



Université du Québec
à Rimouski

**Importance écologique des fronts glaciaires dans le paysage
arctique : étude de cas de la mouette tridactyle *Rissa tridactyla*
nichant au Svalbard**

Thèse présentée

dans le cadre du programme de doctorat en biologie

en vue de l'obtention du grade de *Philosophiæ doctor* (Ph. D.)

PAR

© **Philip Bertrand**

Août 2022

Composition du jury :

Jonathan Verreault, président du jury, Université du Québec à Montréal

Joël Bêty, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Sébastien Descamps, codirecteur de recherche, Institut Polaire Norvégien

Dominique Berteaux, examinateur interne, Université du Québec à Rimouski

David Grémillet, examinateur externe, Université de La Rochelle (CEBC, CNRS)

16 février 2022

Dépôt initial le [date mois année]

23 août 2022

Dépôt final le [date mois année]

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.

À tous ceux et celles aimant contempler la complexe simplicité du comportement animal.

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier mon directeur Joël Bêty et mon co-directeur Sébastien Descamps de m'avoir offert la possibilité et les moyens de réaliser ce projet hautement significatif à mes yeux. Un sincère remerciement également aux membres de mon jury : Dominique Berteaux (Université du Québec à Rimouski), David Grémillet (Université de Montpellier) et Jonathan Verreault (Université du Québec à Montréal). Je voudrais aussi remercier Marie-Josée Fortin (Université de Toronto) et Kyle Elliott (Université McGill) pour leur support tout au long du projet.

L'idée d'entamer cette recherche a germé en moi il y a 6 ans et demi, au camp 2 de l'île Bylot, quelques jours avant le départ d'un voyage autour du globe. Joël, je te suis reconnaissant d'avoir amorcé dans la toundra cette discussion qui a donné naissance au projet. Merci également à toi, Sébastien, d'avoir mis en œuvre ce projet en terre septentrionale mythique. En recevant ta proposition « front glaciaire » dans un café du Yunnan en Chine, je me souviens d'avoir ressenti l'appel de retourner à mes premiers amours, les oiseaux marins. Merci aussi pour les séances musicales ølhalliennes mémorables. Merci à vous deux pour votre confiance, votre patience (surtout du haut d'une falaise avec une tige en polymère télescopique !) et votre soutien. Ce projet n'aurait jamais pu aboutir sans vous.

Je tiens également à remercier le groupe de recherche de l'UQAR. Après de nombreuses années d'étude dans cet établissement bas-laurentien, je me dois de vous exprimer ma gratitude pour l'aide que vous m'avez offerte tout au long de mon cheminement universitaire. Merci à Alain Caron pour ton soutien avec les analyses statistiques ; merci à Pierre Rioux pour les communications et ta bonne humeur ; merci à François Vézina, Christian Nozais, Luc Sirois et Richard Cloutier pour votre passion et les discussions enrichissantes lors de mes passages sporadiques à l'UQAR. Un merci spécial à Dominique Berteaux pour ta curiosité contagieuse ainsi qu'aux membres du groupe *Berty* pour tous les beaux échanges. Merci également à Marie-Pier Laplante pour la révision linguistique de cette thèse.

Pour ce stage qui devait durer 3 mois et qui s'est finalement terminé deux ans plus tard, j'aimerais également remercier l'équipe de l'Institut polaire norvégien : Harald Steen, Kit Kovacs, Christian Lydersen, Hallvard Strøm, Sébastien Moreau, Heidi Ahonen, Françoise Amélineau, Magnus Andersen, Olof Bengtsson, Marie-Anne Blanchet, Hanna Kauko, Vegard Fjeldheim, Eva Fuglei, Malin Johansen, Erlend Lorentzen, Andrew Lowther, Jesper Bruun Mosbacher, Åshild Ønvik Pedersen, Virve Ravolainen et Jon Aars. C'était un réel plaisir d'échanger avec vous au quotidien. Un grand merci à Geir Wing Gabrielsen pour ton enthousiasme inspirant et tes qualités de photographe. Merci à Haakon Hop pour ta curiosité sans bornes et ton talent d'éditeur aguerri. Merci également à Mikko Vihtakari pour ta patience, ta perspicacité et ta rigueur. Un très grand merci à Nigel Yoccoz pour ta patience et ton appui généreux avec les statistiques (on se reverra en ville pour la poutine). Merci aussi à Pedro Duarte d'avoir partagé ton havre de paix lorsque j'en avais tant besoin.

Un grand et sincère merci à Wojtek Moskal, Basile Le Maut, Delphin Ruché, Saga Svavarsdóttir, Solveig Nilsen, Amalie Ask et Maite Cerezo Araujo pour votre aide inestimable sur le terrain. Un grand nombre de personnes ont également collaboré à ce projet. Un merci tout spécial à Stéphanie Harris pour ta solidarité et ton enthousiasme constants. C'était un bonheur de travailler en ta compagnie ! Merci, Olivier Chastel et Pierre Blévin pour votre aide sur le terrain et le temps de qualité passé à Kongsfjorden (et au Mellageret, bien sûr). Merci aux glaciologues Geir Moholdt, Jack Kohler et Joséphine Maton pour leurs travaux portant sur les fronts glaciaires au Svalbard.

Merci à Arnaud Tarroux et Eeva Marjatta Soinen pour votre générosité et votre bienveillance. Je n'oublierai jamais les moments passés à Troms avec vous. Merci à Elliot Manuarii Sivel, Claires Mourges, Lucie Goraguer, et Zoé Kœnig : votre sens de la fraternité m'a fait chaud au cœur. Évidemment, un grand merci à Thodoris Karpouzoglou pour les discussions holistiques et autres dédales philosophiques sans fin. Merci aussi l'ami de m'avoir fait redécouvrir le punk. Merci également à Julius, Geōrgios et Apostolis pour les séances écologiques extra-académiques. Mon parcours à Troms n'aurait pas été le même sans vous.

Merci à ma famille, parentale et élargie. Chers parents, je vous serai toujours reconnaissant de votre soutien indéfectible. Rien de tout ça n'aurait été possible sans vous. Votre bienveillance et votre confiance m'ont grandement inspiré pendant mon parcours.

Finalement, merci aux organismes subventionnaires canadiens et norvégiens. Les nombreux organismes ayant appuyé cette recherche sont indiqués à la fin de chaque article.

AVANT-PROPOS

Cette thèse s'est réalisée conjointement entre l'Université du Québec à Rimouski (UQAR) et l'Institut Polaire Norvégien (IPN), sous la supervision du Professeur Joël Bêty (UQAR) et la co-supervision du Dr Sébastien Descamps (IPN). Plusieurs autres collaborateurs ont participé à ce projet et leur contribution respective est présentée dans la page titre de chacun des chapitres. Cette thèse est composée d'une introduction générale rédigée en français, suivie de trois chapitres rédigés en anglais, puis d'une conclusion générale, elle aussi rédigée en français.

