d'un point fixe pour répondre à leurs propres besoins énergétiques ainsi qu'à ceux de leur progéniture durant la saison de reproduction (Orians & Pearson, 1979). Afin d'y parvenir, une solution commune chez les oiseaux marins, dont plusieurs Sulidés (ex. : Besel et al., 2018; Botha & Pistorius, 2018), est d'adopter une stratégie double de quête alimentaire (*dual foraging* ; voir la revue de littérature de Phillips et al., 2023). Cette stratégie consiste pour les oiseaux à alterner entre de courts et de longs voyages de pêche (en termes de durée ou de distance parcourue), liés respectivement à l'approvisionnement du poussin ou à leur propre ravitaillement (Weimerskirch et al., 1994). Les voyages courts permettent aux adultes de nourrir leur poussin fréquemment sans avoir à s'éloigner de la colonie, tandis que les voyages longs leur permettent de s'alimenter avec l'objectif principal de maintenir leur propre condition corporelle. En fonction de s'ils cherchent acquérir des ressources alimentaires pour leur poussin ou pour leur propre bénéfice, les oiseaux marins peuvent également varier leur régime alimentaire (ex. : Davoren & Burger, 1999; Botha & Pistorius, 2018; d'Entremont et al., 2022a). Compte tenu de l'influence potentielle du stade reproductif sur le comportement de quête alimentaire, les études futures sur ce comportement en fonction de la proie chez les oiseaux marins pourraient être approfondies davantage en comparant des adultes avec un nid vide (pas de ponte ou échec à la reproduction), ceux qui incubent et ceux qui élèvent un poussin. D'ailleurs, notre étude n'a également pas considéré les effets potentiels du sexe. Chez le fou de Bassan, une espèce monomorphique, le sexe peut avoir une légère influence sur le comportement de quête alimentaire, notamment au niveau des aires de pêche, du budget temps et des plongées (Lewis et al., 2002; Stauss et al., 2012; Martigny et al., données non publiées). Toutefois, les différences entre les femelles et les mâles pourraient également être liées à un régime alimentaire différent. Par conséquent, les variations du comportement de quête alimentaire seraient plutôt le résultat de comportements spécifiques à la capture de différentes proies.

4 PERSPECTIVES DE RECHERCHE

L'étude du comportement de quête alimentaire des fous de Bassan reste à être améliorée à différents niveaux. Notamment, bien que nos résultats suggèrent que ces oiseaux marins différencient leurs aires d'alimentation en fonction de la proie (ex. : étendues plus courtes pour les voyages de pêche ciblant du capelan), une étude identifiant les zones spécifiques à la capture de différentes proies permettrait de valider cette supposition. d'Entremont et al. (2023) ont d'ailleurs réalisé une étude avec l'objectif de différencier les aires de pêche des fous liées au capelan à celles liées au maquereau. Or, leur approche était principalement axée sur l'identification de zones de pêches avec des profils de plongées différents (U vs. V). Puisque les profils de plongées ne reflétaient pas le type de proie dans notre étude, nous proposons qu'une méthode plus précise devrait inclure seulement les données GPS de voyages avec une régurgitation monospécifique et même, si possible, d'identifier les localisations associées à la dernière séance d'alimentation de l'oiseau. La détermination des aires d'alimentation des fous de Bassan dans le GSL contribuerait non seulement à raffiner nos connaissances de leur domaine vital et de l'habitat occupé par leurs proies, mais également à diriger les efforts de conservation à travers l'identification de zones marines de grande importance écologique (Thaxter et al., 2012; Cox et al., 2016).

De plus, les fous de Bassan s'alimentent d'un large éventail de maquereaux de tailles et d'âges variés. Ils ont tendance à exploiter des maquereaux plus grands et plus âgés au début de la saison de reproduction, avant de passer à des maquereaux plus petits et plus jeunes vers la fin de l'élevage des poussins (Khamassi et al., 2020; Pelletier et al., 2025). Les maquereaux bleus se tiennent d'ailleurs généralement en bancs de poissons de tailles similaires (Sette, 1950). Dans ce contexte, des études ultérieures pourraient s'intéresser aux potentielles variations du comportement de quête alimentaire des fous en fonction de l'âge des maquereaux. De même que pour des proies d'espèces différentes, l'identification des aires de pêche reliées aux différents groupes d'âge de maquereaux serait pertinente.

Notre étude documente également pour la première fois les interactions des fous de Bassan avec le sébaste, une proie observée dans le régime alimentaire des fous de l'Île Bonaventure depuis 2015 (M. Guillemette, données non publiées). Cette espèce est depuis devenue une proie importante dans leur régime, représentant 42% des proies régurgitées en 2020 (M. Guillemette, données non publiées), ce qui coïncide notamment avec la récente hausse d'abondance du sébaste dans le GSL (Senay et al., 2021; Cadigan et al., 2022). Néanmoins, certains questionnements restent à être élucidés quant aux interactions entre les fous et les sébastes. En effet, nos résultats de plongées semblent indiquer que les sébastes peuvent être retrouvés dans les 10 premiers mètres de la colonne d'eau, puisque la majorité des plongées des fous (98%) ne dépassaient pas cette profondeur. Or, bien que les larves et les juvéniles vivent plus en surface et descendent graduellement dans la colonne d'eau au cours de leur croissance (Atkinson, 1984; Runge & De Lafontaine, 1996), les sébastes adultes ont un mode de vie benthique et vivent à de très grandes profondeurs (100 à 700 m; Templeman, 1959; Senay et al., 2021). Il serait possible, dans un premier cas, que les fous exploitent des sébastes naturellement disponibles. Ces derniers pourraient potentiellement être retrouvés dans des zones marines peu profondes, permettant ainsi une distribution verticale de cette proie qui serait accessible aux fous. Les résultats rapportés par Senay et al. (2021, pp. 104–106) indiquent d'ailleurs que quelques sébastes ont été retrouvés à des profondeurs inférieures à 100 m au cours du suivi mené en 2019 par Pêche et Océans Canada (MPO) dans le GSL. Une hypothèse alternative serait que les fous s'alimentent de sébastes adultes provenant de rejets de pêche. Suivant la définition de Garthe et al. (1996), ces derniers sont des poissons qui sont capturés par les pêcheurs et qui sont ensuite rejetés à la mer parce qu'ils sont trop petits pour être exploités commercialement, n'atteignent pas la taille minimale officielle pour être pêchés (22 cm pour le sébaste; voir le « Protocole de fermeture attribuable aux poissons de petite taille et aux prises accessoires » du MPO), appartiennent à une espèce pour laquelle il n'existe aucune demande (prise accessoire) ou ont été capturés au-delà du quota de pêche. Toutefois, bien que de nombreuses études en Europe aient documenté les interactions entre les fous et les pêcheries (Garthe et al., 1996; Votier et al., 2010, 2013; Clark et al., 2020), ce n'est pas le cas en Amérique du Nord. Afin de déterminer

la source des sébastes dans le régime alimentaire des fous de Bassan du GSL, des études futures devraient s'intéresser aux classes d'âges consommés par les fous, aux caractéristiques bathymétriques des zones de pêches associées au sébaste et aux interactions des fous avec les rejets de pêche.

ANNEXE I : SOMMAIRE DES CONSIGNATEURS DE DONNÉES DÉPLOYÉS (TABLEAU A1)

Tableau A1 Sommaire du nombre de consigneurs de données déployés sur des fous de Bassan adultes à l'Île Bonaventure de 2020 à 2024. GPS + TDR : déploiements combinés d'un GPS et d'un TDR sur le même individu. En 2020, certains individus ont seulement été équipés d'un GPS, tandis qu'en 2023, d'autres étaient équipés d'un GPS et de deux TDR (un sur la patte et un sur la queue pour tester l'effet du positionnement de l'appareil sur les paramètres de plongées enregistrés). Sexe : nombre d'oiseaux distincts qui ont été instrumentés. Certains individus ont été instrumentés au cours de plusieurs années de suivi, mais également à multiples reprises durant une même saison de reproduction. Par conséquent, les sommes d'appareils déployés et d'individus peuvent différer. De plus, les sommes par sexe représentent des individus distincts et peuvent ainsi différer des totaux cumulatifs des années.

	2020	2021	2022	2023	2024	Total
Modèle de GPS						
i-gotU GT-120	68	80	92	112	106	458
CatLog Gen 2	21	33	30	0	0	84
Axy-Trek	0	0	7	2	0	9
Total	89	113	129	114	106	551
Modèle de TDR						
Axy4-Depth (sur la patte)	64	67	128	60	36	355
Axy4-Depth (sur la queue)	0	0	0	63	55	118
Axy-Trek	0	0	1	2	0	3
Axy5	0	0	0	0	15	15
LAT1800S	0	46	0	0	0	46
Total	64	113	129	125	106	537
GPS + TDR	64	113	129	114	106	526
Sexe						
Femelle	28	39	32	36	32	75
Mâle	29	37	31	35	26	74
Sexe indéterminé	0	0	0	18	23	35
Total	57	76	63	89	81	184

ANNEXE II : INFLUENCE DU POSITIONNEMENT DU CONSIGNATEUR DE PLONGÉES SUR LES PARAMÈTRES DE PLONGÉES ENREGISTRÉS (TABLEAUX A2–A3)

Nous avons examiné les différences entre les données enregistrées par les consigneurs de plongées Axy4-Depth posés sur la patte et ceux posés sur la queue. Ces analyses ont pu être réalisées grâce à 10 déploiements simultanés de deux TDRs sur 10 individus en 2023. Bien que les différences entre le nombre de plongées enregistrées et les paramètres de plongées étaient majoritairement mineures selon le positionnement de l'appareil (Tableaux A2 et A3), nous nous sommes assurés de mettre l'appareil comme facteur aléatoire dans nos analyses statistiques (voir *Materials and Methods*).

Tableau A2 Résultats des tests de McNemar comparant le nombre de plongées enregistrées par des TDRs déployés simultanément sur la patte (A) et sur la queue (B) d'un même oiseau. Plongées: nombre de plongées enregistrées par le TDR sur la patte (A) ou sur la queue (B). Plongées uniques: nombre de plongées uniquement enregistrées par le TDR sur la patte (A) ou sur la queue (B). Plongées appariées: nombre de plongées enregistrées par les deux TDRs. Les plongées étaient considérées appariées (c.-à-d. qu'il s'agit de la même plongée enregistrée par le TDR A et B) si le décalage entre le début de la plongée des deux appareils était égal ou inférieur à 10 secondes. Test de McNemar : $p < 0.05$ indique que le nombre de plongées enregistrées varie significativement selon le positionnement du TDR.

Combo TDRs	Plongées A	Plongées B	Plongées uniques A	Plongées uniques B	Plongées appariées	Test de McNemar
1A vs. 1B	257	252	5	0	252	$\chi^2 = 3.20$, $p = 0.074$
2A vs. 2B	141	136	8	3	133	$\chi^2 = 1.45$, $p = 0.228$
6A vs. 7B	378	363	17	2	361	$\chi^2 = 10.32$, $p = 0.001$
7A vs. 6B	115	87	29	1	86	$\chi^2 = 24.30$, $p < 0.001$
8A vs. 8B	159	159	50	50	109	$\chi^2 = 0.00$, $p = 1.000$
9A vs. 9B	118	112	8	2	110	$\chi^2 = 2.50$, $p = 0.114$
10A vs. 10B	138	135	4	1	134	$\chi^2 = 0.80$, $p = 0.371$

11A vs. 11B	386	377	13	4	373	$\chi^2 = 3.76$, p = 0.052
12A vs. 12B	202	199	162	159	40	$\chi^2 = 0.01$, p = 0.911
13A vs. 13B	151	150	1	0	150	$\chi^2 = 0.00$, p = 1.000

Tableau A3 Résultats des tests de Wilcoxon comparant les paramètres de plongées enregistrés par des TDRs déployés simultanément sur la patte (A) et sur la queue (B) d'un même oiseau. Les variables ont uniquement été calculées pour les plongées appariées (voir définition dans la légende du Tableau A2), dont le nombre est indiqué entre parenthèses pour chaque combinaison d'appareils (*n*). Valeur p : résultat du test de Wilcoxon pour données appariées.

Paramètre de plongée	Moyenne A	Moyenne B	Différence moyenne absolue	Médiane A	Médiane B	Différence médiane absolue	Valeur p
1A vs. 1B (n = 252)							
Profondeur (m)	6.71	6.58	0.14	7.84	7.68	0.09	< 0.001
Durée (s)	6.49	6.58	0.19	7.00	7.00	0.00	0.001
Temps entre plongées (s)	1072.27	1100.55	28.57	115.00	115.00	0.00	0.074
Temps de fond (s)	1.48	1.41	0.45	1.00	1.00	0.00	0.549
2A vs. 2B (n = 133)							
Profondeur (m)	2.21	2.10	0.17	1.70	1.46	0.11	< 0.001
Durée (s)	2.89	2.89	0.34	2.00	3.00	0.00	0.887
Temps entre plongées (s)	1850.71	1962.37	117.53	176.00	179.00	0.00	0.200
Temps de fond (s)	1.16	1.12	0.28	1.00	1.00	0.00	0.469
6A vs. 7B (n = 361)							
Profondeur (m)	3.65	3.45	0.27	3.48	3.20	0.12	< 0.001
Durée (s)	3.87	3.90	0.46	4.00	4.00	0.00	0.395
Temps entre plongées (s)	1716.07	2081.63	366.75	81.00	83.00	0.00	0.407
Temps de fond (s)	1.19	1.11	0.34	1.00	1.00	0.00	0.117
7A vs. 6B (n = 86)							
Profondeur (m)	4.38	4.33	0.11	4.84	4.82	0.09	< 0.001
Durée (s)	4.41	4.49	0.48	5.00	5.00	0.00	0.278
Temps entre plongées (s)	3011.65	8028.98	5018.77	369.50	408.50	0.50	0.025

Temps de fond (s)	1.21	1.07	0.31	1.00	1.00	0.00	0.122
8A vs. 8B (n = 109)							
Profondeur (m)	5.23	5.13	0.16	5.54	5.45	0.06	0.004
Durée (s)	5.66	5.83	0.39	5.00	6.00	0.00	0.020
Temps entre plongées (s)	5727.65	5683.07	44.91	226.00	226.00	0.00	0.457
Temps de fond (s)	1.38	1.30	0.43	1.00	1.00	0.00	0.558
9A vs. 9B (n = 110)							
Profondeur (m)	5.24	5.12	0.21	5.40	5.38	0.09	0.300
Durée (s)	5.64	5.68	0.35	6.00	6.00	0.00	0.428
Temps entre plongées (s)	7639.40	7649.35	10.26	475.50	492.50	0.00	0.081
Temps de fond (s)	1.38	1.49	0.36	1.00	1.00	0.00	0.294
10A vs. 10B (n = 134)							
Profondeur (m)	3.03	2.90	0.18	2.88	2.64	0.09	< 0.001
Durée (s)	3.99	4.13	0.38	4.00	4.00	0.00	0.009
Temps entre plongées (s)	5705.08	5680.22	188.77	228.00	233.50	0.00	0.866
Temps de fond (s)	1.39	1.29	0.37	1.00	1.00	0.00	0.147
11A vs. 11B (n = 373)							
Profondeur (m)	3.19	3.09	0.15	2.82	2.67	0.09	< 0.001
Durée (s)	3.58	3.65	0.42	4.00	4.00	0.00	0.021
Temps entre plongées (s)	1922.28	2005.54	84.38	78.00	81.00	0.00	0.824
Temps de fond (s)	1.13	1.13	0.32	1.00	1.00	0.00	0.919
12A vs. 12B (n = 40)							
Profondeur (m)	6.75	6.55	0.65	6.66	6.36	0.48	0.452
Durée (s)	5.42	5.58	0.60	5.00	6.00	1.00	0.246
Temps entre plongées (s)	41.50	124.42	89.83	41.00	41.50	10.00	0.067
Temps de fond (s)	1.49	1.14	0.62	1.00	1.00	0.00	0.128
13A vs. 13B (n = 150)							
Profondeur (m)	5.20	4.92	0.37	5.41	5.12	0.19	< 0.001
Durée (s)	4.67	4.86	0.45	5.00	5.00	0.00	0.001
Temps entre plongées (s)	4544.65	4570.85	26.81	150.00	150.50	0.00	0.016
Temps de fond (s)	1.45	1.35	0.68	1.00	1.00	0.00	0.289

ANNEXE III : SOMMAIRE DES CONSIGNATEURS DE DONNÉES INCLUS DANS CHAQUE ANALYSE (TABLEAUX A4–A7)

Les tableaux suivants présentent les sommaires des données GPS et TDR, déployés sur des fous de Bassan adultes à l'Île Bonaventure de 2020 à 2024, incluses dans chaque analyse. À travers l'ensemble des analyses, nous avons exclusivement examiné les voyages de pêche où l'oiseau a régurgité une seule espèce de proie lors de sa recapture à la colonie. Les analyses se distinguent toutefois selon : 1) le type d'appareil requis, soit des GPS (Tableau A4) ou des combinaisons de GPS et de TDR (Tableaux A5 à A7); 2) si elles se concentrent sur la dernière séance d'alimentation, dont l'intervalle de retour à la colonie doit être inférieur à 11 h (Tableaux A5 et A7); et 3) si elles nécessitent des données disponibles sur le nombre de poissons régurgités (Tableau A7).

Tableau A4 Sommaire des données GPS incluses dans l'analyse des déplacements lors des voyages de pêche. Sexe : comme la légende du Tableau A1. Espèce de proie : nombre de voyages de pêche reliés à chaque espèce. À noter que les totaux pour les appareils et les voyages de pêche peuvent différer puisque certains déploiements ont enregistré plusieurs voyages où l'oiseau a régurgité une seule espèce de proie.

	2020	2021	2022	2023	2024	Total
Modèle de GPS						
i-gotU GT-120	12	19	30	60	37	158
CatLog Gen 2	0	5	9	0	0	14
Axy-Trek	0	0	0	0	0	0
Total	12	24	39	60	37	172
Sexe						
Femelle	3	13	17	26	17	51
Mâle	9	10	14	17	11	41
Sexe indéterminé	0	0	0	9	6	13
Total	12	23	31	52	34	105
Espèce de proie						
Maquereau bleu	4	9	29	72	31	145
Lançon	3	3	2	2	5	15
Capelan	2	9	12	1	1	25
Sébaste	5	7	11	7	7	37
Total	14	28	54	82	44	222

ANNEXE III

Tableau A5 Sommaire des données combinées (GPS et TDR) incluses dans les analyses des déplacements lors de la phase de retour, des plongées et des dernières séances d'alimentation. Seuls les voyages de pêche où l'intervalle de retour à la colonie était inférieur à 11 h ont été retenus. Sexe et Espèce de proie : comme la légende du Tableau A4.

	2020	2021	2022	2023	2024	Total
Modèle de GPS						
i-gotU GT-120	6	10	23	43	26	108
CatLog Gen 2	0	1	5	0	0	6
Axy-Trek	0	0	0	0	0	0
Total	6	11	28	43	26	114
Modèle de TDR						
Axy4-Depth (sur la patte)	6	11	28	21	11	77
Axy4-Depth (sur la queue)	0	0	0	22	10	32
Axy-Trek	0	0	0	0	0	0
Axy5	0	0	0	0	5	5
LAT1800S	0	0	0	0	0	0
Total	6	11	28	43	26	114
Sexe						
Femelle	2	7	16	22	16	43
Mâle	4	4	10	10	5	28
Sexe indéterminé	0	0	0	5	5	8
Total	6	11	26	37	26	79
Espèce de proie						
Maquereau bleu	2	6	21	48	24	101
Lançon	3	3	2	2	4	14
Capelan	2	3	10	1	1	17
Total	7	12	33	51	29	132

ANNEXE III

Tableau A6 Sommaire des données combinées (GPS et TDR) incluses dans l'analyse de l'effort de plongées. Sexe et Espèce de proie : comme la légende du Tableau A4.