La rédaction sous forme d'articles a entraîné une certaine répétition de l'information, particulièrement au niveau de la méthodologie. Pour améliorer la fluidité de la lecture, les annexes ainsi que les références ont été placées à la fin du document. Les articles de cette thèse ont été, ou seront, soumis à des revues scientifiques avec comité de lecture :

Chapitre 2 : Bertrand P, Strøm H, Bêty J, Steen H, Kohler J, Vihtakari M, Van Pelt W, Yoccoz NG, Hop H, Harris SM, Patrick SC, Assmy P, Wold A, Duarte P, Moholdt G, Descamps S (2021) Feeding at the front line: Interannual variation in the use of glacier fronts by foraging black-legged kittiwakes. *Marine Ecology Progress Series*. **677**:197-208.

Chapitre 3 : Bertrand P, Bêty J, Yoccoz NG, Fortin M-J, Strøm H, Steen H, Kohler J, Harris SM, Patrick SC, Chastel O, Blévin P, Hop H, Moholdt G, Maton J, Descamps S (2021) Fine-scale spatial segregation in a pelagic seabird driven by differential use of tidewater glacier fronts. *Scientific Reports*. **11**:22109.

Chapitre 4 : Bertrand P, Bêty J, Yoccoz NG, Vihtakari M, Harris SM, Patrick SC, Elliott K, Strøm H, Steen H, & Descamps S (*In prep for Ecology & Evolution*) Interannual variation in foraging strategies in chick-rearing black-legged kittiwakes.

Les travaux réalisés dans la cadre de cette thèse ont également contribué à la production d'articles scientifiques complémentaires :

Harris SM, Descamps S, Sneddon LU, Bertrand P, Chastel O, Patrick SC (2020) Personality predicts foraging site fidelity and trip repeatability in a marine predator. *Journal of Animal Ecology*. **89**:68–79.

Harris SM, Descamps S, Sneddon LU, Cairo M, Bertrand P, Patrick SC (2020) Personality-specific carry-over effects on breeding. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. **287**: 20202381.

Harris SM, Bertrand P, Descamps S, Sneddon LU, Trevail AM, Chastel O, Steen H, Strøm H, Patrick SC (*Submitted in Oikos*) Understanding individual variation in habitat specialisation: boldness predicts repeatability of habitat selection in black-legged kittiwakes.

Strøm H, Bertrand P, Haug FD, Steen H, Kohler J, Pramanik A & Descamps S (*In prep. for Polar Research*) Glacier runoff influences the use of glacier fronts by foraging seabirds.

RÉSUMÉ

La température en Arctique augmente près de deux fois plus rapidement que la moyenne globale. Cette augmentation modifie les propriétés de la cryosphère en diminuant sa surface, son épaisseur et en modifiant sa phénologie. En affectant des processus clés comme la régulation de la production primaire et le transfert d'énergie aux niveaux trophiques supérieurs, le déclin de la cryosphère marine pourrait avoir des effets importants sur les réseaux trophiques arctiques. L'effet de ce déclin sur la distribution des ressources alimentaires pour la faune est toutefois hétérogène dans le paysage marin arctique. Par exemple, l'augmentation des températures a favorisé la décharge des glaciers dans la mer. Cette décharge favorise la formation d'un panache, qui entraîne les masses d'eaux de différentes profondeurs à la surface, rendant ainsi certaines proies plus accessibles aux prédateurs. Les fronts glaciaires sont donc potentiellement des sites d'alimentation pouvant limiter, du moins à court terme, les effets négatifs du réchauffement sur la faune arctique. Malgré l'accumulation d'évidences indiquant que les fronts glaciaires sont utilisés par plusieurs espèces de prédateurs arctiques, les bénéfices et les contraintes liés à leur utilisation restent très peu documentés. Ce projet de doctorat a pour objectif général de mieux comprendre la valeur écologique des fronts glaciaires comme haut lieu d'alimentation pour les oiseaux marins coloniaux en utilisant, entre autres, le cadre théorique de l'approvisionnement optimal. Le projet a comme sujet d'étude une population de mouette tridactyle *Rissa tridactyla* se reproduisant dans le fjord glaciaire de Kongsfjorden (79°N, 12°E) dans l'archipel du Svalbard. Plus spécifiquement, ce travail vise à :

- 1) Décrire la variation d'utilisation des fronts glaciaires par les individus en fonction du temps (variation temporelle) et de la position des fronts glaciaires dans l'espace (variation spatiale) ;
- 2) Identifier les conditions environnementales locales et régionales susceptibles de moduler l'utilisation et la profitabilité des fronts glaciaires comme site d'alimentation ;
- 3) Relier l'utilisation de l'espace et la condition corporelle des individus reproducteurs.

Ce projet met en lumière l'importante variation interannuelle de l'utilisation des fronts glaciaires par la mouette tridactyle (**Chapitre 2**). À l'échelle annuelle, nos observations indiquent que la décharge sous-glaciaire et l'abondance en biomasse zooplanctonique dans le fjord peuvent influencer l'utilisation des fronts glaciaires par les oiseaux. Nos travaux indiquent toutefois que ces effets sont complexes et potentiellement non linéaires. Nous offrons donc un cadre de réflexion qui devrait faciliter la compréhension de l'effet des conditions environnementales sur la profitabilité relative des fronts en comparaison aux parcelles

alternatives disponibles dans le paysage marin. Nos résultats suggèrent également une forte variation spatiale dans l'utilisation des fronts, modulée en partie par la distance entre ces derniers et les colonies de mouettes (**Chapitre 3**). Il est intéressant de noter que l'utilisation différentielle des fronts par les individus mène à une ségrégation spatiale des colonies, bien que ces dernières ne soient séparées en moyenne que de 7 km. Corroborant les résultats du **Chapitre 2**, les résultats du **Chapitre 4** indiquent que l'intensité d'utilisation par les individus de parcelles situées près des colonies (incluant les fronts glaciaires) varie annuellement. L'utilisation de parcelles situées loin des colonies semble plus avantageuse pour les adultes reproducteurs afin de maintenir ou d'améliorer leur condition corporelle, mais ce phénomène est possiblement relié à la faible disponibilité de ressources à proximité des colonies certaines années. Les fronts glaciaires de Kongsfjorden favorisent l'agrégation des mouettes nicheuses et structurent leurs mouvements, ce qui souligne l'importance écologique des fronts pour ce prédateur arctique de surface. Cependant, la profitabilité relative des fronts ne semble pas constante dans le temps et leur degré d'utilisation peut varier en fonction des conditions environnementales et des besoins énergétiques des consommateurs pendant la saison de reproduction.