	2020	2021	2022	2023	2024	Total
Modèle de GPS						
i-gotU GT-120	10	13	27	55	32	137
CatLog Gen 2	0	1	7	0	0	8
Axy-Trek	0	0	0	0	0	0
Total	10	14	34	55	32	145
Modèle de TDR						
Axy4-Depth (sur la patte)	10	14	34	25	13	96
Axy4-Depth (sur la queue)	0	0	0	30	14	44
Axy-Trek	0	0	0	0	0	0
Axy5	0	0	0	0	5	5
LAT1800S	0	0	0	0	0	0
Total	10	14	34	55	32	145
Sexe						
Femelle	2	8	17	26	16	48
Mâle	8	6	11	13	10	36
Sexe indéterminé	0	0	0	9	5	12
Total	10	14	28	48	31	96
Espèce de proie						
Maquereau bleu	3	6	26	64	27	126
Lançon	3	3	2	2	4	14
Capelan	2	4	10	1	1	18
Sébaste	4	4	9	7	6	30
Total	12	17	47	74	38	188

ANNEXE III

Tableau A7 Sommaire des données combinées (GPS et TDR) incluses dans l'analyse du succès de capture. Seuls les voyages de pêche où l'intervalle de retour à la colonie était inférieur à 11 h, et avec des données disponibles sur le nombre de poissons régurgités, ont été retenus. Sexe et Espèce de proie : comme la légende du Tableau A4.

	2020	2021	2022	2023	2024	Total
Modèle de GPS						
i-gotU GT-120	6	8	22	37	21	94
CatLog Gen 2	0	1	5	0	0	6
Axy-Trek	0	0	0	0	0	0
Total	6	9	27	37	21	100
Modèle de TDR						
Axy4-Depth (sur la patte)	6	9	27	18	9	69
Axy4-Depth (sur la queue)	0	0	0	19	9	28
Axy-Trek	0	0	0	0	0	0
Axy5	0	0	0	0	3	3
LAT1800S	0	0	0	0	0	0
Total	6	9	27	37	21	100
Sexe						
Femelle	2	6	15	21	12	41
Mâle	4	3	10	6	5	24
Sexe indéterminé	0	0	0	5	4	7
Total	6	9	25	32	21	72
Espèce de proie						
Maquereau bleu	2	5	21	41	18	87
Lançon	3	2	2	2	4	13
Capelan	2	3	9	1	1	16
Total	7	10	32	44	23	116

ANNEXE IV : CRITÈRE D'EXCLUSION DES VOYAGES OÙ L'INTERVALLE DE RETOUR EST SUPÉRIEUR À 11 H (FIGURES A1–A3)

Les figures suivantes nous ont permis de déterminer le critère de 11 heures pour l'intervalle de retour suivant la dernière séance d'alimentation (*return interval following the final bout*), au-delà duquel nous considérons qu'il était peu probable que l'oiseau ait capturé la proie durant la dernière séance d'alimentation (voir *Materials and Methods*). Ces analyses préliminaires incluent les données de 176 voyages de pêche enregistrés par 88 individus (48 femelles, 32 mâles et 8 sexe indéterminé) ayant régurgité une seule espèce de proie (maquereau, lançon, capelan, sébaste ou hareng) lors de leur recapture à la colonie.

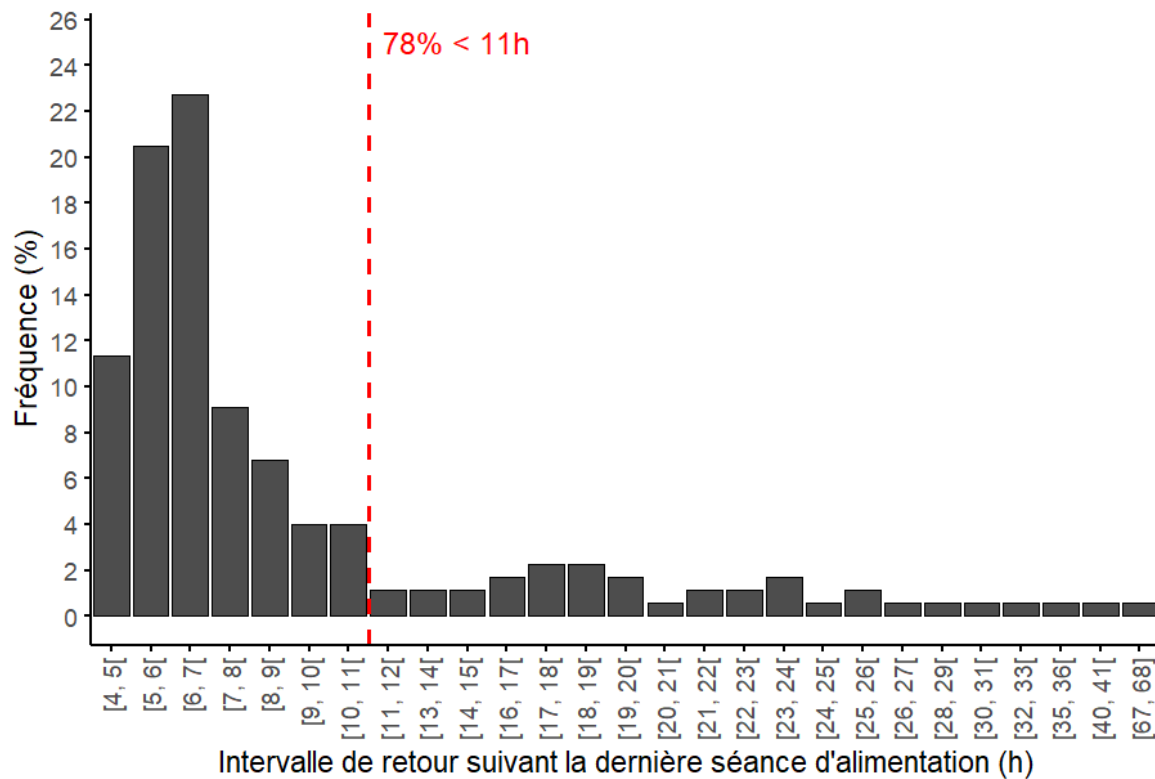


Figure A1 Distribution de fréquences de l'intervalle de retour suivant la dernière séance d'alimentation (toutes espèces confondues). L'intervalle de retour réfère au temps écoulé entre la dernière plongée de la dernière séance d'alimentation et le retour de l'oiseau à la colonie. Analyse basée sur 176 voyages de pêche où l'oiseau a régurgité une seule espèce de proie lors de sa recapture à la colonie. Données enregistrées par 88 individus entre 2020 et 2024.

ANNEXE IV

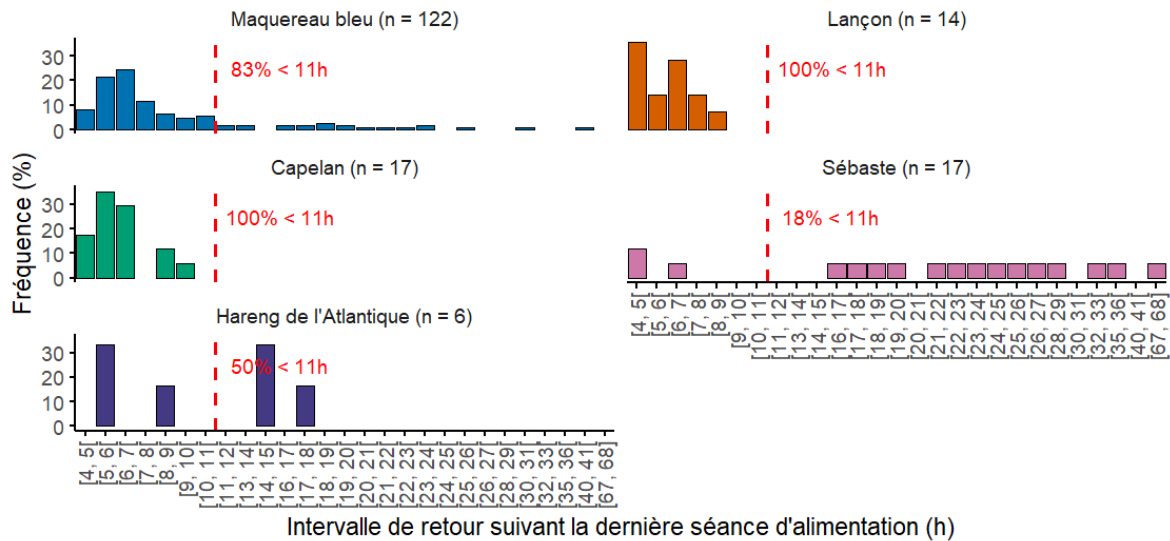


Figure A2 Distribution de fréquences de l'intervalle de retour suivant la dernière séance d'alimentation selon l'espèce de proie. Légende comme la Figure A1. n : nombre de voyages de pêche.

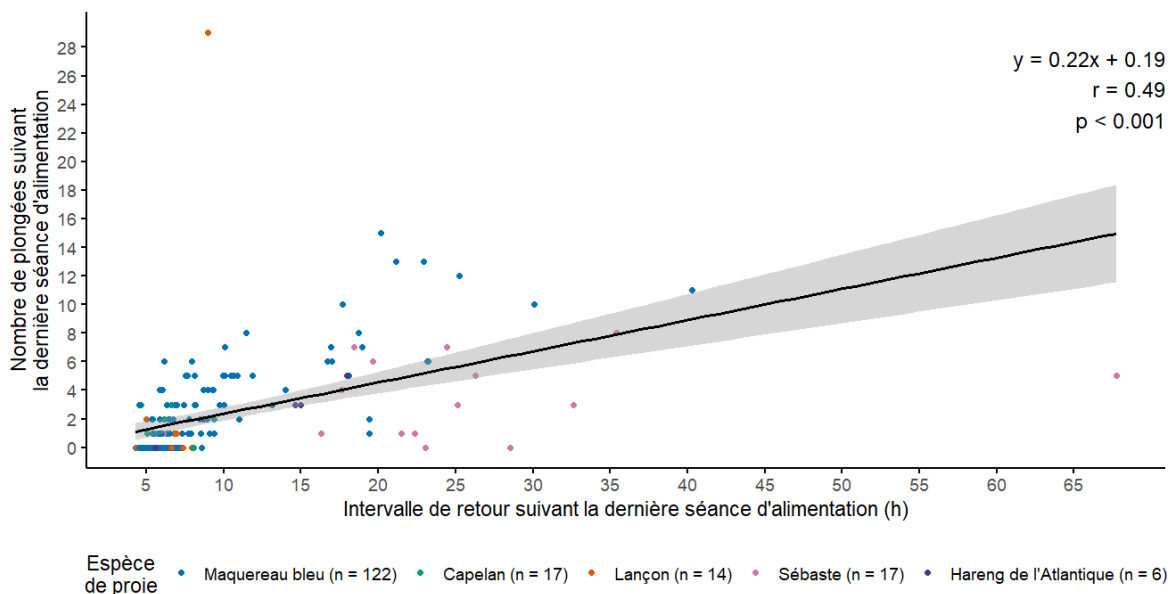


Figure A3 Relation entre l'intervalle de retour et le nombre de plongées suivant la dernière séance d'alimentation. Légende comme la Figure A1. La figure présente également la formule de la régression linéaire de modèle I, ainsi que le coefficient de corrélation de Pearson (r) et la valeur p correspondants. n : nombre de voyages de pêche.

**ANNEXE V : PERFORMANCE DE LA CLASSIFICATION
AUTOMATIQUE DES PROFILS DE PLONGÉES (TABLEAU A8)**

Tableau A8 Performance de la classification automatique des profils de plongées basée sur différents seuils de temps de fond. Selon les critères de Garthe et al. (2000), les plongées ont été automatiquement classifiées en U si elles duraient plus de 10 s et étaient plus profondes que 8 m, et/ou si elles avaient un temps de fond (c.-à-d. du temps passé à une profondeur constante) supérieur ou égal aux différents seuils testés ici. Toutes les autres plongées qui ne correspondaient pas à ces critères étaient automatiquement classifiées en V. Plongées visuelles : nombre de plongées classifiées visuellement par un seul et même observateur. Plongées prédites : nombre de plongées classifiées par la méthode automatique. Vraies plongées : nombre de plongées bien classifiées (c.-à-d. la classification automatique correspond à la classification visuelle). Sensibilité : pourcentage des plongées visuelles qui ont été bien classifiées par la méthode automatique. Précision : pourcentage des plongées prédites qui ont été bien classifiées. Précision globale : pourcentage des plongées totales qui ont été bien classifiées.

	Seuil de temps de fond			
	3 s	4 s	5 s	6 s
Total plongées	300	300	300	300
Plongées en U visuelles	103	103	103	103
Plongées en V visuelles	197	197	197	197
Plongées en U prédites	200	153	99	74
Plongées en V prédites	100	147	201	226
Vraies plongées en U	96	89	73	68
Vraies plongées en V	93	133	171	191
Sensibilité plongées en U (%)	93	86	71	66
Sensibilité plongées en V (%)	47	68	87	97
Précision plongées en U (%)	48	58	74	92
Précision plongées en V (%)	93	90	85	85
Précision globale (%)	63	74	81	86

ANNEXE VI : SOMMAIRE DES DENSITÉS ÉNERGÉTIQUES DES PROIES RAPPORTÉES DANS LA LITTÉRATURE (TABLEAU A9)

Considérant que les poissons récoltés dans le cadre de suivis de pêche sont potentiellement dans un meilleur état que ceux provenant de régurgitations d'oiseaux marins, il se peut que les estimations de densités énergétiques (ED) issues de ces dernières soient moins précises. Néanmoins, les échantillons utilisés dans cette étude reflètent mieux les proies réellement mangées par les fous et nous avons tenté de limiter ce biais potentiel en sélectionnant des poissons régurgités qui étaient peu ou pas digérés. De plus, le contenu en eau peut avoir changé après la récolte sur le terrain (congélation, transport, décongélation), ce qui pourrait influencer les estimations de densités énergétiques. Malgré ces biais potentiels, nos résultats concernant la densité énergétique par unité de masse sèche (DW) et la densité énergétique par unité de masse humide (WW) concordaient avec les valeurs rapportées dans la littérature (Tableau A9).

Tableau A9 Densités énergétiques (ED) rapportées dans la littérature pour les cinq principales espèces de proies des fous de Bassan de l'Île Bonaventure. Le tableau inclut la taille de l'échantillon (n : nombre de poissons; DW: nombre de poissons pour la densité énergétique par unité de masse sèche; WW: nombre de poissons pour la densité énergétique par unité de masse humide), le type de mesure, la méthode de détermination de la densité énergétique (C: calorimétrie; OC: composition organique assumant que protéines = 20 kJ/g et lipides = 38 kJ/g, Ricklefs, 1974), la méthode d'échantillonnage (O: poissons récoltés d'oiseaux marins; P: poissons récoltés par la pêche scientifique et/ou commerciale), ainsi que d'autres détails pertinents. N.S.: non spécifié. Sources: (1) **présente étude**; (2) (Montevecchi et al., 1984); (3) (Albo-Puigserver et al., 2017); (4) (Spitz & Jouma'a, 2013); (5) (Lawson et al., 1998); (6) (Birkhead & Nettleship, 1987); (7) (Pedersen & Hislop, 2001); (8) (Hislop et al., 1991); (9) (Harris & Hislop, 1978); (10) (Montevecchi & Piatt, 1984); (11) (Eaton et al., 1975); (12) (Winters, 1970).

Espèce	n	ED (kg·g ⁻¹ masse sèche)	ED (kg·g ⁻¹ masse humide)	Mesure	Méthode ED	Méthode échantillon	Détails	Sources
Maquereau bleu								
	20	24.35 ± 1.77 (20.56–26.75)	7.47 ± 1.20 (5.26–9.19)	Moyenne ± SD (étendue)	C	O	Proies régurgitées par des fous de Bassan	1
	N.S.		10.3	N.S.	OC	N.S.		2
	40		7.17 ± 1.30	Moyenne ± SD	C	P	Valeur annuelle	3
	40		6.14 ± 1.09– 8.05 ± 0.92	Étendue des moyennes ± SD	C	P	Variation saisonnière	3
	49		7.5 ± 1.5	Moyenne ± SD	C	P	Valeur annuelle Variation saisonnière	4
Lançon								
	9	21.09 ± 1.63 (18.26–22.68)	5.56 ± 1.05 (4.08–6.74)	Moyenne ± SD (étendue)	C	O	Proies régurgitées par des fous de Bassan	1
	N.S.		7.3	N.S.	OC	N.S.		2
	30		5.7 ± 0.6	Moyenne ± SD	C	P	Valeur annuelle	4
	44		4.4 ± 0.82	Moyenne ± SD	OC	P		5
	21	24.762 ± 0.983	6.875 ± 1.788	Moyenne ± SD	C	O	Proies récoltées de guillemots marmettes	6
	700		3.7–6.2	Étendue des moyennes	C	P	Variation en fonction du mois et de la longueur du poisson	7

70	15.30–24.30		Étendue des moyennes	C	O	Variation en fonction de la longueur du poisson Proies récoltées de guillemots marmettes et de macareux moines	8
N.S.	21.2–28.7	4.2–8.0	Étendue des moyennes	C	P	Variation en fonction du mois et de la longueur du poisson	8
50 DW 8 WW	22.2 ± 0.29	6.5 ± 0.23	Moyenne ± SE	C	O	Variation en fonction de la longueur du poisson Proies récoltées de macareux moines	9
Capelan							
18	27.04 ± 1.52 (25.14–30.20)	5.99 ± 1.06 (4.88–8.73)	Moyenne ± SD (étendue)	C	O	Proies régurgitées par des fous de Bassan	1
N.S.		4.2	N.S.	OC	N.S.		2
82		8.4 ± 3.28	Moyenne ± SD	OC	P		5
51	28.256 ± 2.604	7.535 ± 2.246	Moyenne ± SD	C	O	Proies récoltées de guillemots marmettes	6
725		3.2–9.5	Étendue des moyennes	OC	N.S.	Variation en fonction du sexe, du mois et de la longueur du poisson	10, 11, 12
Sébaste							
6	21.04 ± 1.60 (18.89–22.74)	5.44 ± 0.78 (4.52–6.57)	Moyenne ± SD (étendue)	C	O	Proies régurgitées par des fous de Bassan	1
54		5.4 ± 0.83	Moyenne ± SD	OC	P		5
Hareng de l'Atlantique							
7	21.08 ± 1.37 (20.21–24.12)	5.43 ± 0.68 (4.79–6.87)	Moyenne ± SD (étendue)	C	O	Proies régurgitées par des fous de Bassan	1
N.S.		9.2	N.S.	OC	N.S.		2
26		9.4 ± 1.40	Moyenne ± SD	OC	P		5
512		4.1–11.9	Étendue des moyennes	C	P	Variation en fonction du mois et de la longueur du poisson	7

7	18.55 ± 1.20– 20.00		Étendue des moyennes ± SD	C	O	Variation en fonction de la longueur du poisson Proies récoltées de guillemots marmettes et de macareux moines	8
N.S.	20.0–30.8	4.0–11.0	Étendue des moyennes	C	P	Variation en fonction du mois et de la longueur du poisson	8

ANNEXE VII : DISTRIBUTION DES DONNÉES (FIGURES A4–A24)

Les figures suivantes présentent la distribution de fréquences pour chacune des variables des différentes analyses de cette étude. À travers l'ensemble des analyses, mise à part celle concernant les caractéristiques de régurgitations monospécifiques (Figures A23 et A24), nous avons exclusivement examiné les voyages de pêche où l'oiseau a régurgité une seule espèce de proie lors de sa recapture à la colonie. Les analyses se distinguent toutefois selon : 1) le type d'appareil requis, soit des GPS (Figures A4 à A6) ou des combinaisons de GPS et de TDR (Figures A7 à A22); 2) si elles se concentrent sur la dernière séance d'alimentation, dont l'intervalle de retour à la colonie doit être inférieur à 11 h (Figures A7 à A15, et A22); et 3) si elles nécessitent des données disponibles sur le nombre de poissons régurgités (Figure A22). Pour plus de détails sur les tailles d'échantillons, voir Annexe III.