Mots clés : *Front glaciaire, profitabilité, mouvement, prévisibilité, mouette tridactyle*

ABSTRACT

The temperature in the Arctic is increasing almost twice as fast as the global average. This increase is changing the properties of the cryosphere, decreasing its surface, thickness, and phenology. By affecting key processes such as the regulation of primary productivity and energy transfers to higher trophic levels, the decline of the marine cryosphere could have profound effects on Arctic food webs. The effect of this decline on resource distribution is however highly heterogeneous across the seascape. For example, temperature increase in the Arctic has increased the melting of tidewater glaciers, favouring their discharge into the sea. This discharge favours the formation of a plume, which drags water masses from different depths to the surface, making prey more readily available to predators. Glacier fronts therefore constitute potential foraging habitat that may alleviate, at least in the short term, the negative effects of warming on arctic predators. Despite accumulating evidence suggesting that glacier fronts are used by several species, the benefits and constraints of their use by arctic predators remain poorly documented. The overall goal of this Ph.D. project is to better understand the ecological value of glacier fronts as foraging hotspots for colonial seabirds using, among others, the theoretical framework of optimal foraging. The project focuses specifically on a breeding population of black-legged kittiwake *Rissa tridactyla* in Kongsfjorden (79°N, 12°E), a glacial fjord of the Svalbard Archipelago. More specifically, this work aims to:

- 1) Describe the variation in the use of glacial fronts by individuals as a function of time (temporal variation) and the position of glacier fronts in space (spatial variation);
- 2) Identify local and regional environmental conditions that may modulate the use and profitability of glacier fronts as foraging habitats;
- 3) Link space use with individual body condition.

Our project highlights strong interannual variation in kittiwake use of glacier fronts, which may be partly modulated by complex and potentially non-linear effects of subglacial discharge level and zooplankton biomass abundance in the fjord (**Chapter 2**). Although we could not disentangle such effects using our observations, we nonetheless propose a framework that should help understand the effect of environmental conditions on the relative profitability of glacier fronts compared to alternative foraging patches available in the seascape. Our results also suggest strong spatial variation in the use of the fronts, modulated partly by the distance separating these foraging sites from kittiwake colonies (**Chapter 3**). Interestingly, we found that differential use of the fronts by individuals leads to spatial segregation among colonies, despite being only 7 km apart on average. Corroborating the results of

Chapter 2, results in **Chapter 4** indicate that the use of foraging patches near colonies, including glacier fronts, varies annually. The use of distant resource patches appears to be more conducive to maintaining or improving the body condition of breeding adults and may also possibly be prompted by low resource availability near colonies in some years. Glacial fronts in Kongsfjorden promote the aggregation of breeding kittiwakes and structure their movements, highlighting the ecological importance of these fronts for this arctic surface predator. However, depending on the environmental conditions, glacier fronts may not always represent optimal foraging sites to cover the energetic needs of consumers during the breeding season.

Keywords: *Tidewater glacier front, profitability, movement, predictability, black-legged kittiwake*

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	ix
AVANT-PROPOS	xiii
RÉSUMÉ.....	xvi
ABSTRACT	xix
TABLE DES MATIÈRES	xxii
LISTE DES TABLEAUX.....	xxvii
LISTE DES FIGURES.....	xxx
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
1.1 LE PAYSAGE MARIN DANS UN MONDE EN RÉCHAUFFEMENT	1
1.2 FRONTS GLACIAIRES.....	2
1.2.1 Importance écologique.....	2
1.2.2 Mécanisme	3
1.2.3 Limite des connaissances.....	4
1.3 STRATEGIE DE QUETE ALIMENTAIRE.....	6
1.3.1 Quête alimentaire optimale	6
1.3.2 Approvisionnement à partir d'un lieu central	7
1.3.3 Hétérogénéité du paysage	8
1.3.4 Prévisibilité spatiotemporelle.....	9
1.3.5 Profitabilité relative des parcelles	10
1.4 SEGREGATION SPATIALE.....	10
1.4.1 Partage des ressources.....	10
1.4.2 Modèles de ségrégation basés sur la distance	11
1.4.3 Effet potentiel des fronts glaciaires sur la ségrégation spatiale	12
1.5 ÉCOSYSTEMES A L'ETUDE	13
1.5.1 Écosystème marin et côtier du Svalbard.....	13

1.5.2	Impact de l’Atlantification sur l’écosystème marin du Svalbard	14
1.5.3	Le site d’étude de Kongsfjorden.....	14
1.6	MODELE D’ETUDE	16
1.6.1	La mouette tridactyle <i>Rissa tridactyla</i> et son écologie.....	16
1.6.2	Stratégie alimentaire chez la mouette tridactyle.....	19
1.7	OBJECTIFS.....	21
CHAPITRE 2 Se nourrir au front : Variation interannuelle de l’utilisation des fronts glaciaires par la mouette tridactyle		
2.1	RESUME EN FRANÇAIS.....	25
2.2	RESUME EN ANGLAIS	26
2.3	INTRODUCTION	27
2.4	MATERIALS AND METHODS	29
2.4.1	Study system.....	29
2.4.2	GPS tracking.....	30
2.4.3	Quantifying the use of glacier fronts.....	32
2.4.4	Glacier discharge	32
2.4.5	Zooplankton biomass.....	33
2.4.6	Statistical analysis	34
2.5	RESULTS	36
2.6	DISCUSSION	38
2.6.1	Interannual variation in the use of glacier fronts.....	38
2.6.2	Glacier front use and glacier discharge	39
2.6.3	Zooplankton biomass in the fjord.....	41
2.6.4	Interacting effects between discharge and biomass density	42
2.6.5	Future research	43
2.7	ACKNOWLEDGEMENTS.....	44
CHAPITRE 3 Ségrégation spatiale à fine échelle d’un oiseau pélagique entraînée par l’utilisation différentielle des fronts glaciaires		
3.1	RESUME EN FRANÇAIS.....	47
3.2	RESUME EN ANGLAIS	48
3.3	INTRODUCTION	49

3.4	MATERIALS AND METHODS	51
3.4.1	Study system	51
3.4.2	GPS tracking	52
3.4.3	Data analysis	53
3.5	RESULTS.....	58
3.6	DISCUSSION.....	61
3.7	ACKNOWLEDGEMENTS	66
CHAPITRE 4 Variation interannuelle des stratégies d'alimentation chez la mouettes tridactyles en période d'élevage.....		
		68
4.1	RESUME EN FRANÇAIS	69
4.2	RESUME EN ANGLAIS.....	70
4.3	INTRODUCTION.....	71
4.4	METHODS	73
4.4.1	Study system and species.....	73
4.4.2	Field data collection.....	73
4.4.3	Zooplankton biomass	75
4.4.4	Data analyses	75
4.5	RESULTS.....	80
4.6	DISCUSSION.....	85
4.7	ACKNOWLEDGMENTS	87
CONCLUSION GÉNÉRALE		
		89
5.1	CONTEXTE, ORIGINALITÉ DE L'ÉTUDE ET RAPPEL DES OBJECTIFS	89
5.1.1	Contexte	89
5.1.2	Originalité de l'étude	90
5.1.3	Objectifs spécifiques.....	91
5.2	RESULTATS PRINCIPAUX.....	93
5.2.1	Variation temporelle d'utilisation des fronts	93
5.2.2	Variation spatiale d'utilisation des fronts	95
5.2.3	Profitabilité relative des parcelles à proximité des colonies (incluant les fronts glaciaires) comme habitat d'alimentation	97