ANALYSE DES DÉPLACEMENTS LORS DES VOYAGES DE PÊCHE

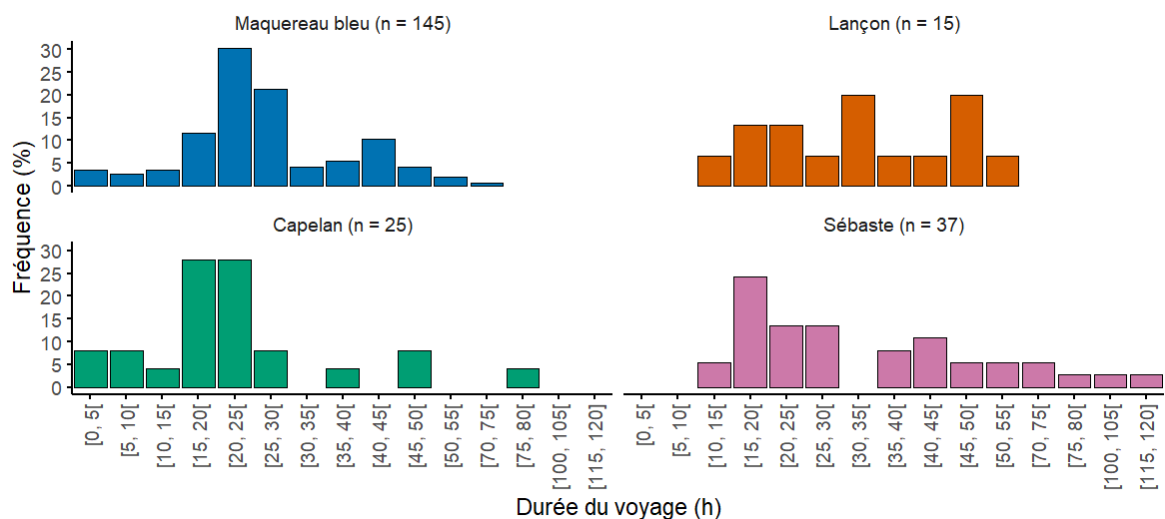


Figure A4 Distribution de fréquences de la durée du voyage (*trip duration*) selon l'espèce de proie. Basée sur 222 voyages de pêche enregistrés par 105 individus entre 2020 et 2024. À noter que nous avons exclusivement analysé des voyages de pêche où l'oiseau a régurgité une seule espèce de proie lors de sa recapture à la colonie. n : nombre de voyages de pêche.

ANNEXE VII

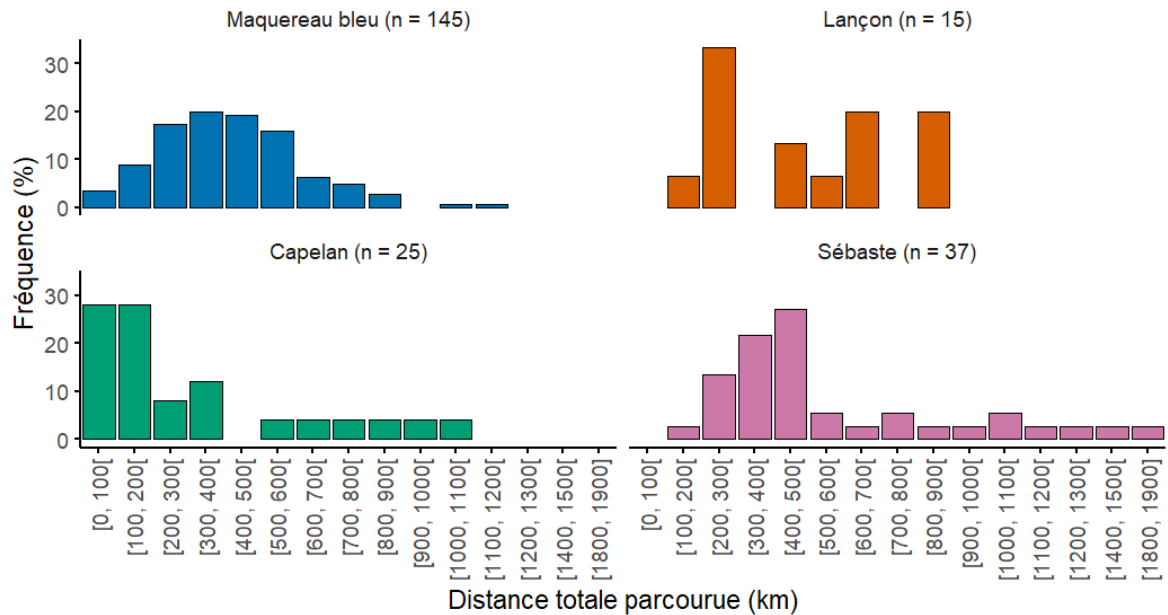


Figure A5 Distribution de fréquences de la distance totale parcourue (*total distance travelled*) selon l'espèce de proie. Légende comme la Figure A4.

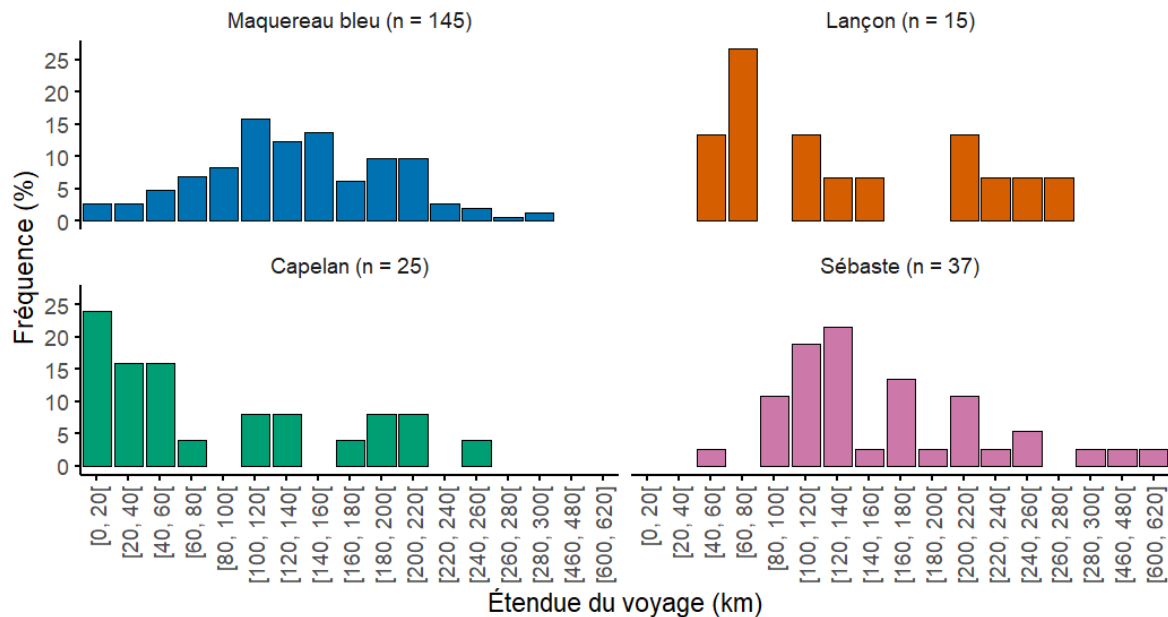


Figure A6 Distribution de fréquences de l'étendue du voyage (*trip range*) selon l'espèce de proie. Légende comme la Figure A4.

ANNEXE VII

ANALYSE DES DÉPLACEMENTS LORS DE LA PHASE DE RETOUR

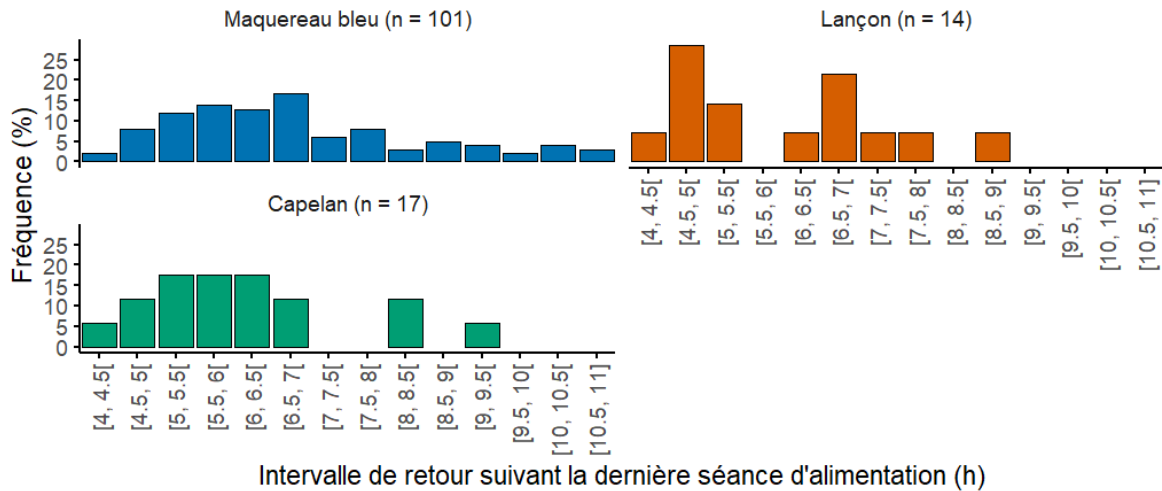


Figure A7 Distribution de fréquences de l'intervalle de retour suivant la dernière séance d'alimentation (*return interval following the final bout*) selon l'espèce de proie. Basée sur 132 voyages de pêche enregistrés par 79 individus entre 2020 et 2024. À noter que nous avons exclusivement analysé des voyages de pêche où l'oiseau a régurgité une seule espèce de proie lors de sa recapture à la colonie, et où l'intervalle de retour à la colonie était < 11 h. n : nombre de voyages de pêche.

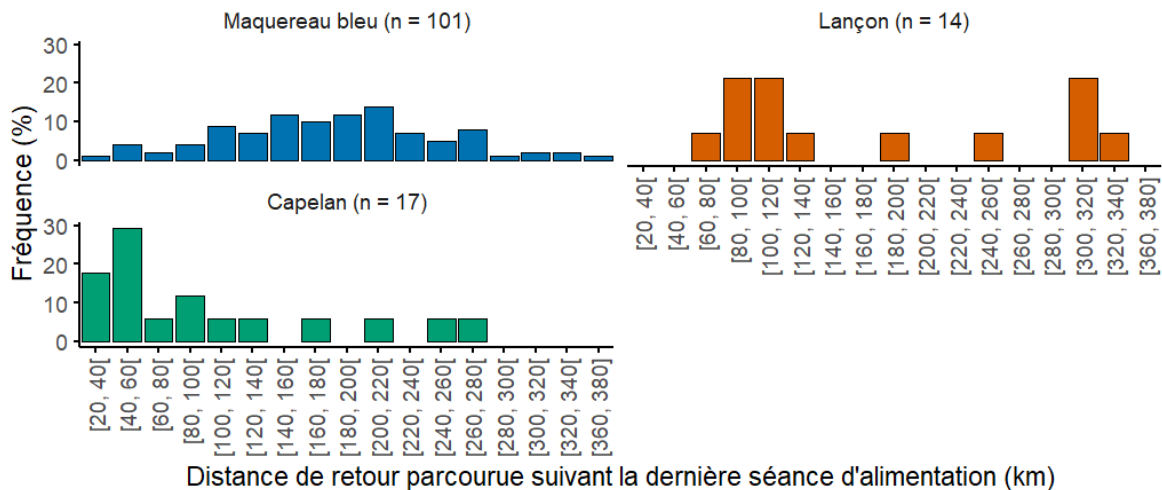


Figure A8 Distribution de fréquences de la distance de retour parcourue suivant la dernière séance d'alimentation (*return distance travelled following the final bout*) selon l'espèce de proie. Légende comme la Figure A7.

ANNEXE VII

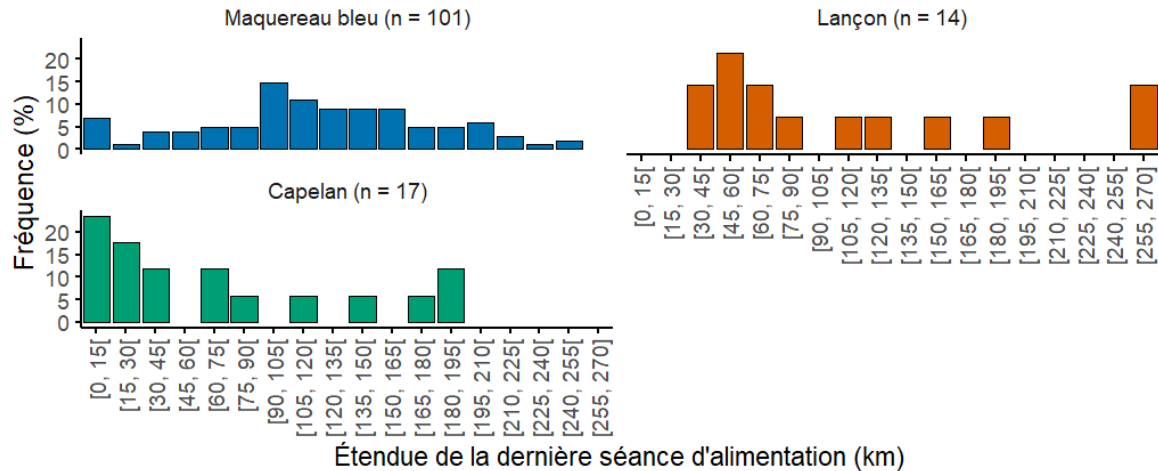


Figure A9 Distribution de fréquences de l'étendue de la dernière séance d'alimentation (*final bout range*) selon l'espèce de proie. Ce paramètre correspond à la distance entre la colonie et la dernière plongée de la dernière séance d'alimentation du voyage de pêche. Pour plus de détails, se référer à la légende de la Figure A7.

ANALYSE DES PLONGÉES

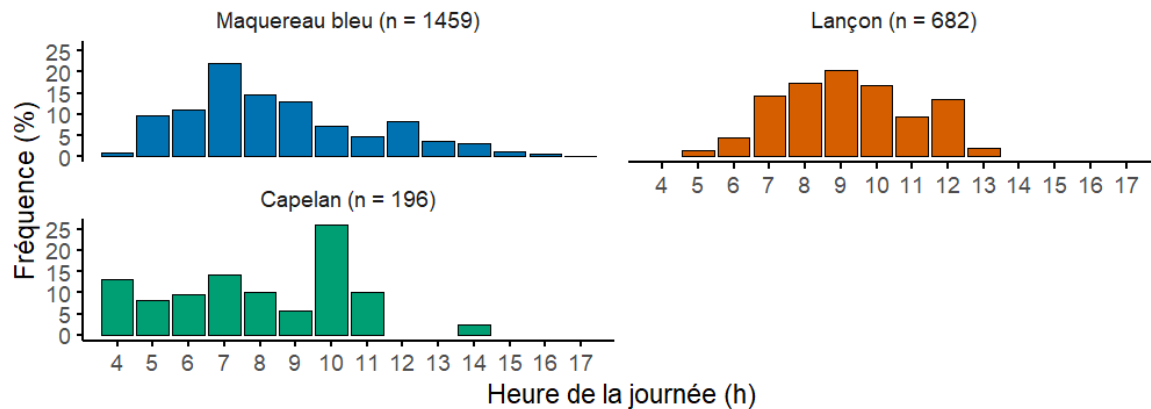


Figure A10 Distribution de fréquences de l'heure de la journée (*time of day*) selon l'espèce de proie. Basée sur 2 337 plongées, contenues dans 132 séances d'alimentation finales, enregistrées par 79 individus entre 2020 et 2024. À noter que nous avons exclusivement analysé des voyages de pêche où l'oiseau a régurgité une seule espèce de proie lors de sa recapture à la colonie, et où l'intervalle de retour à la colonie était < 11 h. Les plongées étaient des submersions ≥ 0.5 m, tandis que les séances d'alimentations étaient > 3 plongées séparées par moins de 20 min. n : nombre de plongées de la dernière séance d'alimentation.

ANNEXE VII

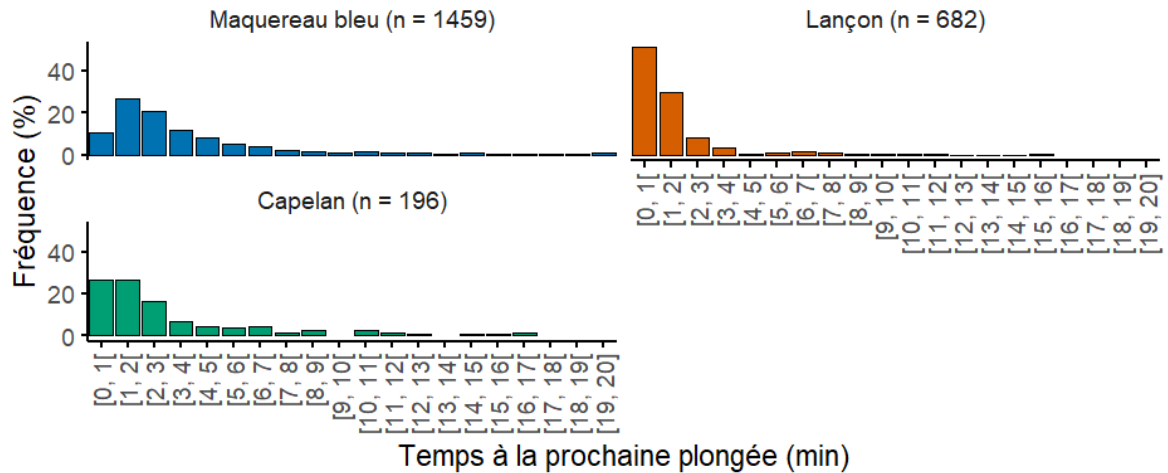


Figure A11 Distribution de fréquences du temps à la prochaine plongée (*time to next dive*) selon l'espèce de proie. Légende comme la Figure A10.