5.3	IMPLICATIONS ET PORTEE DE L'ETUDE	98
5.3.1	L'influence de la décharge sous-glaciaire sur la disponibilité des ressources	98
5.3.2	Effet de la prévisibilité des sites d'alimentation sur la ségrégation spatiale des colonies	100
5.3.3	Effet de la distance sur l'utilisation des fronts glaciaires	100
5.3.4	Importance de l'échelle individuelle	101
5.4	LIMITES DE LA RECHERCHE	102
5.4.1	Variables environnementales.....	102
5.4.2	Représentativité de la mouette tridactyle comme modèle d'étude	104
5.5	PERSPECTIVES DE RECHERCHES	106
5.5.1	Effets de la décharge et échelles spatiotemporelles	106
5.5.2	Vers un meilleur indicateur de la profitabilité des fronts?	106
5.5.3	La stratification, un potentiel effet confondant?.....	107
5.5.4	Effets des fronts sur le succès reproducteur des consommateurs.....	108
5.6	IMPORTANCE DES FRONTS POUR LA FAUNE ARCTIQUE DANS UN CONTEXTE D'ATLANTIFICATION	109
	ANNEXES.....	112
	RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	142

LISTE DES TABLEAUX

- Table 1** Numbers of black-legged kittiwake foraging trips and individuals (in parentheses) tracked each year in Kongsfjorden, Svalbard. In total, 37 individuals were caught more than once (21 in Ossian Sarsfjellet and 16 in Observasjonsholmen). NA: no data32
- Table 2** Model selection for the probability to use glacier fronts by foraging black-legged kittiwakes in Svalbard. Results are from binomial generalized linear mixed models fitting individual identity as a random effect. The estimate of the glacier discharge and zooplankton biomass effects along with their 95% CIs are given. *K*: number of parameters of each model (including the random effect); AIC: Akaike’s information criterion; Δ AIC: difference in AIC units compared to the model with lowest AIC; Cond. R^2 : conditional R^2 ; (–) not estimated.....37
- Table 3** Number of black-legged kittiwake foraging trips recorded during the chick-rearing period in 2017 in five colonies located in the Kongsfjorden region, Svalbard. The number of individuals tracked in each colony is indicated in parentheses. The size (number of breeding pairs) of each colony and the year of the colony survey are also indicated.52
- Table 4** Results of pairwise multilevel comparison of segregation among the five colonies (BLM = Blomstrand; FGL = Fuglehuken; KRY = Krykkjefjellet; OBS = Observasjonsholmen; OSS = Ossian Sarsfjellet) in Kongsfjorden using ANOSIM (*R*; below diagonal) and the distance (km) separating each pair of colonies (upper diagonal). Significance (shown in bold) was evaluated along 999 permutations using the false-discovery rate correction for multiple testing (see Methods).62
- Table 5** Binomial generalized linear mixed models testing the effect of colony, distance, sex (female as reference level) and their interaction on the use of glacier fronts by black-legged kittiwakes at two different scales: (1) *Regional scale*, based on all glacier fronts occurring in a radius of 50 km from Kongsfjorden’s centroid and (2) *Fjord scale*, based on all glacier fronts occurring in Kongsfjorden, Svalbard. Colony was included as a fixed effect to account for their average difference in glacier front use. The individual ID was fitted as random effects. Likelihood ratio Chi-squared statistic and associated *p*-values are given, with models specifying the null (H_0) and alternative (H_1) hypotheses specified for each test. cR^2 is the

conditional R^2 (*i.e.*, for both fixed and random effects) for the model using the distance, sex and colony as additive fixed predictors..... 62

Table 6 Annual number of foraging trips and the number of adult black-legged kittiwakes (in parentheses) tracked during the chick-rearing period in two colonies located in Kongsfjorden, Svalbard. A total of 71 individuals were captured and six of them were tracked more than once (see methods). 74

Table 7 Binomial generalized linear mixed models testing the effect of body condition at capture on the probability to forage outside the fjord during the first trip upon bird’s release. The colony (Ossian Sarsfjellet as reference level) was also added as a fixed effect. Point estimates (Log-Odds and associated posterior standard deviation) with 95% posterior uncertainty interval (*Post. Int.*) of the posterior probability distribution for each model parameter are indicated. Effects were considered as significant if uncertainty intervals were not overlapping zeros (shown in bold; see *Methods* for more details). Results are shown for a model without (columns 2 and 3) and with (columns 4 and 5) interaction terms. 83

Table 8 Linear mixed models testing the effect of outside-fjord foraging trip (Proportion of trip out) on the relative body mass change (%) during the tracking period for every year. The colony (Ossian Sarsfjellet as reference level) was also added as fixed effects. Point estimates (mean and associated posterior standard deviation) with 95% posterior uncertainty interval (*Post. Int.*) of the posterior probability distribution for each model parameter are indicated. Effects were considered as significant if uncertainty intervals were not overlapping zeros (shown in bold; see *Methods* for more details). Results are shown for a model without (columns 2 and 3) and with (columns 4 and 5) interaction terms. 83

LISTE DES FIGURES

- Figure 1** Représentation graphique de la dynamique du panache sous-glaciaire. Une fois dans la mer, la décharge sous-glaciaire favorise la formation d'un panache qui remonte due à la flottabilité positive de l'eau douce par rapport à l'eau saline environnante. En remontant, cette plume entraîne les masses d'eaux de différentes profondeurs et leur contenu à la surface, facilitant l'accessibilité des proies pour les prédateurs de surface. 5
- Figure 2** Représentation graphique du théorème de la valeur marginale (adapté de Danchin et al. 2005). La ligne courbe bleue et pointillée décrit le niveau d'énergie disponible dans la parcelle d'alimentation en fonction du temps passé dans la parcelle. Les lignes pleines (rose et bleu pâle) représentent deux scénarios associés à des temps de voyage distincts, qui varient selon la distance (D1 et D2) qui sépare la parcelle et le point central d'où les individus amorcent leur voyage. Il est prédit que le consommateur passe plus de temps à exploiter une parcelle plus le temps pour s'y rendre est long (T1 correspond au temps optimal d'exploitation de la parcelle pour un voyage débutant à la distance D1; T2 correspond au temps optimal associé à la distance D2). Malgré cet ajustement, le taux d'acquisition d'énergie (quantité d'énergie par unité de temps) diminue en fonction du temps de voyage qui augmente (pente plus faible pour la ligne pleine bleu pâle associée à D2). Dans ce contexte, les espèces se nourrissant à partir d'un lieu central devraient se nourrir plus près de leur lieu d'origine. 8
- Figure 3** Représentation géographique du site d'étude : a) distribution des fronts glaciaires au Spitzberg (points bleu marin) et courants marins (rouge = Spitzberg occidental; bleu = arctique côtier) et principaux courants marins avoisinants; b) distribution des principales colonies étudiées (BLM = Blomstrand, FGL = Fuglehuken, KRY = Krykkjefjellet, OBS = Observasjonsholmen, OSS = Ossian Sarsfjellet); et c) la distribution des fronts glaciaires dans Kongsfjorden (aires bleues). 15
- Figure 4** Séries temporelles a) du couvert de glace, b) du pourcentage d'eau arctique, c) de la température de l'eau et d) du pourcentage d'eaux atlantiques au nord-ouest du Spitzberg entre 1996 et 2016 (adapté de Hop et al., 2019) 17
- Figure 5** Distribution circumpolaire de la mouette tridactyle *Rissa tridactyla*. Les aires en mauve représentent les territoires où la mouette est présente à l'année. Les aires en orange représentent les territoires que la mouette

	utilise pendant la saison de nidification, et celles en bleu, les territoires occupés le reste de l’année. Figure tirée de Hatch et al. (2020).....	18
Figure 6	Mouettes tridactyles s’alimentant à un front glaciaire dans le fjord de Kongsfjorden (©Geir Wing Gabrielsen).....	19
Figure 7	a) Distribution of Atlantic (red) and Arctic (blue) currents around western Svalbard; b) Kongsfjorden area (square frame in [a]) showing the positions of the glacier fronts (2018; dark blue shaded areas and associated IDs), black-legged kittiwake colonies (Observasjonsholmen and Ossian Sarsfjellet) studied between 2014 and 2018, and zooplankton sampling stations (black diamonds). Ny-Ålesund is also indicated for reference. Source for ocean currents: Vihtakari et al. (2019). See Section 2.4.6 for details.	31
Figure 8	Relationship between the use of glacier fronts by black-legged kittiwakes in Kongsfjorden, Svalbard, and a) the summer zooplankton biomass in the fjord, and b) the annual glacier discharge. Symbols represent the proportion of individual foraging trips that overlapped with front areas (weighted annual means) and their associated 95% bootstrap CIs.	37
Figure 9	Svalbard archipelago (top; land in black), a) the 50 km radius area corresponding to the regional scale, and b) the Kongsfjorden area corresponding to the fjord scale. Kittiwake breeding colonies (circles: BLM (purple) = Blomstrand; FGL (dark blue) = Fuglehuken; KRY (cyan) = Krykkjefjellet; OBS (green) = Observasjonsholmen; OSS (yellow) = Ossian Sarsfjellet) and glacier fronts (blue areas) are also shown. Maps were generated using R (version 4.0.2; R Core Team 2020); URL: https://www.R-project.org/	52
Figure 10	a) Study area and the mean utilization distribution (UD) estimated for each kittiwake breeding colony (95% and 50% isopleths based on the individuals’ UD weighted by the number of trips sampled per individual; BLM (purple) = Blomstrand, FGL (dark blue) = Fuglehuken, KRY (cyan) = Krykkjefjellet, OBS (green) = Observasjonsholmen, OSS (yellow) = Ossian Sarsfjellet) and b) core-ranges (50% isopleths) for the four colonies (circles) located within Kongsfjorden. Glacier fronts (crosshatched) are also shown. All birds were tracked during the chick-rearing period in 2017.	59
Figure 11	Relationship between black-legged kittiwake use of glacier fronts as a function of the distance separating their colonies to a given front at two different scales; a) regional scale; involving 5 colonies and 25 glacier fronts (effect of distance; estimate = -0.22, 95%CI = -0.26:-0.18) and b) fjord scale; involving 4 colonies and 6 glacier fronts (effect of distance; estimate = -0.16, 95%CI = -0.22:-0.09). For the ease of representation, points	

represent individual males and females average use (circles: yellow = female; green = male) of glacier fronts. Solid curves and shaded areas are the regression line and associated 95% confidence interval (back-transformed) estimated from generalized linear mixed models, using the glacier front use as response variable, the distance, sex and colony as additive fixed predictors and the bird ID as random factor. 60

Figure 12 Spatial segregation level (*i.e.*, 1 - Bhattacharyya coefficient) of breeding kittiwake foraging ranges as a function of a) the difference in colony size (*i.e.*, Manhattan distance), b) the distance separating colonies, and c) the dissimilarity in glacier front use between each individual dyad. Solid and dashed lines depict, respectively, the significant and non-significant partial slopes of the multiple regression on distance matrices. Intercepts of each slope have been adjusted for illustration using as reference the mean of the remaining covariates. Symbols represent the median and associated 25th and 75th percentiles in panels a and b. 63

Figure 13 Overview of the study area. a) The Norwegian Sea and Svalbard. The Atlantic currents, located between 200 and 600 m depth, are shown using red arrows highlighting two main entryways: along the continental slope and in the middle of the Norwegian Sea along the Knipovitch ridge. The Arctic surface currents, depicted by blue arrows, originate from the Arctic Ocean. The black rectangle indicates Kongsfjorden. b) Spatial extent of the study area highlighting the boundary of the fjord (light blue shaded area; Kongsfjorden, Svalbard). Blue shaded areas represent glacier fronts and circles breeding colonies of kittiwakes targeted by this study (purple = Observasjonsholmen; green = Ossian Sarsfjellet). 79

Figure 14 a) Interannual variation in the frequency distribution of the maximum foraging ranges (km) in adult black-legged kittiwakes that nest in Kongsfjorden and tracked during the chick-rearing period, and b) the proportion of foraging trips performed outside of the fjord (outside-fjord trip) by individuals for each colony, as well as the seasonal zooplankton biomass density in the fjord (yellow triangle). The black line in panel a represents density distributions of observations. The *p*-values result from the Hartigans' dip test for unimodality, evaluated by Monte Carlo simulation. The black dashed line corresponds to the distance threshold separating the fjord from the open sea. Error bars in b indicate bootstrapped 95% confidence intervals. 81

Figure 15 Illustrations of foraging trips recorded for 71 chick-rearing adult kittiwakes breeding in Kongsfjorden and tracked with GPS in 2016 (a, b, c), 2017 (d, e, f), and 2018 (g, h, i). Light-green tracks depicted outside-fjord foraging trips and dark-blue tracks inside-fjord foraging trips. The location of the two colonies (Observasjonsholmen = black circle; and Ossian

Sarsfjellet = black triangle) are also provided. Three scales are depicted: left = western Svalbard; center = Kongsfjorden and Krossfjorden area and right = Kongsfjorden.....84

Figure 16 Interannual difference in the relative body mass change (%) as a function of the proportion of outside-fjord foraging trips performed by chick-rearing adult kittiwakes breeding in Kongsfjorden. Regression lines (median values of respective posterior samples) and associated credible intervals (90% Bayesian posterior uncertainty interval) estimated from Bayesian linear mixed models, fitting individual identity as a random effect.....85