ANALYSE DES DERNIÈRES SÉANCES D'ALIMENTATION

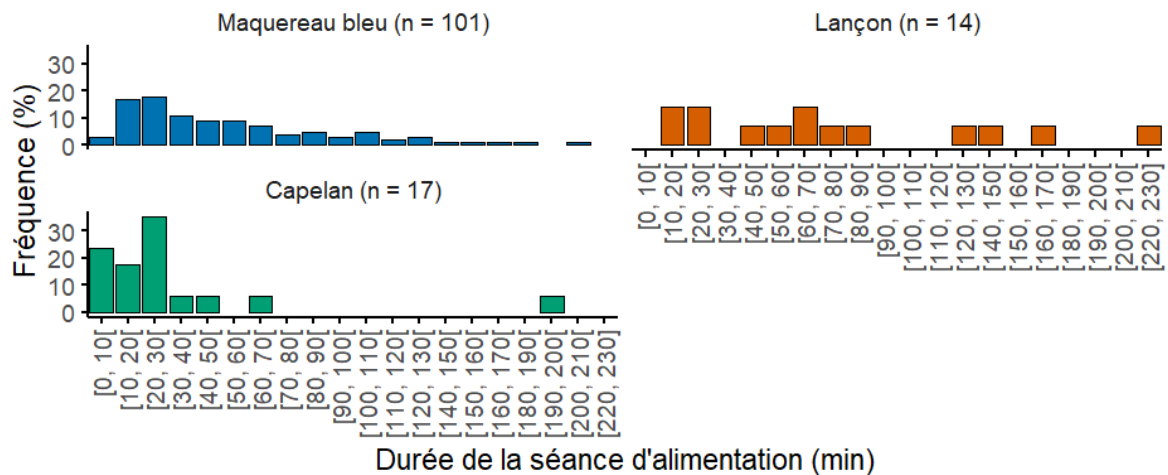


Figure A12 Distribution de fréquences de la durée de la séance d'alimentation (*bout duration*) selon l'espèce de proie. Basée sur 132 séances d'alimentation finales enregistrées par 79 individus entre 2020 et 2024. À noter que nous avons exclusivement analysé des voyages de pêche où l'oiseau a régurgité une seule espèce de proie lors de sa recapture à la colonie, et où l'intervalle de retour à la colonie était < 11 h. Les plongées étaient des submersions ≥ 0.5 m, tandis que les séances d'alimentations étaient > 3 plongées séparées par moins de 20 min. n : nombre de séances d'alimentation finales.

ANNEXE VII

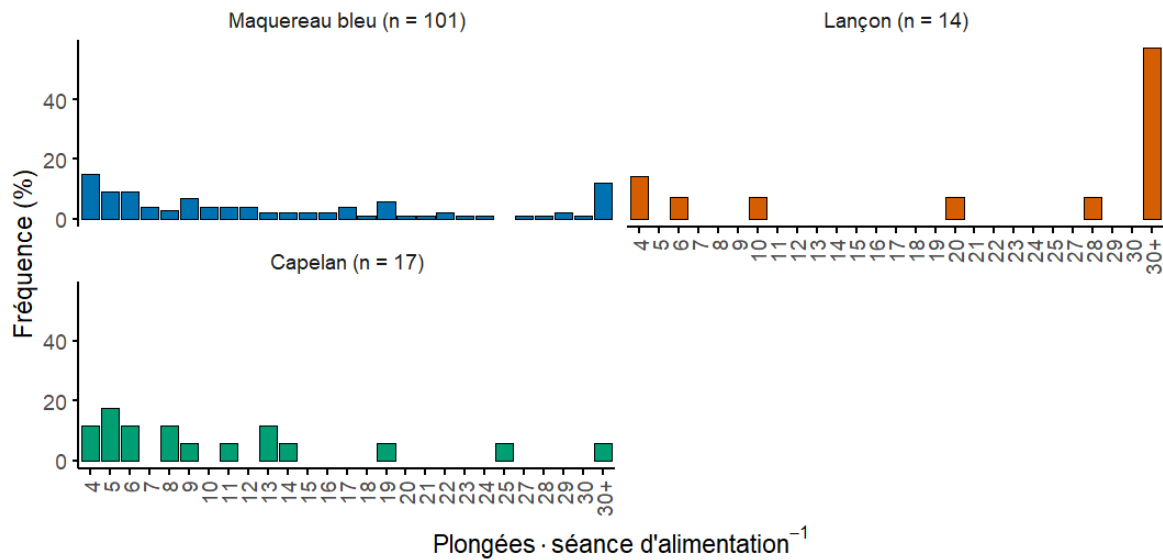


Figure A13 Distribution de fréquences du nombre de plongées par séance d'alimentation (*number of dives per bout*) selon l'espèce de proie. Légende comme la Figure A12.

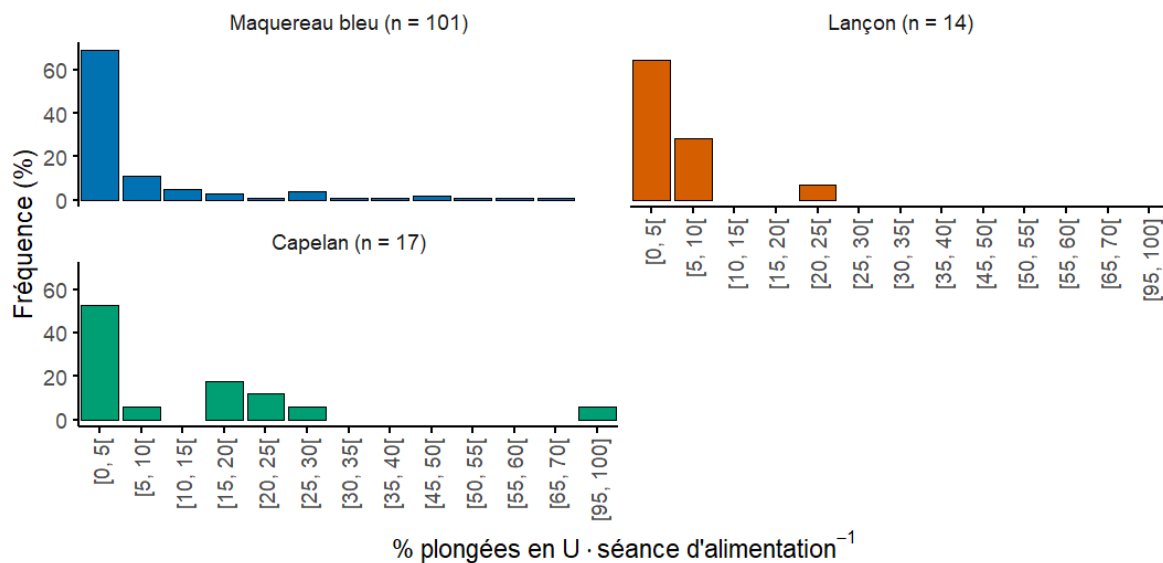


Figure A14 Distribution de fréquences de la proportion de plongées en forme de U par séance d'alimentation (*proportion of U-shaped dives per bout*) selon l'espèce de proie. Légende comme la Figure A12.

ANNEXE VII

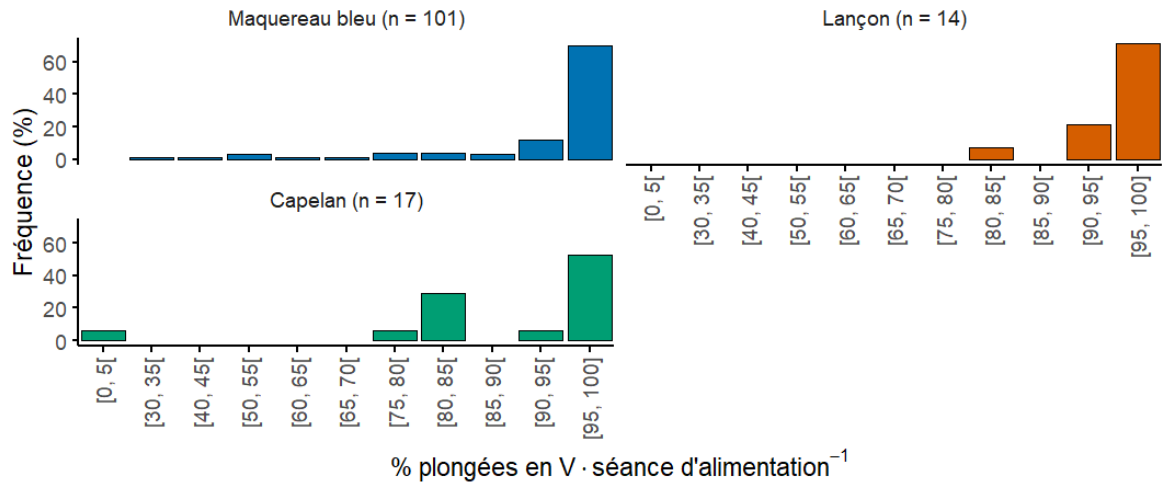


Figure A15 Distribution de fréquences de la proportion de plongées en forme de V par séance d'alimentation (*proportion of V-shaped dives per bout*) selon l'espèce de proie. Légende comme la Figure A12.

ANALYSE DE L'EFFORT DE PLONGÉES

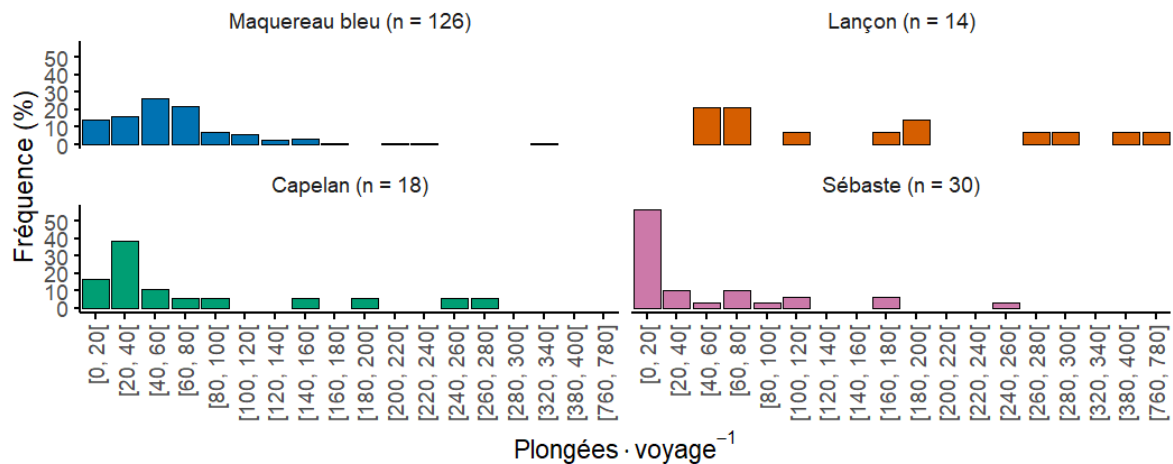


Figure A16 Distribution de fréquences du nombre de plongées par voyage (*number of dives per trip*) selon l'espèce de proie. Basée sur 188 voyages de pêche enregistrés par 96 individus entre 2020 et 2024. À noter que nous avons exclusivement analysé des voyages de pêche où l'oiseau a régurgité une seule espèce de proie lors de sa recapture à la colonie. Les plongées étaient des submersions ≥ 0.5 m, tandis que les séances d'alimentations étaient > 3 plongées séparées par moins de 20 min. n : nombre de voyages de pêche.

ANNEXE VII

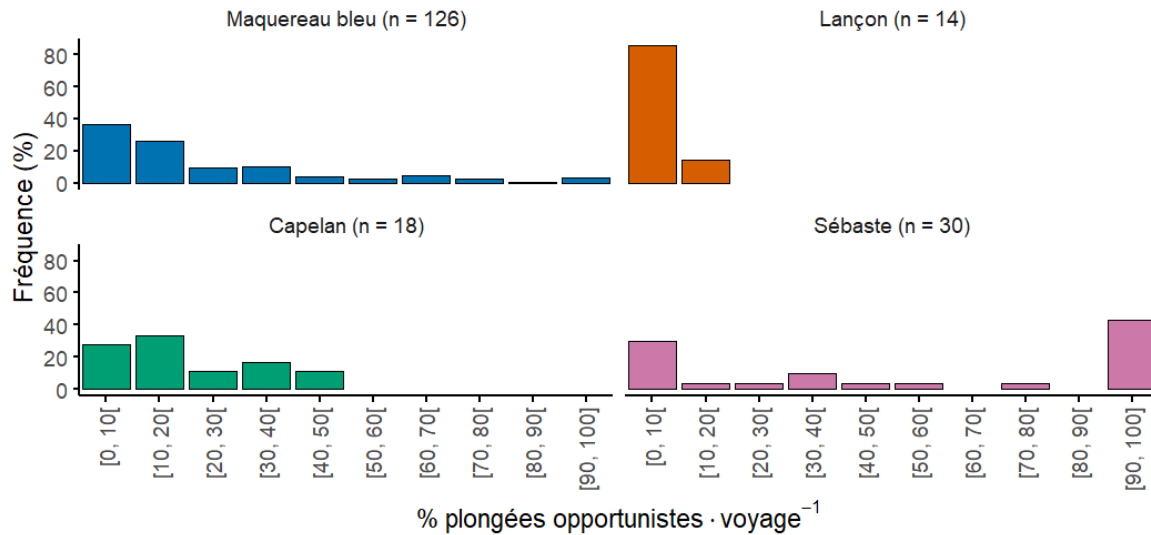


Figure A17 Distribution de fréquences de la proportion de plongées opportunistes par voyage (*proportion of opportunistic dives per trip*) selon l'espèce de proie. Légende comme la Figure A16.

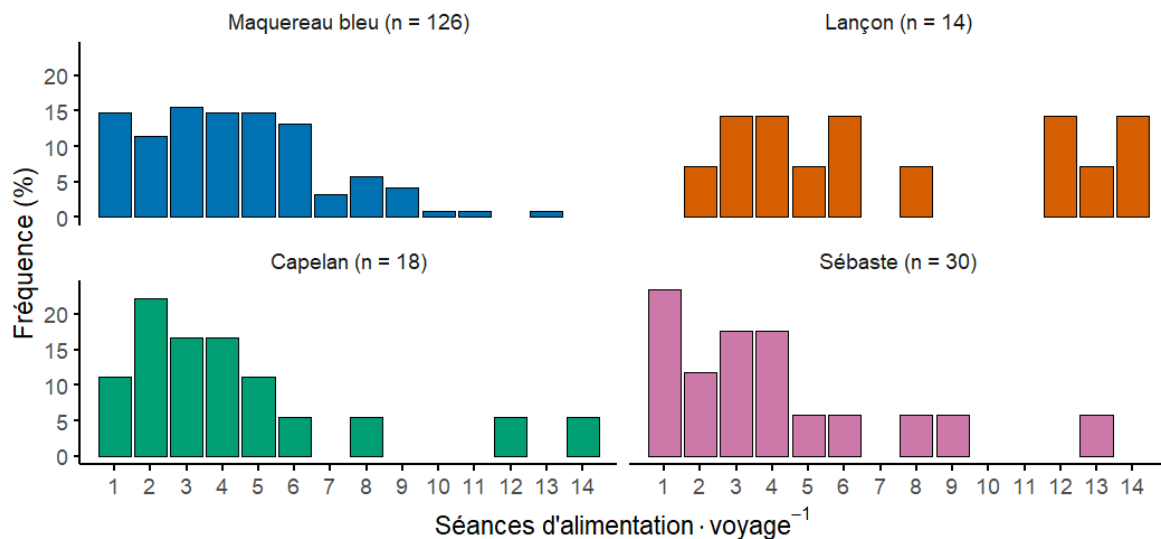


Figure A18 Distribution de fréquences du nombre de séances d'alimentation par voyage (*number of bouts per trip*) selon l'espèce de proie. Légende comme la Figure A16.

ANNEXE VII

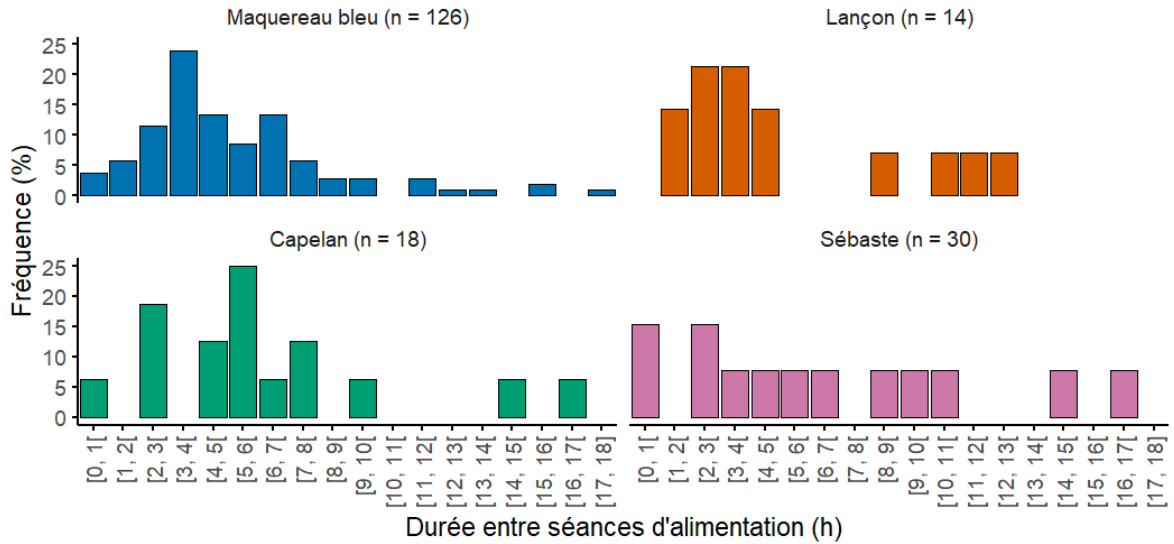


Figure A19 Distribution de fréquences de la durée entre séances d'alimentation (*interbout duration*) selon l'espèce de proie. Légende comme la Figure A16.

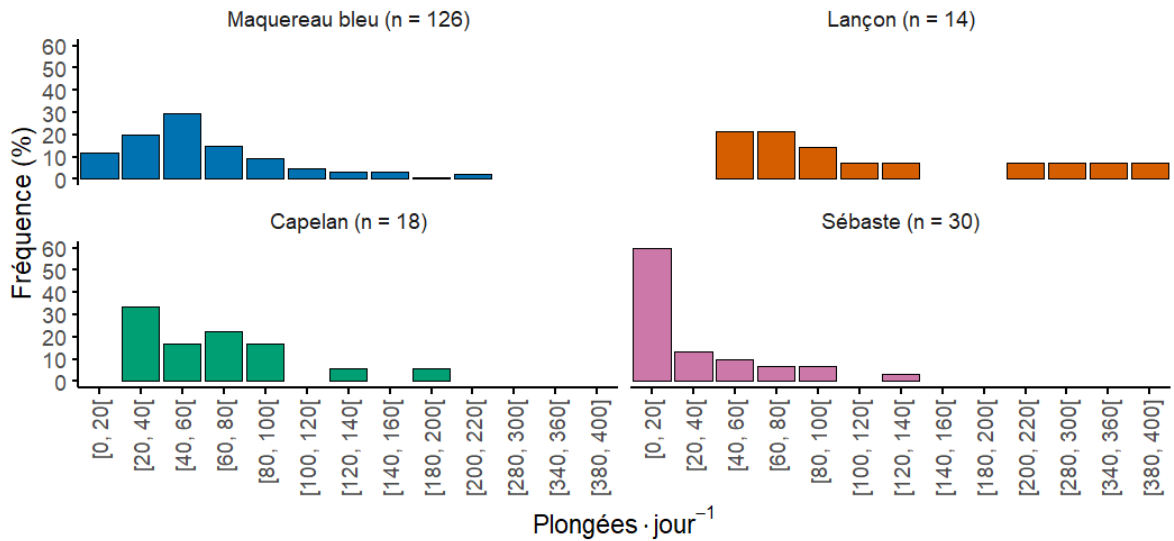


Figure A20 Distribution de fréquences du nombre moyen de plongées par jour (*average number of dives per day*) selon l'espèce de proie. Légende comme la Figure A16.