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1.1 LE PAYSAGE MARIN DANS UN MONDE EN RÉCHAUFFEMENT

La température en Arctique augmente près de deux fois plus rapidement que la moyenne globale (AMAP 2019). Cette augmentation de la température modifie les propriétés de la cryosphère (*c.-à-d.* la couverture de glace présente à la surface des mers et terres) en diminuant sa surface, son épaisseur et son temps d'occurrence (Vihma 2014). Selon le groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC 2014), la glace de mer en été pourrait disparaître d'ici 2050, ce qui pourrait affecter la circulation des océans ainsi que les systèmes climatiques globaux (Wang & Overland 2009). Les écosystèmes marins composent approximativement 70% de l'Arctique (AMAP 2017). La diminution de l'étendue de glace de mer modifie considérablement la disponibilité et la qualité des habitats marins abritant les communautés arctiques. Par exemple, la diminution du couvert de glace entraîne une augmentation de la quantité de lumière pénétrant les masses d'eaux, influençant alors la productivité primaire marine (Søreide et al. 2010). L'inflorescence (*bloom* en anglais) des algues sympagiques (*c.-à-d.* associées à la glace de mer) et du phytoplancton pélagique, qui se produit respectivement au cours du printemps et de l'été, sont influencés principalement par le niveau de luminosité pénétrant la glace de mer (Søreide et al. 2010). Ces inflorescences coordonnent habituellement la phénologie du copépode *Calanus glacialis*, une proie de la morue polaire *Boreogadus saida*, qui est à son tour consommée par plusieurs prédateurs marins arctiques (Leu et al. 2011, Hop & Gjørseter 2013, Descamps et al. 2017). En affectant des processus clés comme la régulation de la productivité primaire et le transfert d'énergie aux niveaux trophiques supérieurs, le déclin de la cryosphère marine peut avoir des effets importants sur le réseau trophique de l'écosystème arctique (Leu et al. 2011, Descamps et al. 2017, Pavlova et al. 2019).

La modification de la cryosphère a des effets importants sur la distribution et l'abondance des organismes en Arctique (Descamps et al. 2017, Vihtakari et al. 2018, Hop et al. 2019). Ces effets peuvent toutefois varier spatialement en fonction des discontinuités régionales marines, puisque les masses d'eaux peuvent varier en dynamiques, en propriétés (*p ex.* salinité, température) ou encore en concentrations en nutriments (Lewis et al. 2020). La récession de la glace de mer est également associée à une augmentation des températures côtières (Bhatt et al. 2014). Cette augmentation des températures a favorisé la fonte des glaciers et leur décharge dans la mer, créant des zones d'alimentation apparemment hautement profitables pour les prédateurs arctiques (Arimitsu et al. 2012, Renner et al. 2012, Lydersen et al. 2014, Grémillet et al. 2015, Arimitsu et al. 2016, Stempniewicz et al. 2017, Urbański et al. 2017, Dragańska-Deja et al. 2020, Stempniewicz et al. 2021). Cette décharge semble offrir des conditions d'alimentation propices aux espèces arctiques en l'absence de glace de mer (Grémillet et al. 2015, Descamps & Ramírez 2021), soulignant les effets potentiellement antagonistes de la fonte de la cryosphère sur la faune arctique.

1.2 FRONTS GLACIAIRES

1.2.1 Importance écologique

Un front glaciaire (*glacier front* en anglais) correspond à la limite d'un glacier (*aka terminus*) se terminant dans la mer. Leur position à l'interface terre-mer ainsi que leur apport important en eau douce dans les systèmes marins influencent les propriétés des masses d'eaux environnantes et favorise la formation d'icebergs via le processus de vêlage (Svendsen et al. 2002). Les fronts glaciaires ont tôt été décrits comme des habitats importants pour l'alimentation des prédateurs arctiques (*p. ex.* Hartley & Fisher 1936, Stott 1936) et continuent d'intéresser la communauté scientifique depuis (Griffin & West 2003, Arimitsu et al. 2012, Renner et al. 2012, Lydersen et al. 2014, Grémillet et al. 2015, Arimitsu et al. 2016, Stempniewicz et al. 2017, Urbański et al. 2017, Hamilton et al. 2019, Dragańska-Deja et al. 2020, Stempniewicz et al. 2021). L'eau provenant de leur écoulement est connue pour générer des masses d'eaux brunes de turbidité élevée, en raison d'un taux élevé de sédiments remontant à la surface. En

plus d'entraîner de fortes concentrations de sédiments, ces mêmes masses d'eaux ont également le potentiel d'entraîner le zooplancton de différentes profondeurs vers la surface (Węśławski et al. 2000, Lydersen et al. 2014). Elles attirent ainsi un grand nombre d'espèces, incluant des espèces d'oiseaux marins comme la mouette tridactyle *Rissa tridactyla*, le fulmar boréal *Fulmarus glacialis* et la sterne arctique *Sterna paradisaea*, mais également de mammifères marins tels que le phoque barbu *Erignathus barbatus*, le phoque annelé *Pusa hispida*, ainsi que l'ours polaire *Ursus maritimus* (Lydersen et al. 2014). Dans un contexte de réchauffement de l'Arctique, les fronts glaciaires pourraient atténuer, du moins à court terme, les effets négatifs de la disparition de la cryosphère sur la communauté marine arctique (Lydersen et al. 2014, Grémillet et al. 2015, Stempniewicz et al. 2017).

1.2.2 Mécanisme

L'augmentation des températures saisonnières contribue à la fonte des glaciers, ce qui favorise l'écoulement, le drainage et la percolation de l'eau douce du glacier vers la mer. Une fois au front, cette décharge entraîne la formation d'un panache (*plume en anglais*), qui entraîne les masses d'eaux de différentes profondeurs et leur contenu à la surface (Lydersen et al. 2014, Meire et al. 2017). Le panache sous-glaciaire est l'élément principal des fronts glaciaires et connecte le milieu terrestre au milieu marin (Figure 1). Cette remontée est due à la flottabilité positive de l'eau douce par rapport à l'eau saline environnante (Lydersen et al. 2014, Everett et al. 2018). Dans sa remontée, ce panache peut entraîner un volume d'eau de 10 à 30 fois le volume de décharge original (Mortensen et al. 2013, Cowton et al. 2015, Meire et al. 2017), favorisant la circulation des nutriments et du zooplancton, qui deviennent alors plus accessibles aux prédateurs de surface (Węśławski et al. 2000, Lydersen et al. 2014, Urbański et al. 2017). En parallèle, le mouvement des eaux vers les fronts favorise également la circulation des masses d'eaux environnantes et de leur contenu (Mortensen et al. 2013).

Plusieurs études ont récemment étudié les effets de la décharge sous-glaciaire sur l'utilisation des fronts par la faune marine. Ces études ont toutefois été confrontées au défi d'obtenir un indicateur représentatif du mécanisme favorisant l'agrégation des proies aux

fronts (Lydersen et al. 2014, Everett et al. 2018). Néanmoins, certains auteurs ont observé que les prédateurs se distribuait selon un gradient de turbidité et de température des eaux de surface à proximité des fronts dans un fjord de l'Alaska (Arimitsu et al. 2016, Nishizawa et al. 2020). Il semblerait que ces gradients ont été créés par l'effet de la décharge de fronts glaciaires sur les eaux environnantes. Dans une autre étude, Urbański et al. (2017) ont utilisé la concentration de matières en suspension dans l'eau de surface afin de quantifier le volume de décharge des fronts glaciaires dans le fjord d'Hornsund au Svalbard. Les auteurs ont observé une relation positive entre l'abondance de mouettes tridactyles et l'intensité de la décharge des glaciers. Grâce à la modélisation de la décharge de deux fronts glaciaires dans Kongsfjorden, Everett et al. (2018) ont pu constater que l'utilisation du panache par le phoque annelé était corrélée temporellement au taux de décharge des fronts. Ces résultats sont en accord avec une étude menée par Strøm et al. (données non publiées), qui ont observé une relation positive entre le taux de décharge d'un glacier dans Kongsfjorden et l'abondance de mouettes tridactyles à son front. Même si les indicateurs utilisés dans ces dernières études sont différents, il semble probable que la décharge constitue un élément clé du mécanisme modulant l'utilisation des fronts glaciaires par les prédateurs arctiques.

1.2.3 Limite des connaissances

Malgré l'accumulation d'évidences indiquant que les fronts glaciaires sont importants pour certains prédateurs arctiques, les bénéfices et les contraintes liées à leur utilisation restent relativement peu documentés (voir Lydersen et al. 2014, Grémillet et al. 2015, Stempniewicz et al. 2017). Les fronts glaciaires sont-ils tous aussi profitables? Est-ce que leur utilisation et leur profitabilité varient dans le temps? L'utilisation des fronts glaciaires par des mergules nains *Alle alle* d'une colonie de l'archipel François-Joseph en Russie a permis aux adultes de maintenir le taux de croissance de leurs poussins à un niveau équivalent à celui observé lorsqu'ils se nourrissaient essentiellement dans la zone marginale de glace (Grémillet et al. 2015). En contrepartie, la diminution moyenne de 4% du poids corporel des adultes qui utilisaient principalement les fronts indique que certaines contraintes étaient associées à cette

transition d'habitat. Se pourrait-il ainsi que la profitabilité des fronts varie en fonction de la profitabilité relative des autres parcelles dans l'environnement? Le cadre théorique de la quête alimentaire optimale des individus (Macarthur & Pianka 1966, Charnov 1976) peut être particulièrement utile pour orienter la recherche portant sur l'utilisation des fronts glaciaires.

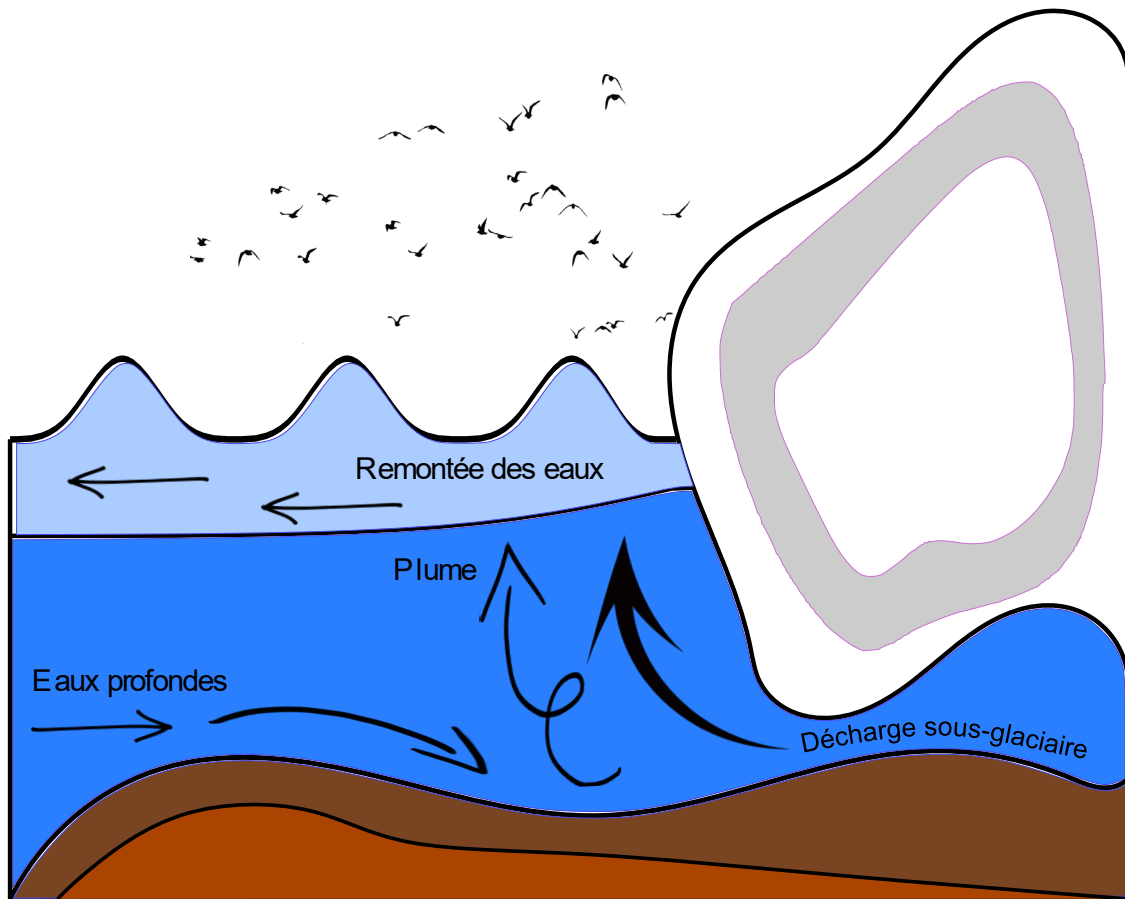


Figure 1 Représentation graphique de la dynamique du panache sous-glaciaire. Une fois dans la mer, la décharge sous-glaciaire favorise la formation d'un panache qui remonte due à la flottabilité positive de l'eau douce par rapport à l'eau saline environnante. En remontant, cette plume entraîne les masses d'eaux de différentes profondeurs et leur contenu à la surface, facilitant l'accessibilité des proies pour les prédateurs de surface.