ANNEXE VII

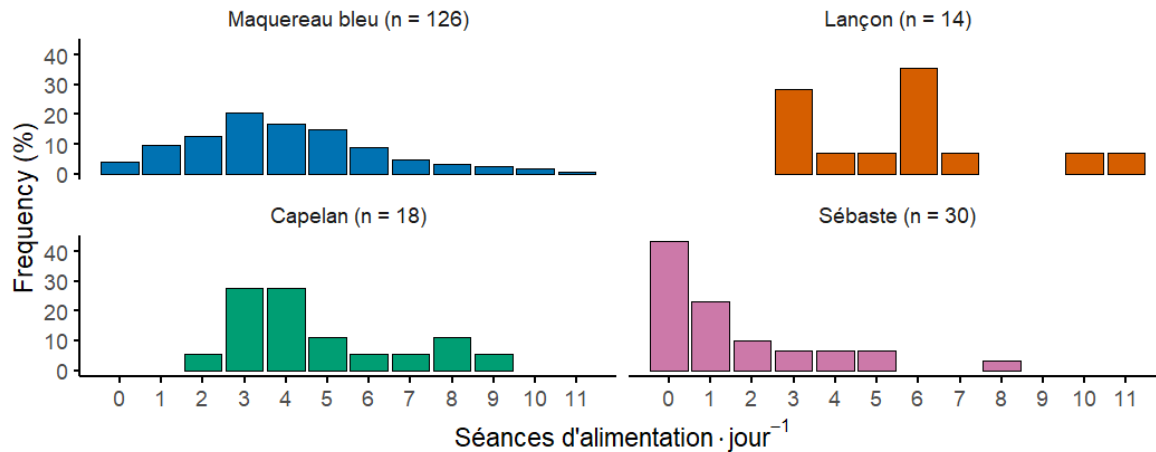


Figure A21 Distribution de fréquences du nombre moyen de séances d'alimentation par jour (*average number of bouts per day*) selon l'espèce de proie. Légende comme la Figure A16.

ANALYSE DU SUCCÈS DE CAPTURE

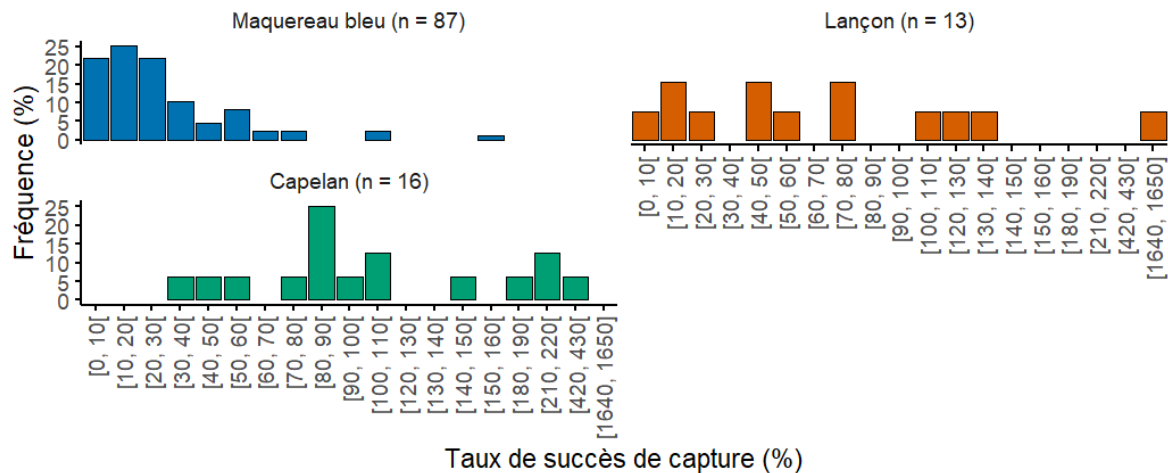


Figure A22 Distribution de fréquences du taux de succès de capture (*capture success rate*) selon l'espèce de proie. Taux de succès de capture = (nombre de poissons régurgités / nombre de plongées enregistrées lors de la dernière séance d'alimentation) × 100. Analyse basée sur 116 séances d'alimentation finales enregistrées par 72 individus entre 2020 et 2024. À noter que nous avons exclusivement analysé des voyages de pêche où l'oiseau a régurgité une seule espèce de proie lors de sa recapture à la colonie, où l'intervalle de retour à la colonie était < 11 h, et où le nombre de poissons régurgités était disponible. n : nombre de séances d'alimentation finales.

ANNEXE VII

ANALYSE DES RÉGURGITATIONS MONOSPÉCIFIQUES

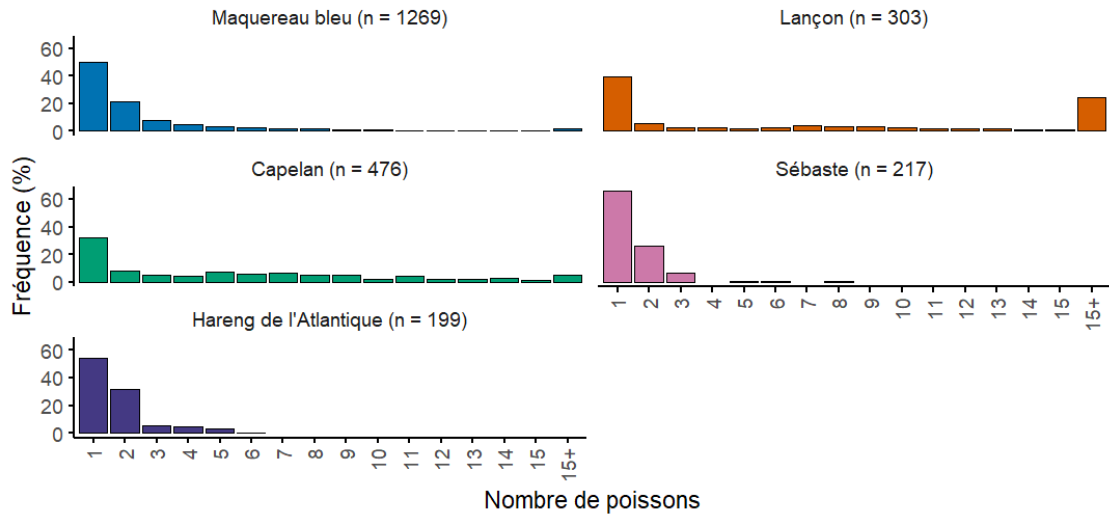


Figure A23 Distribution de fréquences du nombre de poissons (*number of prey items*) dans des régurgitations monospécifiques typiques. Basée sur 2 464 régurgitations monospécifiques récoltées entre 2011 et 2024 (M. Guillemette, données non publiées). n : nombre de régurgitations contenant une seule espèce de proie.

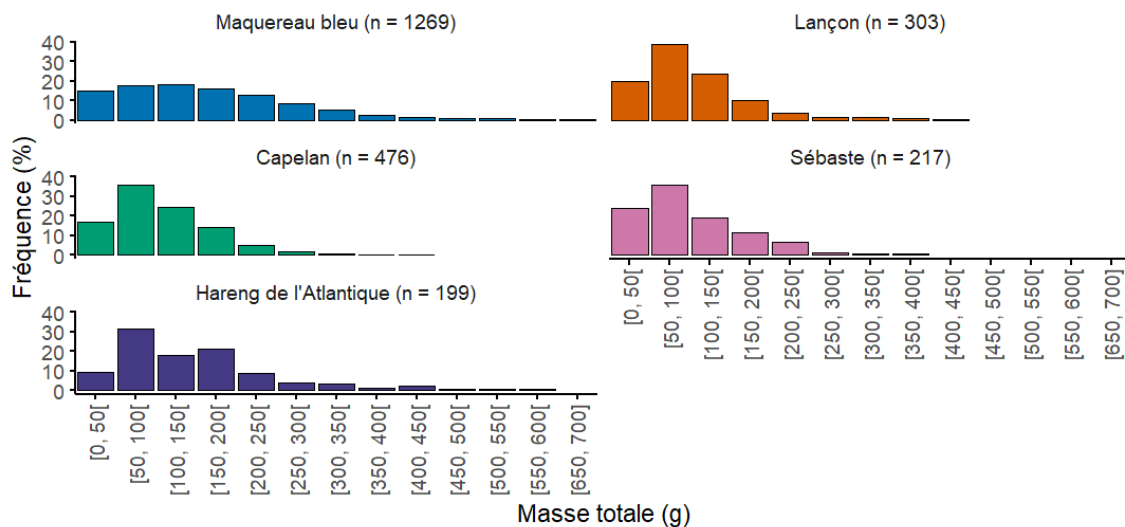


Figure A24 Distribution de fréquences de la masse totale (*total mass*) de régurgitations monospécifiques typiques. Légende comme la Figure A23.

ANNEXE VIII : PROFITABILITÉ ÉNERGÉTIQUE DES PROIES (FIGURES A25–A26)

Nous avons estimé la profitabilité des proies ($\text{kJ}\cdot\text{min}^{-1}$) à l'échelle de la séance d'alimentation en calculant le gain énergétique brut par unité de temps. Le gain énergétique a été déterminé à partir du contenu énergétique (kJ) des proies régurgitées lors de la recapture de l'oiseau, calculé en multipliant les densités énergétiques (par unité de masse humide, WW) issues de cette étude par la masse des régurgitations. Nous avons ensuite ajusté cette valeur à l'aide d'un facteur de digestibilité de 76.1% afin d'estimer l'énergie assimilée (Cooper, 1978). Le temps, quant à lui, correspondait à la durée de la dernière séance d'alimentation (min). Il est à noter que seules les séances pour lesquelles l'intervalle de retour à la colonie était inférieur à 11 h, et où la masse de la régurgitation était disponible, ont été inclus dans cette analyse. Au total, 113 paires de données GPS–TDR récoltées de 78 individus (43 femelles, 27 mâles et 8 sexe indéterminé) ont été analysées. Pour plus de détails sur les données incluses, se référer au Tableau A5 (Annexe III, p. 66) à l'exception d'un déploiement en 2023 où nous n'avions pas la masse de la régurgitation (GPS = igot-U; TDR = Axy4-Depth sur la queue; Sexe = mâle; Proie = maquereau bleu). De plus, comme pour les autres paramètres du comportement de quête alimentaire de cette étude, nous avons testé l'influence de l'espèce de proie sur la profitabilité à l'aide d'un modèle linéaire mixte (voir *Materials and Methods*).

La profitabilité, exprimée en énergie brute gagnée par minute de la dernière séance d'alimentation, variait significativement selon l'espèce de proie ($F_{2,83} = 10.50$, $p < 0.001$; Figure A25). Le lançon avait la plus faible profitabilité, qui moyennait $6.77 \pm 1.64 \text{ kJ}\cdot\text{min}^{-1}$ (étendue : $0.33\text{--}19.74 \text{ kJ}\cdot\text{min}^{-1}$) et qui était significativement inférieure à celle des autres proies combinées (moyenne $\pm$ SE : $30.66 \pm 3.33 \text{ kJ}\cdot\text{min}^{-1}$). Plus spécifiquement, la profitabilité du maquereau était en moyenne de $30.84 \pm 3.79 \text{ kJ}\cdot\text{min}^{-1}$ (étendue : $0.31\text{--}260.72 \text{ kJ}\cdot\text{min}^{-1}$), tandis que celle du capelan était de $29.63 \pm 5.60 \text{ kJ}\cdot\text{min}^{-1}$ (étendue : 5.04--

79.88 kJ·min⁻¹). La distribution de fréquences de la profitabilité est également présentée dans la Figure A26.

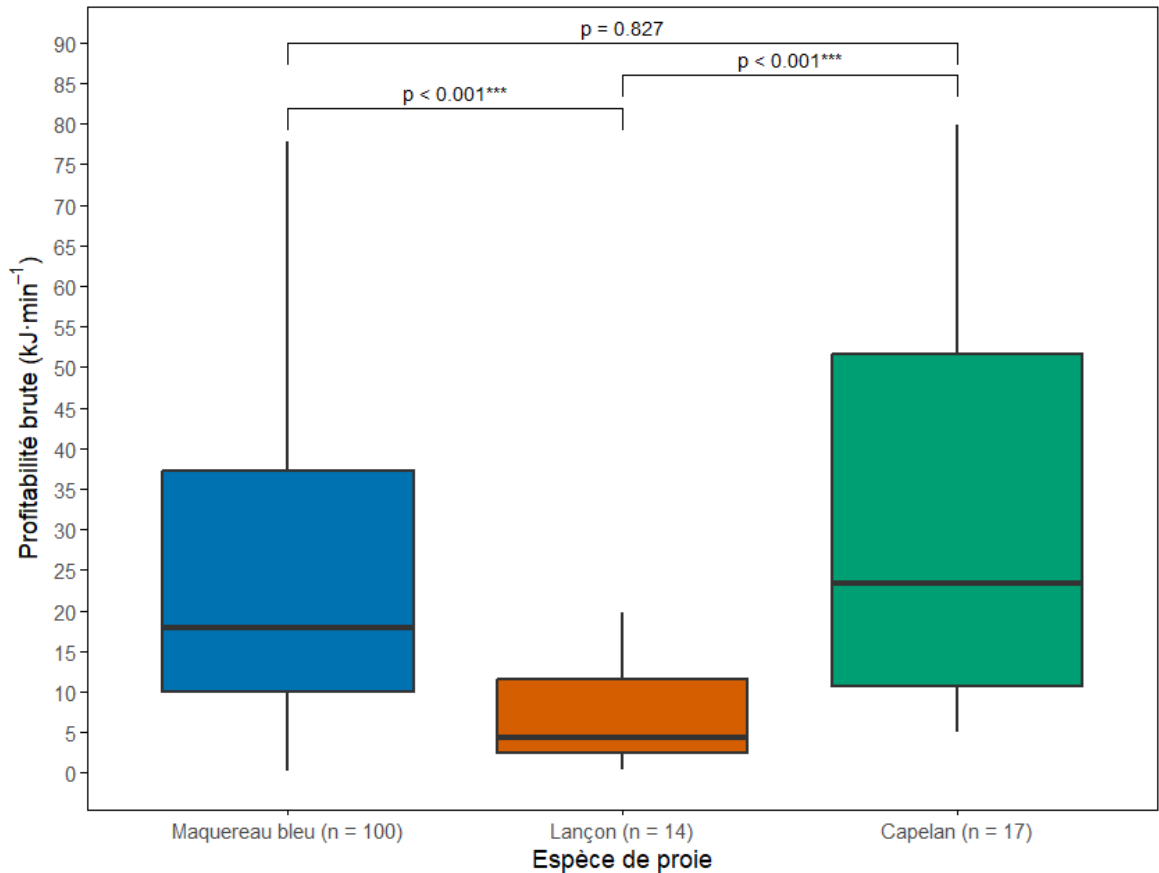


Figure A25 Profitabilité brute selon la proie. Profitabilité = énergie gagnée / durée de la dernière séance d'alimentation. Le gain énergétique a été déterminé en multipliant le contenu énergétique de la régurgitation par un facteur d'assimilation de 76.1%. Analyse basée exclusivement sur la dernière séance d'alimentation de voyages de pêche où l'oiseau a régurgité une seule espèce de proie lors de sa recapture à la colonie, et où l'intervalle de retour à la colonie était < 11 h. De plus, cette analyse nécessitait des données disponibles sur la masse de la régurgitation, afin de déterminer le contenu énergétique de celle-ci (masse de la régurgitation × densité énergétique WW de la proie). Données enregistrées par 78 oiseaux entre 2020 et 2024. n : nombre de dernières séances d'alimentation. La ligne en gras à l'intérieur de chaque boîte correspond à la médiane, les boîtes indiquent l'écart interquartile et les barres d'erreur représentent les 10e et 90e centiles. Les différences significatives entre les espèces de proies sont indiquées dans la figure (* p < 0.05 ; ** p < 0.01 ; *** p < 0.001).

ANNEXE VIII

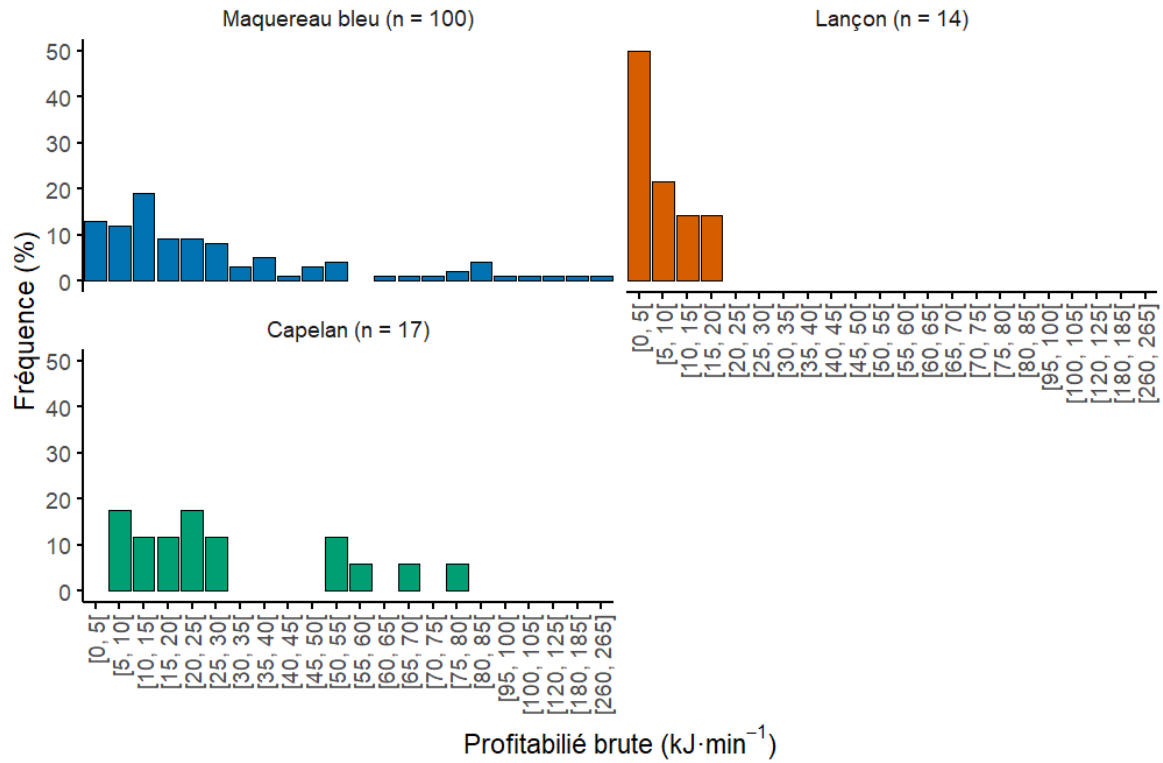


Figure A26 Distribution de fréquences de la profitabilité brute selon l'espèce de proie.
Légende comme la Figure A25.

ANNEXE IX : PARAMÈTRES DE PLONGÉES ÉVALUÉES À L'ÉCHELLE GLOBALE DU VOYAGE DE PÊCHE (TABLEAU A10)

La plupart des articles portant sur le comportement de plongée des fous de Bassan évaluent ce dernier à l'échelle globale du voyage de pêche, sans distinction entre les différentes séances d'alimentation ou entre les voyages de pêche avec et sans régurgitation (ex. : Garthe et al., 2000, 2007a, 2014; Davoren et al., 2010; d'Entremont et al., 2022a). Bien que notre projet se soit concentré sur la dernière séance d'alimentation, à titre de comparaison avec la méthode généralement utilisée, nous présentons ici les résultats des paramètres de plongées et de séances d'alimentation calculés à partir de l'ensemble des plongées des voyages de pêche où l'oiseau a régurgité une seule espèce de proie lors de sa recapture (Tableau A10). À l'exception de l'échelle utilisée (voyage vs. dernière séance d'alimentation), les mêmes méthodes d'analyses de plongées et de tests statistiques ont été utilisées (voir *Materials and Methods*).

En comparant les résultats de notre étude (voir Table 2 dans *Results*) à ceux du Tableau A10, il est possible de constater que considérer l'entièreté des plongées du voyage de pêche impacte les moyennes par espèce pour tous les paramètres analysés, ainsi que les différences significatives observées entre les espèces. Toutefois, tel que mentionné dans notre article, évaluer uniquement le comportement de plongée des fous au niveau de la dernière séance d'alimentation précise les estimations des paramètres analysés puisqu'elle a plus de chance de refléter fidèlement la capture de la proie régurgitée à la colonie (voir *Materials and Methods*).

Tableau A10 Paramètres de plongées et de séances d'alimentation, évalués sur l'ensemble du voyage de pêche, selon l'espèce de proie ciblée. Analyse basée sur 188 voyages de pêche enregistrés chez 96 fous (48 femelles, 36 mâles et 12 sexe indéterminé) entre 2020 et 2024. À noter que nous avons exclusivement analysé des voyages de pêche où l'oiseau a régurgité une seule espèce de proie lors de sa recapture à la colonie. Différences significatives : * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.

	1. Maquereau bleu	2. Lançon	3. Capelan	4. Sébaste	Statistiques	Différences significatives
Paramètres de plongées (n: plongées)	(n = 7845)	(n = 2767)	(n = 1352)	(n = 1385)		
Moyenne $\pm$ SE (intervalle) de l'heure de la journée (h)	12.17 $\pm$ 0.06 (1–21)	11.67 $\pm$ 0.09 (4–21)	11.93 $\pm$ 0.13 (4–21)	12.20 $\pm$ 0.12 (3–21)	$F_{3,3693} = 16.29$, $p < 0.001$	1 vs. 2*** 1 vs. 3*** 2 vs. 4*** 3 vs. 4***
Moyenne $\pm$ SE (intervalle) de la profondeur de plongée (m)	5.49 $\pm$ 0.03 (0.50–18.04)	3.29 $\pm$ 0.05 (0.50–20.17)	4.18 $\pm$ 0.07 (0.51–16.82)	4.38 $\pm$ 0.09 (0.50–20.78)	$F_{3,4802} = 46.76$, $p < 0.001$	1 vs. 2*** 1 vs. 3*** 1 vs. 4*** 2 vs. 4** 3 vs. 4***
Moyenne $\pm$ SE (intervalle) de la durée de plongée (s)	6 $\pm$ 0 (1–34)	4 $\pm$ 0 (1–28)	6 $\pm$ 0 (1–44)	5 $\pm$ 0 (1–37)	$F_{3,5971} = 62.39$, $p < 0.001$	1 vs. 2*** 1 vs. 3*** 1 vs. 4* 2 vs. 3** 2 vs. 4*** 3 vs. 4***
Moyenne $\pm$ SE (intervalle) du temps à la prochaine plongée (min)	25.86 $\pm$ 2.04 (0–5501.57)	5.49 $\pm$ 0.90 (0–1448.47)	18.17 $\pm$ 3.90 (0–3107.15)	48.77 $\pm$ 7.94 (0–4094.45)	$F_{3,443} = 9.20$, $p < 0.001$	1 vs. 2*** 2 vs. 4*** 3 vs. 4*
Paramètres de séances d'alimentation (n: séances d'alimentation)	(n = 524)	(n = 106)	(n = 81)	(n = 70)		
Moyenne $\pm$ SE (intervalle) de la durée de la séance d'alimentation (min)	42.46 $\pm$ 1.44 (0.95–212.98)	45.92 $\pm$ 3.92 (3.90–227.93)	30.93 $\pm$ 3.13 (2.22–195.32)	39.87 $\pm$ 4.02 (4.53–156.17)	$F_{3,184} = 2.33$, $p = 0.076$	–
Moyenne $\pm$ SE (intervalle) de plongées·séance ⁻¹	13 $\pm$ 1 (3–118)	25 $\pm$ 3 (4–157)	15 $\pm$ 2 (2–120)	17 $\pm$ 2 (4–139)	$F_{3,222} = 4.81$, $p = 0.003$	1 vs. 2**
Moyenne $\pm$ SE (intervalle) de plongées en U·séance ⁻¹ (%)	7 $\pm$ 1 (0–100)	3 $\pm$ 1 (0–45)	11 $\pm$ 2 (0–100)	8 $\pm$ 2 (0–83)	$F_{3,348} = 4.20$, $p = 0.006$	2 vs. 3**
Moyenne $\pm$ SE (intervalle) de plongées en V·séance ⁻¹ (%)	93 $\pm$ 1 (0–100)	97 $\pm$ 1 (55–100)	89 $\pm$ 2 (0–100)	92 $\pm$ 2 (17–100)	$F_{3,348} = 4.20$, $p = 0.006$	2 vs. 3**

ANNEXE X : EFFET DE LA TAILLE SUR LA DENSITÉ ÉNERGÉTIQUE CHEZ LE MAQUEREAU BLEU (FIGURE A27)

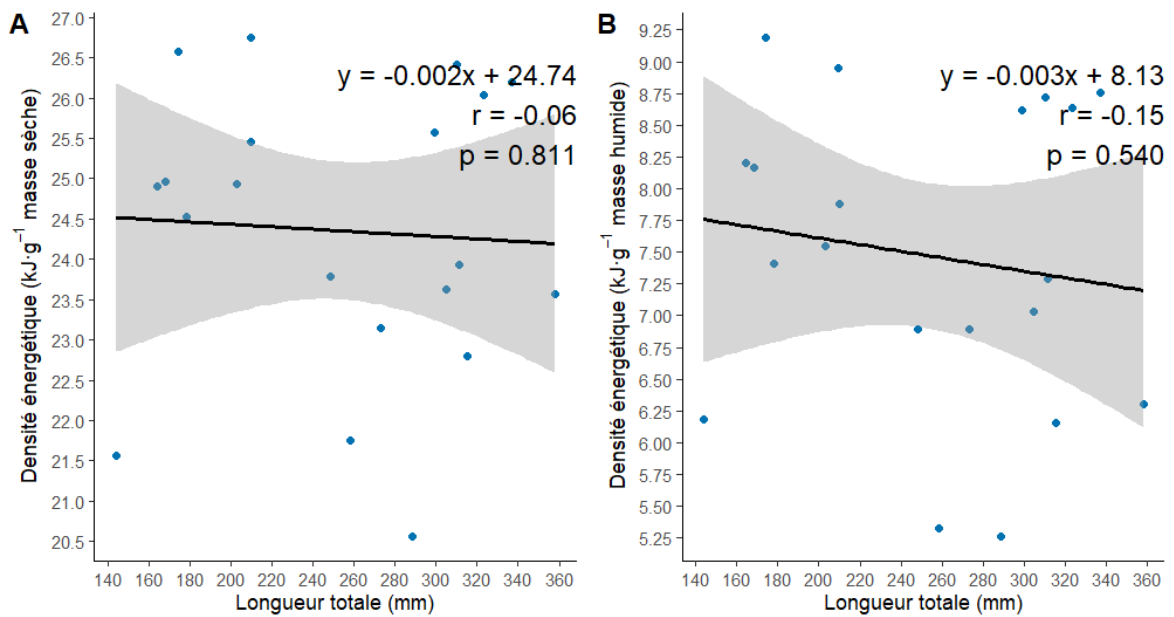


Figure A27 Relation entre la longueur totale et la densité énergétique (A) de masse sèche et (B) de masse humide du maquereau bleu. Basé sur 20 poissons régurgités par des fous de Bassan à l'Île Bonaventure. Les figures comportent la formule de la régression linéaire de modèle I ainsi que le coefficient de Pearson (r) et la valeur p correspondants.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Adams, N. J., & Klages, N. T. W. (1999). Foraging effort and prey choice in Cape gannets. *South African Journal of Marine Science*, 21(1), 157–163. <https://doi.org/10.2989/025776199784126060>
- Albo-Puigserver, M., Muñoz, A., Navarro, J., Coll, M., Pethybridge, H., Sánchez, S., & Palomera, I. (2017). Ecological energetics of forage fish from the Mediterranean Sea: Seasonal dynamics and interspecific differences. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 140, 74–82. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2017.03.002>
- Allbrook, D. L., & Quinn, J. L. (2020). The effectiveness of regulatory signs in controlling human behaviour and northern gannet (*Morus bassanus*) disturbance during breeding: An experimental test. *Journal for Nature Conservation*, 58, 125915. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2020.125915>
- Amélineau, F., Péron, C., Lescroël, A., Authier, M., Provost, P., & Grémillet, D. (2014). Windscape and tortuosity shape the flight costs of northern gannets. *Journal of Experimental Biology*, 217(6), 876–885. <https://doi.org/10.1242/jeb.097915>
- Angel, L. P., Barker, S., Berlincourt, M., Tew, E., Warwick-Evans, V., & Arnould, J. P. Y. (2015). Eating locally: Australasian gannets increase their foraging effort in a restricted range. *Biology Open*, 4(10), 1298–1305. <https://doi.org/10.1242/bio.013250>
- Ashmole, N. P. (1971). Seabird ecology and the marine environment. In D. S. Farmer & J. R. King (Eds.), *Avian biology* (Vol. 1, pp. 223–286). Academic Press.
- Atkinson, D. B. (1984). Distribution and abundance of beaked redfish in the Gulf of St. Lawrence, 1976-81. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 5, 189–197. <https://doi.org/10.2960/J.v5.a23>
- Audet, J.-N., & Lefebvre, L. (2017). What's flexible in behavioral flexibility? *Behavioral Ecology*, 28(4), 943–947. <https://doi.org/10.1093/beheco/arx007>
- Bachmann, V. M., Blum, S. E., Itay, P., Fleker, M., Levy, Y., Tchernov, D., Meron, D., & Morick, D. (2025). Wild sea turtles as bioindicators of antibiotic exposure in the levantine basin. *Total Environment Microbiology*, 1(3), 100023. <https://doi.org/10.1016/j.temicr.2025.100023>

- Bañbura, J., Lambrechts, M. M., Blondel, J., Perret, P., & Cartan-Son, M. (1999). Food handling time of blue tit chicks: Constraints and adaptation to different prey types. *Journal of Avian Biology*, 30(3), 263–270. <https://doi.org/10.2307/3677352>
- Barrett, R. T., Camphuysen, K. (C. J.), Anker-Nilssen, T., Chardine, J. W., Furness, R. W., Garthe, S., Hüppop, O., Leopold, M. F., Montevecchi, W. A., & Veit, R. R. (2007). Diet studies of seabirds: A review and recommendations. *ICES Journal of Marine Science*, 64(9), 1675–1691. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsm152>
- Becker, B. H., & Beissinger, S. R. (2003). Scale-dependent habitat selection by a nearshore seabird, the marbled murrelet, in a highly dynamic upwelling system. *Marine Ecology Progress Series*, 256, 243–255. <https://doi.org/10.3354/meps256243>
- Bennison, A., Bearhop, S., Bodey, T. W., Votier, S. C., Grecian, W. J., Wakefield, E. D., Hamer, K. C., & Jessopp, M. (2018). Search and foraging behaviors from movement data: A comparison of methods. *Ecology and Evolution*, 8(1), 13–24. <https://doi.org/10.1002/ece3.3593>
- Berrow, S. D., & Croxall, J. P. (1999). The diet of white-chinned petrels *Procellaria aequinoctialis*, Linnaeus 1758, in years of contrasting prey availability at South Georgia. *Antarctic Science*, 11(3), Article 03. <https://doi.org/10.1017/S0954102099000371>
- Bertrand, S., Joo, R., Arbulu Smet, C., Tremblay, Y., Barbraud, C., & Weimerskirch, H. (2012). Local depletion by a fishery can affect seabird foraging. *Journal of Applied Ecology*, 49(5), 1168–1177. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2012.02190.x>
- Besel, D., Hauber, M. E., Hunter, C., Ward-Smith, T., Raubenheimer, D., Millar, C. D., & Ismar, S. M. H. (2018). Multifactorial roles of interannual variability, season, and sex for foraging patterns in a sexually size monomorphic seabird, the Australasian gannet (*Morus serrator*). *Marine Biology*, 165, 72. <https://doi.org/10.1007/s00227-018-3332-0>
- Bicknell, A. W. J., Godley, B. J., Sheehan, E. V., Votier, S. C., & Witt, M. J. (2016). Camera technology for monitoring marine biodiversity and human impact. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 14(8), 424–432. <https://doi.org/10.1002/fee.1322>
- Birkhead, T. R., & Nettleship, D. N. (1987). Ecological relationships between common murrelets, *Uria aalge*, and thick-billed murrelets, *Uria lomvia*, at the Gannet Islands, Labrador. III. Feeding ecology of the young. *Canadian Journal of Zoology*, 65(7), 1638–1649. <https://doi.org/10.1139/z87-253>
- Botha, J. A., & Pistorius, P. A. (2018). Variability in the foraging distribution and diet of Cape gannets between the guard and post-guard phases of the breeding cycle. *Frontiers in Marine Science*, 5. <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00015>

- Bowen, W. D., Tully, D., Boness, D. J., Bulheier, B. M., & Marshall, G. J. (2002). Prey-dependent foraging tactics and prey profitability in a marine mammal. *Marine Ecology Progress Series*, 244, 235–245. <https://doi.org/10.3354/meps244235>
- Brêthes, J. C., Saint-Pierre, R., & Desrosiers, G. (1992). Growth and sexual maturation of the american sand lance (*Ammodytes americanus* Dekay) off the north shore of the Gulf of St. Lawrence. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 12, 41–48. <https://doi.org/10.2960/J.v12.a5>
- Brisson-Curadeau, É., & Elliott, K. H. (2019). Prey capture and selection throughout the breeding season in a deep-diving generalist seabird, the thick-billed murre. *Journal of Avian Biology*, 50(7). <https://doi.org/10.1111/jav.01930>
- Cadigan, N. G., Duplisea, D. E., Senay, C., Parent, G. J., Winger, P. D., Linton, B., & Kristinsson, K. (2022). Northwest Atlantic redfish science priorities for managing an enigmatic species complex. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 79(9), 1572–1589. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2021-0266>
- Calenge, C., & Fortmann-Roe, S. (2023). *adehabitatHR: Home range estimation* (Version 0.4.21) [R package]. <https://cran.r-project.org/web/packages/adehabitatHR/index.html>
- Camphuysen, C. J. (2005). *Understanding marine foodweb processes: An ecosystem approach to sustainable sandeel fisheries in the North Sea* (IMPRESS final report). Royal Netherlands Institute for Sea Research.
- Camphuysen, C. J. (2011). Northern gannets *Morus bassanus* in the North Sea: Foraging distribution and feeding techniques around the Bass Rock. *British Birds*, 104(2), 60–76.
- Camphuysen, C. J., Calvo, B., Durinck, J., Ensor, K., Follestad, A., Furness, R. W., Garthe, S., Leaper, G., Skov, H., Tasker, M. L., & Winter, C. J. N. (1995). *Consumption of discards by seabirds in the North Sea* (Final report EC DG XIV research contract BIOECO/03/10. NIOZ-RAPPORT 1995-5). Netherlands Institute for Sea Research.
- Cansse, T., Fauchet, L., Wells, M. R., & Arnould, J. P. Y. (2020). Factors influencing prey capture success and profitability in Australasian gannets (*Morus serrator*). *Biology Open*, 9(1), bio047514. <https://doi.org/10.1242/bio.047514>
- Chardine, J. W., Rail, J.-F., & Wilhelm, S. (2013). Population dynamics of northern gannets in North America, 1984–2009. *Journal of Field Ornithology*, 84(2), 187–192. <https://doi.org/10.1111/jfo.12017>

- Chiaradia, A., Ropert-Coudert, Y., Healy, M., & Knott, N. (2005). Finding the balance: The effect of the position of external devices on little penguins. *Polar Bioscience*, 18, 46–53.
- Clark, B. L., Vigfúsdóttir, F., Jessopp, M. J., Burgos, J. M., Bodey, T. W., & Votier, S. C. (2020). Gannets are not attracted to fishing vessels in Iceland—Potential influence of a discard ban and food availability. *ICES Journal of Marine Science*, 77(2), 692–700. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsz233>
- Clark, B. L., Vigfúsdóttir, F., Wanless, S., Hamer, K. C., Bodey, T. W., Bearhop, S., Bennison, A., Blackburn, J., Cox, S. L., d’Entremont, K. J. N., Garthe, S., Grémillet, D., Jessopp, M., Lane, J., Lescroël, A., Montevecchi, W. A., Pascall, D. J., Provost, P., Wakefield, E. D., ... Votier, S. C. (2024). Northern gannet foraging trip length increases with colony size and decreases with latitude. *Royal Society Open Science*, 11(9), 240708. <https://doi.org/10.1098/rsos.240708>
- Cohen, A. C., & Tang, R. (1997). Relative prey weight influences handling time and biomass extraction in *Sinea confusa* and *Zelus renardii* (Heteroptera: Reduviidae). *Environmental Entomology*, 26(3), 559–565. <https://doi.org/10.1093/ee/26.3.559>
- Cooper, J. (1978). Energetic requirements for growth and maintenance of the Cape gannet (Aves; Sulidae). *Zoologica Africana*, 13(2), 305–317. <https://doi.org/10.1080/00445096.1978.11447631>
- Cosolo, M., Ferrero, E. A., & Sponza, S. (2010). Prey ecology and behaviour affect foraging strategies in the great cormorant. *Marine Biology*, 157(11), 2533–2544. <https://doi.org/10.1007/s00227-010-1517-2>
- Cossaboon, J. M., Hoh, E., Chivers, S. J., Weller, D. W., Danil, K., Maruya, K. A., & Dodder, N. G. (2019). Apex marine predators and ocean health: Proactive screening of halogenated organic contaminants reveals ecosystem indicator species. *Chemosphere*, 221, 656–664. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2019.01.050>
- Cox, S., Miller, P. I., Embling, C. B., Scales, K. L., Bicknell, A. W. J., Hosegood, P. J., Morgan, G., Ingram, S. N., & Votier, S. C. (2016). Seabird diving behaviour reveals the functional significance of shelf-sea fronts as foraging hotspots. *Royal Society Open Science*, 3(9), 160317. <https://doi.org/10.1098/rsos.160317>
- Croxall, J. P., Butchart, S. H. M., Lascelles, B., Stattersfield, A. J., Sullivan, B., Symes, A., & Taylor, P. (2012). Seabird conservation status, threats and priority actions: A global assessment. *Bird Conservation International*, 22, 1–34. <https://doi.org/10.1017/S0959270912000020>
- Cury, P. M., Boyd, I. L., Bonhommeau, S., Anker-Nilssen, T., Crawford, R. J. M., Furness, R. W., Mills, J. A., Murphy, E. J., Österblom, H., Paleczny, M., Piatt, J. F., Roux, J.-

- P., Shannon, L., & Sydeman, W. J. (2011). Global seabird response to forage fish depletion—One-third for the birds. *Science*, 334(6063), 1703–1706. <https://doi.org/10.1126/science.1212928>
- d’Entremont, K. J. N., Davoren, G. K., Walsh, C. J., Wilhelm, S. I., & Montevecchi, W. A. (2022a). Intra- and inter-annual shifts in foraging tactics by parental northern gannets *Morus bassanus* indicate changing prey fields. *Marine Ecology Progress Series*, 698, 155–170. <https://doi.org/10.3354/meps14164>
- d’Entremont, K. J. N., Guzzwell, L. M., Wilhelm, S. I., Friesen, V. L., Davoren, G. K., Walsh, C. J., & Montevecchi, W. A. (2022b). Northern gannets (*Morus bassanus*) breeding at their southern limit struggle with prey shortages as a result of warming waters. *ICES Journal of Marine Science*, 79(1), 50–60. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsab240>
- d’Entremont, K. J. N., Pratte, I., Gjerdrum, C., Wong, S. N. P., & Montevecchi, W. A. (2023). Quantifying inter-annual variability on the space-use of parental northern gannets (*Morus bassanus*) in pursuit of different prey types. *PLoS ONE*, 18(7), e0288650. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0288650>
- Davoren, G. K. (2024). Variable forage fish biomass and phenology influence marine predator diet, foraging behavior, and species interactions in coastal Newfoundland, Canada. *ICES Journal of Marine Science*, 81(4), 629–642. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsae021>
- Davoren, G. K., & Burger, A. E. (1999). Differences in prey selection and behaviour during self-feeding and chick provisioning in rhinoceros auklets. *Animal Behaviour*, 58(4), 853–863. <https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1209>
- Davoren, G. K., Garthe, S., Montevecchi, W. A., & Benvenuti, S. (2010). Influence of prey behaviour and other predators on the foraging activities of a marine avian predator in a Low Arctic ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 404, 275–287. <https://doi.org/10.3354/meps08370>
- Eaton, C. A., Ackman, R. G., Tocher, C. S., & Spencer, K. D. (1975). Canadian capelin 1972–1973. Fat and moisture composition, and fatty acids of some oils and lipid extract triglycerides. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 32(4), 507–513. <https://doi.org/10.1139/f75-062>
- Einoder, L. D. (2009). A review of the use of seabirds as indicators in fisheries and ecosystem management. *Fisheries Research*, 95(1), 6–13. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2008.09.024>

- Elliott, K. H., Woo, K., Gaston, A. J., Benvenuti, S., Dall'Antonia, L., & Davoren, G. K. (2008). Seabird foraging behaviour indicates prey type. *Marine Ecology Progress Series*, 354, 289–303. <https://doi.org/10.3354/meps07221>
- Erikstad, K. E., Fauchald, P., Tveraa, T., & Steen, H. (1998). On the cost of reproduction in long-lived birds: The influence of environmental variability. *Ecology*, 79(5), 1781–1788. <https://doi.org/10.2307/176796>
- Fayet, A. L., Clucas, G. V., Anker-Nilssen, T., Syposz, M., & Hansen, E. S. (2021). Local prey shortages drive foraging costs and breeding success in a declining seabird, the Atlantic puffin. *Journal of Animal Ecology*, 90(5), 1152–1164. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13442>
- Frankish, C. K., Manica, A., Navarro, J., & Phillips, R. A. (2021). Movements and diving behaviour of white-chinned petrels: Diurnal variation and implications for bycatch mitigation. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 31(7), 1715–1729. <https://doi.org/10.1002/aqc.3573>
- Fretwell, S. D., & Lucas Jr., H. L. (1969). On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica*, 19(1), 16–36. <https://doi.org/10.1007/BF01601953>
- Furness, R. W., & Camphuysen, K. (C. J.). (1997). Seabirds as monitors of the marine environment. *ICES Journal of Marine Science*, 54(4), 726–737. <https://doi.org/10.1006/jmsc.1997.0243>
- Galbraith, P. S., & Grégoire, G. (2015). *Habitat thermique du maquereau bleu; profondeur de l'isotherme de 8 °C dans le sud du golfe du Saint-Laurent entre 1960 et 2014* (Secr. can. de consult. sci. du MPO. Doc. de rech. 2014/116).
- Galef, B. G., & Giraldeau, L.-A. (2001). Social influences on foraging in vertebrates: Causal mechanisms and adaptive functions. *Animal Behaviour*, 61(1), 3–15. <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1557>
- Gamboa, S., Galván, S., Sobral, M., Hernández Fernández, M., & Varela, S. (2025). The division of food space among mammalian species on biomes. *Ecography*, 2025(10), e07660. <https://doi.org/10.1002/ecog.07660>
- Garthe, S., Benvenuti, S., & Montevecchi, W. A. (2000). Pursuit plunging by northern gannets (*Sula bassana*) “feeding on capelin (*Mallotus villosus*).” *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 267(1454), 1717–1722. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1200>

- Garthe, S., Benvenuti, S., & Montevecchi, W. A. (2003). Temporal patterns of foraging activities of northern gannets, *Morus bassanus*, in the northwest Atlantic Ocean. *Canadian Journal of Zoology*, 81(3), 453–461. <https://doi.org/10.1139/z03-027>
- Garthe, S., Camphuysen, K., & Furness, R. W. (1996). Amounts of discards by commercial fisheries and their significance as food for seabirds in the North Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 136, 1–11. <https://doi.org/10.3354/meps136001>
- Garthe, S., Guse, N., Montevecchi, W. A., Rail, J.-F., & Grégoire, F. (2014). The daily catch: Flight altitude and diving behavior of northern gannets feeding on Atlantic mackerel. *Journal of Sea Research*, 85, 456–462. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2013.07.020>
- Garthe, S., Montevecchi, W. A., Chapdelaine, G., Rail, J.-F., & Hedd, A. (2007a). Contrasting foraging tactics by northern gannets (*Sula bassana*) breeding in different oceanographic domains with different prey fields. *Marine Biology*, 151, 687–694. <https://doi.org/10.1007/s00227-006-0523-x>
- Garthe, S., Montevecchi, W. A., & Davoren, G. K. (2007b). Flight destinations and foraging behaviour of northern gannets (*Sula bassana*) preying on a small forage fish in a low-Arctic ecosystem. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 54(3–4), 311–320. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2006.11.008>
- Garthe, S., Montevecchi, W. A., & Davoren, G. K. (2011). Inter-annual changes in prey fields trigger different foraging tactics in a large marine predator. *Limnology and Oceanography*, 56(3), 802–812. <https://doi.org/10.4319/lo.2011.56.3.0802>
- Garthe, S., Peschko, V., Kubetzki, U., & Corman, A.-M. (2017). Seabirds as samplers of the marine environment – a case study in northern gannets. *Ocean Science*, 13, 337–347. <https://doi.org/10.5194/os-13-337-2017>
- Gissi, E., Manea, E., Mazaris, A. D., Frascchetti, S., Almpanidou, V., Bevilacqua, S., Coll, M., Guarnieri, G., Lloret-Lloret, E., Pascual, M., Petza, D., Rilov, G., Schonwald, M., Stelzenmüller, V., & Katsanevakis, S. (2021). A review of the combined effects of climate change and other local human stressors on the marine environment. *Science of The Total Environment*, 755(Pt 1), 142564. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.142564>
- Guillemette, M. (1991). *Sélection de l'habitat et stratégies alimentaires chez l'eider à duvet en hiver dans l'archipel de Mingan, golfe du Saint-Laurent* [Ph.D. thesis, Université Laval]. WorldCat.
- Guillemette, M., Grégoire, F., Bouillet, D., Rail, J.-F., Bolduc, F., Caron, A., & Pelletier, D. (2018). Breeding failure of seabirds in relation to fish depletion: Is there one universal threshold of food abundance? *Marine Ecology Progress Series*, 587, 235–245. <https://doi.org/10.3354/meps12442>

- Guillemette, M., Pelletier, D., Grandbois, J.-M., & Butler, P. J. (2007). Flightlessness and the energetic cost of wing molt in a large sea duck. *Ecology*, 88(11), 2936–2945. <https://doi.org/10.1890/06-1751.1>
- Gulka, J., Carvalho, P. C., Jenkins, E., Johnson, K., Maynard, L., & Davoren, G. K. (2017). Dietary niche shifts of multiple marine predators under varying prey availability on the northeast Newfoundland coast. *Frontiers in Marine Science*, 4. <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00324>
- Halpern, B. S., Walbridge, S., Selkoe, K. A., Kappel, C. V., Micheli, F., D'Agrosa, C., Bruno, J. F., Casey, K. S., Ebert, C., Fox, H. E., Fujita, R., Heinemann, D., Lenihan, H. S., Madin, E. M. P., Perry, M. T., Selig, E. R., Spalding, M., Steneck, R., & Watson, R. (2008). A global map of human impact on marine ecosystems. *Science*, 319(5865), 948–952. <https://doi.org/10.1126/science.1149345>
- Hamer, K. C., Furness, R. W., & Caldow, R. W. G. (1991). The effects of changes in food availability on the breeding ecology of great skuas *Catharacta skua* in Shetland. *Journal of Zoology*, 223(2), 175–188. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1991.tb04758.x>
- Hamer, K. C., Humphreys, E. M., Garthe, S., Hennicke, J., Peters, G., Grémillet, D., Phillips, R. A., Harris, M. P., & Wanless, S. (2007). Annual variation in diets, feeding locations and foraging behaviour of gannets in the North Sea: Flexibility, consistency and constraint. *Marine Ecology Progress Series*, 338, 295–305. <https://doi.org/10.3354/meps338295>
- Hamer, K. C., Humphreys, E. M., Magalhães, M. C., Garthe, S., Hennicke, J., Peters, G., Grémillet, D., Skov, H., & Wanless, S. (2009). Fine-scale foraging behaviour of a medium-ranging marine predator. *Journal of Animal Ecology*, 78(4), 880–889. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01549.x>
- Harding, A. M. A., Piatt, J. F., & Schmutz, J. A. (2007a). Seabird behavior as an indicator of food supplies: Sensitivity across the breeding season. *Marine Ecology Progress Series*, 352, 269–274.
- Harding, A. M. A., Piatt, J. F., Schmutz, J. A., Shultz, M. T., Pelt, T. I. V., Kettle, A. B., & Speckman, S. G. (2007b). Prey density and the behavioral flexibility of a marine predator: The common murre (*Uria aalge*). *Ecology*, 88(8), 2024–2033. <https://doi.org/10.1890/06-1695.1>
- Harris, M. P., & Hislop, J. R. G. (1978). The food of young puffins *Fratercula arctica*. *Journal of Zoology*, 185(2), 213–236. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1978.tb03323.x>

- Hislop, J. R. G., Harris, M. P., & Smith, J. G. M. (1991). Variation in the calorific value and total energy content of the lesser sandeel (*Ammodytes marinus*) and other fish preyed on by seabirds. *Journal of Zoology*, 224(3), 501–517. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1991.tb06039.x>
- Hixon, M. A. (1982). Energy maximizers and time minimizers: Theory and reality. *The American Naturalist*, 119(4), 596–599.
- Hoegh-Guldberg, O., & Bruno, J. F. (2010). The impact of climate change on the world's marine ecosystems. *Science*, 328(5985), 1523–1528. <https://doi.org/10.1126/science.1189930>
- Khamassi, S., Coussau, L., Guillemette, M., & Robert, D. (2020). Evidence of post-larval growth-selective mortality in Atlantic mackerel revealed by the collection of young-of-the-year juveniles ingested by the northern gannet. *Marine Ecology Progress Series*, 650, 95–106. <https://doi.org/10.3354/meps13382>
- Kuznetsova, A., Brockhoff, P. B., & Christensen, R. H. B. (2017). lmerTest Package: Tests in linear mixed effects models. *Journal of Statistical Software*, 82(13), 1–26. <https://doi.org/10.18637/jss.v082.i13>
- Lawson, J. W., Magalhães, A. M., & Miller, E. H. (1998). Important prey species of marine vertebrate predators in the northwest Atlantic: Proximate composition and energy density. *Marine Ecology Progress Series*, 164, 13–20. <https://doi.org/10.3354/meps164013>
- Le Bot, T., Lescroël, A., Fort, J., Péron, C., Gimenez, O., Provost, P., & Grémillet, D. (2019). Fishery discards do not compensate natural prey shortage in northern gannets from the English Channel. *Biological Conservation*, 236, 375–384. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.05.040>
- Lea, S. E. G., Chow, P. K. Y., Leaver, L. A., & McLaren, I. P. L. (2020). Behavioral flexibility: A review, a model, and some exploratory tests. *Learning & Behavior*, 48, 173–187. <https://doi.org/10.3758/s13420-020-00421-w>
- Legendre, P., & Oksanen, J. (2024). *lmodel2: Model II regression* (Version 1.7-4) [R package]. <https://cran.r-project.org/web/packages/lmodel2/index.html>
- Lenth, R. V., Piaskowski, J., Banfai, B., Bolker, B., Buerkner, P., Giné-Vázquez, I., Hervé, M., Jung, M., Love, J., Miguez, F., Riebl, H., & Singmann, H. (2024). *emmeans: Estimated marginal means, aka least-squares means* (Version 1.10.4) [R package]. <https://cran.r-project.org/web/packages/emmeans/index.html>

- Lewis, S., Benvenuti, S., Dall'Antonia, L., Griffiths, R., Money, L., Sherratt, T. N., Wanless, S., & Hamer, K. C. (2002). Sex-specific foraging behaviour in a monomorphic seabird. *Proceedings: Biological Sciences*, 269(1501), 1687–1693.
- Lewis, S., Benvenuti, S., Daunt, F., Wanless, S., Dall'Antonia, L., Luschi, P., Elston, D. A., Hamer, K. C., & Sherratt, T. N. (2004a). Partitioning of diving effort in foraging trips of northern gannets. *Canadian Journal of Zoology*, 82(12), 1910–1916. <https://doi.org/10.1139/z05-005>
- Lewis, S., Hamer, K. C., Money, L., Griffiths, R., Wanless, S., & Sherratt, T. N. (2004b). Brood neglect and contingent foraging behavior in a pelagic seabird. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 56(1), 81–88. <https://doi.org/10.1007/s00265-004-0762-0>
- Lewison, R., Oro, D., Godley, B. J., Underhill, L., Bearhop, S., Wilson, R. P., Ainley, D., Arcos, J. M., Boersma, P. D., Borboroglu, P. G., Boulinier, T., Frederiksen, M., Genovart, M., González-Solís, J., Green, J. A., Grémillet, D., Hamer, K. C., Hilton, G. M., Hyrenbach, K. D., ... Yorio, P. (2012). Research priorities for seabirds: Improving conservation and management in the 21st century. *Endangered Species Research*, 17, 93–121. <https://doi.org/10.3354/esr00419>
- Lima, S. L., Valone, T. J., & Caraco, T. (1985). Foraging-efficiency-predation-risk trade-off in the grey squirrel. *Animal Behaviour*, 33(1), 155–165. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(85\)80129-9](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(85)80129-9)
- Lovell, M. S., Polito, M. J., Schuster, J. A., Shallow, E. E., Janosik, A. M., Falterman, B. J., & Dance, M. A. (2024). Seasonal variability in the feeding ecology of an oceanic predator. *Scientific Reports*, 14(1), 17353. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-63557-z>
- Lowry, M. S., Nehasil, S. E., & Moore, J. E. (2022). Spatio-temporal diet variability of the California sea lion *Zalophus californianus* in the southern California Current Ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 692, 1–21. <https://doi.org/10.3354/meps14096>
- Lowther, A. D., Staniland, I., Lydersen, C., & Kovacs, K. M. (2020). Male Antarctic fur seals: Neglected food competitors of bioindicator species in the context of an increasing Antarctic krill fishery. *Scientific Reports*, 10, 18436. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-75148-9>
- Loxdale, H. D., & Harvey, J. A. (2023). Generalism in nature: A community ecology perspective. *Community Ecology*, 24, 113–125. <https://doi.org/10.1007/s42974-022-00130-6>

- Lüdecke, D., Ben-Shachar, M. S., Patil, I., Waggoner, P., & Makowski, D. (2021). performance: An R package for assessment, comparison and testing of statistical models. *Journal of Open Source Software*, 6(60), 3139. <https://doi.org/10.21105/joss.03139>
- Luque, S. P. (2007). Diving behaviour analysis in R. *R News*, 7(3), 8–14.
- Luque, S. P. (2024). *diveMove: Dive analysis and calibration* (Version 1.6.2.) [R package]. <https://cran.r-project.org/web/packages/diveMove/index.html>
- MacArthur, R. H., & Pianka, E. R. (1966). On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist*, 100(916), 603–609. (world). <https://doi.org/10.1086/282454>
- Machovsky-Capuska, G. E. M., Vaughn, R. L., Würsig, B., Katzir, G., & Raubenheimer, D. (2011). Dive strategies and foraging effort in the Australasian gannet *Morus serrator* revealed by underwater videography. *Marine Ecology Progress Series*, 442, 255–261. <https://doi.org/10.3354/meps09458>
- McHuron, E. A., Robinson, P. W., Simmons, S. E., Kuhn, C. E., Fowler, M., & Costa, D. P. (2016). Foraging strategies of a generalist marine predator inhabiting a dynamic environment. *Oecologia*, 182, 995–1005. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3732-0>
- Montevecchi, W. A. (2007). Binary dietary responses of northern gannets *Sula bassana* indicate changing food web and oceanographic conditions. *Marine Ecology Progress Series*, 352, 213–220. <https://doi.org/10.3354/meps07075>
- Montevecchi, W. A., Benvenuti, S., Garthe, S., Davoren, G. K., & Fifield, D. (2009). Flexible foraging tactics by a large opportunistic seabird preying on forage- and large pelagic fishes. *Marine Ecology Progress Series*, 385, 295–306. <https://doi.org/10.3354/meps08006>
- Montevecchi, W. A., Hedd, A., McFarlane Tranquilla, L., Fifield, D. A., Burke, C. M., Regular, P. M., Davoren, G. K., Garthe, S., Robertson, G. J., & Phillips, R. A. (2012). Tracking seabirds to identify ecologically important and high risk marine areas in the western North Atlantic. *Biological Conservation, Seabirds and Marine Protected Areas Planning*, 156, 62–71. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.12.001>
- Montevecchi, W. A., & Piatt, J. (1984). Composition and energy contents of mature inshore spawning capelin (*Mallotus villosus*): Implications for seabird predators. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 78(1), 15–20. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(84\)90084-7](https://doi.org/10.1016/0300-9629(84)90084-7)
- Montevecchi, W. A., & Porter, J. M. (1980). Parental investments by seabirds at the breeding area with emphasis on northern gannets, *Morus bassanus*. In J. Burger, B. L. Olla, &

- H. E. Winn (Eds.), *Behavior of Marine Animals: Current Perspectives in Research. Marine Birds* (pp. 323–365). Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4684-2988-6_9
- Montevecchi, W. A., Ricklefs, R. E., Kirkham, I. R., & Gabaldon, D. (1984). Growth energetics of nestling northern gannets (*Sula bassanus*). *The Auk*, 101(2), 334–341.
- Moore, B. D., & Foley, W. J. (2000). A review of feeding and diet selection in koalas (*Phascolarctos cinereus*). *Australian Journal of Zoology*, 48(3), 317–333. <https://doi.org/10.1071/ZO99034>
- Munro, Wm. T. (1965). *Bonaventure Island migratory bird sanctuary*. Canadian Wildlife Service. https://publications.gc.ca/collections/collection_2024/eccc/cw66/CW66-1123-1965-eng.pdf
- Nelson, B. (1978a). *The Gannet*. Buteo Books.
- Nelson, B. (1978b). *The Sulidae: Gannets and Boobies*. Oxford University Press.
- Orians, G. H., & Pearson, N. E. (1979). On the theory of central place foraging. In J. Horn, R. D. Mitchell, & G. R. Stairs (Eds.), *Analysis of ecological systems* (pp. 155–177). Ohio State University Press.
- O'Toole, M. D., Lea, M.-A., Guinet, C., Schick, R., & Hindell, M. A. (2015). Foraging strategy switch of a top marine predator according to seasonal resource differences. *Frontiers in Marine Science*, 2, 21. <https://doi.org/10.3389/fmars.2015.00021>
- Paleczny, M., Hammill, E., Karpouzi, V., & Pauly, D. (2015). Population trend of the world's monitored seabirds, 1950–2010. *PLoS ONE*, 10(6), e0129342. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0129342>
- Pebesma, E. (2018). Simple features for R: Standardized support for spatial vector data. *The R Journal*, 10(1), 439–446. <https://doi.org/10.32614/RJ-2018-009>
- Pebesma, E., & Bivand, R. (2023). *Spatial data science: With applications in R* (1st ed.). Chapman and Hall/CRC. <https://doi.org/10.1201/9780429459016>
- Pedersen, J., & Hislop, J. R. G. (2001). Seasonal variations in the energy density of fishes in the North Sea. *Journal of Fish Biology*, 59(2), 380–389. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2001.tb00137.x>
- Pelletier, D., Enfru, J., Desjardins, L., Martigny, P., & Guillemette, M. (2025). Avian vomitomics: Using seabird regurgitations to assess forage fish size and age distributions as a complement to traditional survey methods. *ICES Journal of Marine Science*, 82(8), fsaf141. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsaf141>

- Perry, G., & Pianka, E. R. (1997). Animal foraging: Past, present and future. *Trends in Ecology & Evolution*, 12(9), 360–364. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(97\)01097-5](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(97)01097-5)
- Petrovski, N., Sutton, G. J., & Arnould, J. P. Y. (2023). Energetic consequences of prey type in little penguins (*Eudyptula minor*). *Royal Society Open Science*, 10(8), 221595. <https://doi.org/10.1098/rsos.221595>
- Phillips, J. A., Guilford, T., & Fayet, A. L. (2023). How do resource distribution and taxonomy affect the use of dual foraging in seabirds? A review. *Behavioral Ecology*, 34(5), 769–779. <https://doi.org/10.1093/beheco/arad052>
- Piatt, J. F., Sydeman, W. J., & Wiese, F. (2007). Introduction: A modern role for seabirds as indicators. *Marine Ecology Progress Series*, 352, 199–204.
- Pichegru, L., Ryan, P. G., van der Lingen, C. D., Coetzee, J., Ropert-Coudert, Y., & Grémillet, D. (2007). Foraging behaviour and energetics of Cape gannets *Morus capensis* feeding on live prey and fishery discards in the Benguela upwelling system. *Marine Ecology Progress Series*, 350, 127–136. <https://doi.org/10.3354/meps07128>
- Pinaud, D., Cherel, Y., & Weimerskirch, H. (2005). Effect of environmental variability on habitat selection, diet, provisioning behaviour and chick growth in yellow-nosed albatrosses. *Marine Ecology Progress Series*, 298, 295–304. <https://doi.org/10.3354/meps298295>
- Pyke, G. H. (1984). Optimal foraging theory: A critical review. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15, 523–575.
- R Core Team. (2025). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>.
- Ricklefs, R. E. (1974). Energetics of reproduction in birds. In R. A. Paynter (Ed.), *Avian energetics* (pp. 152–297). Nuttall Ornithological Club.
- Ropert-Coudert, Y., Daunt, F., Kato, A., Ryan, P. G., Lewis, S., Kobayashi, K., Mori, Y., Grémillet, D., & Wanless, S. (2009). Underwater wingbeats extend depth and duration of plunge dives in northern gannets *Morus bassanus*. *Journal of Avian Biology*, 40(4), 380–387. <https://doi.org/10.1111/j.1600-048X.2008.04592.x>
- Ropert-Coudert, Y., Grémillet, D., Kato, A., Ryan, P. G., Naito, Y., & Le Maho, Y. (2004a). A fine-scale time budget of Cape gannets provides insights into the foraging strategies of coastal seabirds. *Animal Behaviour*, 67(5), 985–992. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2003.09.010>

- Ropert-Coudert, Y., Grémillet, D., Ryan, P., Kato, A., Naito, Y., & Le Maho, Y. (2004b). Between air and water: The plunge dive of the Cape gannet *Morus capensis*. *Ibis*, 146(2), 281–290. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919x.2003.00250.x>
- Ropert-Coudert, Y., Kato, A., Bost, C.-A., Rodary, D., Sato, K., Le Maho, Y., & Naito, Y. (2002). Do Adélie penguins modify their foraging behaviour in pursuit of different prey? *Marine Biology*, 140, 647–652. <https://doi.org/10.1007/s00227-001-0719-z>
- Ropert-Coudert, Y., & Wilson, R. P. (2005). Trends and perspectives in animal-attached remote sensing. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 3(8), 437–444. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2005\)003%255B0437:TAPIAR%255D2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2005)003%255B0437:TAPIAR%255D2.0.CO;2)
- Runge, J. A., & De Lafontaine, Y. (1996). Characterization of the pelagic ecosystem in surface waters of the northern Gulf of St. Lawrence in early summer: The larval redfish-Calanus-microplankton interaction. *Fisheries Oceanography*, 5(1), 21–37. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2419.1996.tb00014.x>
- Sakai, R., Okado, J., Kumagai, A., Thiebot, J.-B., & Watanuki, Y. (2025). Foraging areas and trip duration vary with the main prey captured, in a day-foraging/night-provisioning seabird. *Journal of Ornithology*, 166, 131–143. <https://doi.org/10.1007/s10336-024-02218-4>
- Schoener, T. W. (1971). Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2, 369–404. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.02.110171.002101>
- Schreer, J. F., Kovacs, K. M., & O'Hara Hines, R. J. (2001). Comparative diving patterns of pinnipeds and seabirds. *Ecological Monographs*, 71(1), 137–162. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2001\)071%255B0137:CDPOPA%255D2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2001)071%255B0137:CDPOPA%255D2.0.CO;2)
- Senay, C., Ouellette-Plante, J., Bourdages, H., Bermingham, T., 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).
- Sette, O. E. (1950). Biology of the Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) of North America: Part II—migration and habits. In *Fisheries Bulletin of the Fish and Wildlife Service* (Vol. 51, pp. 251–358). United States Fish and Wildlife Service.
- Simeone, A., & Wilson, R. P. (2003). In-depth studies of Magellanic penguin (*Spheniscus magellanicus*) foraging: Can we estimate prey consumption by perturbations in the dive profile? *Marine Biology*, 143, 825–831. <https://doi.org/10.1007/s00227-003-1114-8>

- Smith, J. E., & Pinter-Wollman, N. (2021). Observing the unwatchable: Integrating automated sensing, naturalistic observations and animal social network analysis in the age of big data. *Journal of Animal Ecology*, 90(1), 62–75. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13362>
- Spitz, J., & Jouma'a, J. (2013). Variability in energy density of forage fishes from the Bay of Biscay (north-east Atlantic Ocean): Reliability of functional grouping based on prey quality. *Journal of Fish Biology*, 82(6), 2147–2152. <https://doi.org/10.1111/jfb.12142>
- Stauss, C., Bearhop, S., Bodey, T. W., Garthe, S., Gunn, C., Grecian, W. J., Inger, R., Knight, M. E., Newton, J., Patrick, S. C., Phillips, R. A., Waggitt, J. J., & Votier, S. C. (2012). Sex-specific foraging behaviour in northern gannets *Morus bassanus*: Incidence and implications. *Marine Ecology Progress Series*, 457, 151–162. <https://doi.org/10.3354/meps09734>
- Stephens, D. W., Brown, J. S., & Ydenberg, R. C. (Eds.). (2008). *Foraging: Behavior and ecology*. University of Chicago Press.
- Surette, T. J. (2016). *Abundance indices of Atlantic herring (Clupea harengus) from the southern Gulf of St. Lawrence based on the September multispecies bottom trawl survey* (DFO Can. Sci. Advis. Sec. Res. Doc. 2016/064).
- Templeman, W. (1959). *Redfish distribution in the North Atlantic* (W. E. Ricker & N. M. Carter, Eds.). Fisheries Research Board of Canada und the Minister of Fisheries.
- Thaxter, C. B., Lascelles, B., Sugar, K., Cook, A. S. C. P., Roos, S., Bolton, M., Langston, R. H. W., & Burton, N. H. K. (2012). Seabird foraging ranges as a preliminary tool for identifying candidate Marine Protected Areas. *Biological Conservation, Seabirds and Marine Protected Areas Planning*, 156, 53–61. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.12.009>
- Thiebault, A., Semeria, M., Lett, C., & Tremblay, Y. (2016). How to capture fish in a school? Effect of successive predator attacks on seabird feeding success. *Journal of Animal Ecology*, 85(1), 157–167. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12455>
- Thums, M., Bradshaw, C. J. A., & Hindell, M. A. (2008). A validated approach for supervised dive classification in diving vertebrates. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 363(1–2), 75–83. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.06.024>
- Vandenabeele, S. P., Shepard, E. L., Grogan, A., & Wilson, R. P. (2012). When three per cent may not be three per cent; device-equipped seabirds experience variable flight constraints. *Marine Biology*, 159, 1–14. <https://doi.org/10.1007/s00227-011-1784-6>

- Vieira, B. P., Furness, R. W., & Nager, R. G. (2018). What do we know about black skimmers? A review on its annual-cycle and life-history main events. *Ardea*, 106(2), 119–130. <https://doi.org/10.5253/arde.v106i2.a4>
- Votier, S. C., Bearhop, S., Witt, M. J., Inger, R., Thompson, D., & Newton, J. (2010). Individual responses of seabirds to commercial fisheries revealed using GPS tracking, stable isotopes and vessel monitoring systems. *Journal of Applied Ecology*, 47(2), 487–497. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01790.x>
- Votier, S. C., Bicknell, A., Cox, S. L., Scales, K. L., & Patrick, S. C. (2013). A bird's eye view of discard reforms: Bird-borne cameras reveal seabird/fishery interactions. *PLoS ONE*, 8(3), e57376. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0057376>
- Wanless, S., Frederiksen, M., Daunt, F., Scott, B. E., & Harris, M. P. (2007). Black-legged kittiwakes as indicators of environmental change in the North Sea: Evidence from long-term studies. *Progress in Oceanography*, 72(1), 30–38. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2006.07.007>
- Wanless, S., Harris, M. P., Redman, P., & Speakman, J. R. (2005). Low energy values of fish as a probable cause of a major seabird breeding failure in the North Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 294, 1–8. <https://doi.org/10.3354/meps294001>
- Wardle, C. S., & He, P. (1988). Burst swimming speeds of mackerel, *Scomber scombrus* L. *Journal of Fish Biology*, 32(3), 471–478. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1988.tb05382.x>
- Warwick-Evans, V., Atkinson, P. W., Arnould, J. P. Y., Gauthier, R., Soanes, L., Robinson, L. A., & Green, J. A. (2016). Changes in behaviour drive inter-annual variability in the at-sea distribution of northern gannets. *Marine Biology*, 163, 156. <https://doi.org/10.1007/s00227-016-2922-y>
- Watanuki, Y., Yamamoto, M., Okado, J., Ito, M., & Sydeman, W. (2022). Seabird reproductive responses to changing climate and prey communities are mediated by prey packaging. *Marine Ecology Progress Series*, 683, 179–194. <https://doi.org/10.3354/meps13943>
- Weimerskirch, H. (2007). Are seabirds foraging for unpredictable resources? *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, Bio-Logging Science: Logging and Relaying Physical and Biological Data Using Animal-Attached Tags*, 54(3–4), 211–223. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2006.11.013>
- Weimerskirch, H., Chastel, O., Ackermann, L., Chaurand, T., Cuenot-Chaillet, F., Hindermeyer, X., & Judas, J. (1994). Alternate long and short foraging trips in pelagic seabird parents. *Animal Behaviour*, 47(2), 472–476. <https://doi.org/10.1006/anbe.1994.1065>

- Wells, M. R., Angel, L. P., & Arnould, J. P. Y. (2016). Habitat-specific foraging strategies in Australasian gannets. *Biology Open*, 5(7), 921–927. <https://doi.org/10.1242/bio.018085>
- Werner, E. E., & Hall, D. J. (1974). Optimal foraging and the size selection of prey by the bluegill sunfish (*Lepomis Macrochirus*). *Ecology*, 55(5), 1042–1052. <https://doi.org/10.2307/1940354>
- Wickham, H., Averick, M., Bryan, J., Chang, W., McGowan, L. D., François, R., Grolemond, G., Hayes, A., Henry, L., Hester, J., Kuhn, M., Pedersen, T. L., Miller, E., Bache, S. M., Müller, K., Ooms, J., Robinson, D., Seidel, D. P., Spinu, V., ... Yutani, H. (2019). Welcome to the tidyverse. *Journal of Open Source Software*, 4(43), 1686. <https://doi.org/10.21105/joss.01686>
- Wienecke, B., Robertson, G., Kirkwood, R., & Lawton, K. (2007). Extreme dives by free-ranging emperor penguins. *Polar Biology*, 30, 133–142. <https://doi.org/10.1007/s00300-006-0168-8>
- Wilson, R. P., Grémillet, D., Syder, J., Kierspel, M. A. M., Garthe, S., Weimerskirch, H., Schäfer-Neth, C., Scolaro, J. A., Bost, C.-A., Plötz, J., & Nel, D. (2002). Remote-sensing systems and seabirds: Their use, abuse and potential for measuring marine environmental variables. *Marine Ecology Progress Series*, 228, 241–261. <https://doi.org/10.3354/meps228241>
- Wilson, R. P., Pütz, K., Peters, G., Culik, B., Scolaro, J. A., Charrassin, J.-B., & Ropert-Coudert, Y. (1997). Long-term attachment of transmitting and recording devices to penguins and other seabirds. *Wildlife Society Bulletin*, 25(1), 101–106.
- Winters, G. H. (1970). Biological changes in coastal capelin from the over-wintering to the spawning condition. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 27(12), 2215–2224. <https://doi.org/10.1139/f70-250>

Déclaration d'utilisation d'outils d'intelligence artificielle générative

Ce document vise à déclarer l'utilisation d'outils d'intelligence artificielle générative dans vos évaluations. Il est **IMPÉRATIF** d'inclure ce document si vous avez utilisé ces outils. L'omission de fournir ce document dûment rempli peut entraîner des accusations de fraude ou de plagiat.

Prénom, Nom : Léa Desjardins

Sigle du cours, session : MEMOIRE32

Titre du travail : Variation du comportement de quête alimentaire selon la proie : étude de cas du fou de Bassan (*Morus bassanus*) nichant à l'Île Bonaventure

Je certifie que l'utilisation de l'intelligence artificielle dans le cadre de ce travail respecte les règles de propriété intellectuelle et de protection de renseignements personnels. » Il est de ma responsabilité de garantir la qualité des sources utilisées et des informations générées. Je certifie également que j'ai utilisé l'IA de la manière suivante (insérez des lignes supplémentaires au besoin) :

Outil utilisé	Requête utilisée (prompt)	Utilisation faite (donnez des détails)	Résultats générés et/ou lien URL vers la conversation
ChatGPT	Pour déboguer mes scripts, je mettais l'erreur générée par R dans la console (accompagné du code problématique) comme prompt. Ex. erreur code : <pre>> # Combine and create a new column "Speed.km.h" > combined_data\$Speed.km.h <- ifelse(!is.na(combined_data\$Speed.km.h), combined_data\$Speed.km.h, + ifelse(!is.na(combined_data\$Speed), combined_data\$Speed, + combined_data\$Speed..km.h)) Error in exists(cacheKey, where = .rs.WorkingDataEnv, inherits = FALSE) : invalid first argument Error in assign(cacheKey, frame, .rs.CachedDataEnv) : attempt to use zero-length variable name</pre> Pour m'assister à coder, je mettais ma requête souvent accompagnée d'une partie de mon script ou des colonnes nécessaires. Ex. coder : Pour chaque trip_id dans data2, déterminer le nombre total de plongées (lignes) du dernier Bout_No qui n'est pas NA	J'ai utilisé cet outil afin de m'aider à résoudre des erreurs dans mes scripts R et pour m'aider à coder. Je vérifiais les scripts générés ou modifiés par l'IA et améliorait ces derniers pour correspondre à mes besoins.	Ex. erreur code : It appears that there might be an issue with the syntax or the environment. Instead of using `ifelse`, let's use the `dplyr` package for a more readable and concise approach. If you don't have it installed, you can install it using `install.packages("dplyr")`. Here's how you can achieve the same task using `dplyr`: <pre>```R # Install the dplyr package if not already installed # install.packages("dplyr") # Load the dplyr package library(dplyr) # Combine and create a new column "Speed.km.h" combined_data <- combined_data %>% mutate(Speed.km.h = coalesce(Speed.km.h, Speed, Speed..km.h)) %>% select(-Speed.km.h, -Speed, -Speed..km.h.) # Print the updated data frame print(head(combined_data)) ```</pre> This code uses the `mutate` function from `dplyr` to create the new column "Speed.km.h" by combining the information from the three original columns. The `coalesce` function is used to choose the first non-NA value among the three columns. Then, the `select` function is used to remove the original columns. Try this approach and let me know if it works for you.

			Ex. coder : Pour déterminer le **nombre total de plongées (lignes) du dernier `Bout_No` (non-NA) pour chaque `trip_id`** dans un dataframe `data2`, tu peux utiliser le code suivant en R : <pre> '''r library(dplyr) data2_summary <- data2 %>% filter(!is.na(Bout_No)) %>% # Exclure les NA dans Bout_No group_by(trip_id) %>% filter(Bout_No == max(Bout_No, na.rm = TRUE)) %>% # Garder seulement le dernier Bout_No par trip_id summarise(n_dives_last_bout = n()) # Compter les lignes (plongées) print(data2_summary) ''' </pre> ### Ce que fait ce code : * `filter(!is.na(Bout_No))` : enlève les lignes avec `Bout_No` manquant. * `group_by(trip_id)` : groupe les données par trip. * `filter(Bout_No == max(Bout_No))` : garde uniquement les lignes du dernier `Bout_No` de chaque trip. * `summarise(n_dives_last_bout = n())` : compte les plongées de ce dernier bout. --- Si tu veux garder les autres colonnes ou intégrer le résultat dans `data2`, fais-le-moi savoir et je t'adapte ça.
--	--	--	---

Information complémentaire, s'il y a lieu (*annexer des pages au besoin*) :