1.3 STRATÉGIE DE QUÊTE ALIMENTAIRE

1.3.1 Quête alimentaire optimale

La théorie de la quête alimentaire optimale se base principalement sur les concepts de recherche et d'exploitation des ressources et les conséquences du comportement d'approvisionnement des individus sur leur aptitude phénotypique (Schoener 1971). Comme dans certaines théories économiques, l'individu est considéré comme un consommateur prenant des décisions afin d'optimiser l'utilisation des ressources disponibles. Les ressources peuvent varier en termes de profitabilité, soit le rapport entre le rendement énergétique des ressources et le temps requis pour les acquérir et les manipuler (Macarthur & Pianka 1966). Selon cette théorie, les stratégies d'approvisionnement optimales sont favorisées par la sélection naturelle et représentent ainsi des adaptations (Pyke 1984).

Spatialement, les ressources sont généralement distribuées de façon parcellaire (Wiens 1989, Levin 1992, Sparrow 1999). Ces parcelles constituent des agrégats dans lesquels les ressources sont disponibles de façon relativement homogène alors qu'elles sont peu ou pas disponibles entre les parcelles. La répartition spatiale de ces parcelles crée alors une mosaïque dans le paysage.

Quelle parcelle dans le paysage devrait être exploitée par un individu et pendant combien de temps? Ces questions sont au cœur de la théorie de la quête alimentaire optimale et peuvent être abordées selon une approche économique (*p. ex.* notions du rapport coût et bénéfice, profitabilité). Globalement, la théorie de la quête alimentaire optimale offre un modèle d'exploitation des parcelles disponibles dans un paysage (Charnov 1976). Ce modèle permet de prédire le comportement d'un consommateur et permet de déterminer combien de temps il devrait rester dans une parcelle. Le temps d'exploitation optimal d'une parcelle sera en partie dépendant de la quantité de ressources disponibles, ainsi que du temps nécessaire pour s'y rendre. Pour un consommateur, cette relation peut toutefois varier en fonction de certaines contraintes associées à son anatomie, ses capacités cognitives, ou encore son comportement d'approvisionnement.

1.3.2 Approvisionnement à partir d'un lieu central

L'approvisionnement à partir d'un lieu central est un modèle d'exploitation des parcelles selon lequel l'écologie d'un animal le contraint à transporter la ressource d'une parcelle à un point central (Orians & Pearson 1979). Ce mode d'approvisionnement est commun chez les espèces qui, à un moment ou l'autre de leur cycle de vie, utilisent par exemple un lieu fixe comme un nid ou une tanière pour se reproduire. Le temps de transport correspond ainsi à la durée du voyage aller-retour entre la parcelle et le lieu central. En ce sens, le modèle prédit que plus l'animal se déplace loin du lieu central, plus le temps optimal d'exploitation de la parcelle et la quantité de ressources qu'il ramène avec lui augmentent (Orians & Pearson 1979). Il est également prédit que pour une même parcelle (*c.-à-d.* de qualité identique), le taux net d'acquisition d'énergie provenant de son exploitation diminue plus le temps de transport est long (Figure 2; Charnov 1976). Finalement, selon ce modèle, lorsque deux parcelles de même qualité sont disponibles dans le paysage, il est attendu qu'un individu sélectionne la parcelle la plus près du lieu central afin de maximiser les gains énergétiques.

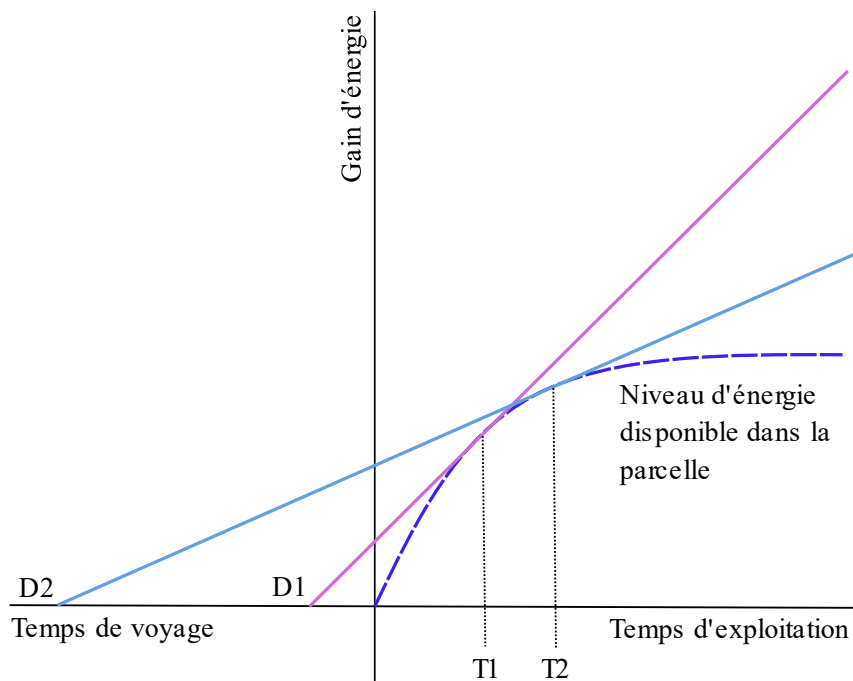


Figure 2 Représentation graphique du théorème de la valeur marginale (adapté de Danchin et al. 2005). La ligne courbe bleue et pointillée décrit le niveau d'énergie disponible dans la parcelle d'alimentation en fonction du temps passé dans la parcelle. Les lignes pleines (rose et bleu pâle) représentent deux scénarios associés à des temps de voyage distincts, qui varient selon la distance (D1 et D2) qui sépare la parcelle et le point central d'où les individus amorcent leur voyage. Il est prédit que le consommateur passe plus de temps à exploiter une parcelle plus le temps pour s'y rendre est long (T1 correspond au temps optimal d'exploitation de la parcelle pour un voyage débutant à la distance D1; T2 correspond au temps optimal associé à la distance D2). Malgré cet ajustement, le taux d'acquisition d'énergie (quantité d'énergie par unité de temps) diminue en fonction du temps de voyage qui augmente (pente plus faible pour la ligne pleine bleu pâle associée à D2). Dans ce contexte, les espèces se nourrissant à partir d'un lieu central devraient se nourrir plus près de leur lieu d'origine.

1.3.3 Hétérogénéité du paysage

La distribution des ressources alimentaires est généralement non-aléatoire et parcellaire en milieu naturel (Wiens 1989, Levin 1992, Sparrow 1999). Dans le paysage, elles se distribuent généralement en mosaïque et la disponibilité des ressources peut varier à la fois dans le temps et dans l'espace (Li & Reynolds 1995). Dans le paysage marin, la distribution des ressources varie en fonction des changements hydrographiques, géographiques et topographiques (Hunt et al. 1999, Weimerskirch 2007, Trevail et al. 2019a). Selon les ressources, cette variation dépend souvent des effets combinés de processus physiques et biologiques qui ont mené à son agrégation (Hunt & Schneider 1987, Weimerskirch 2007, Wakefield et al. 2009). Les prédateurs devraient ajuster leur stratégie d'approvisionnement en fonction du paysage (Macarthur & Pianka 1966). Il est donc attendu que la répartition des organismes consommateurs s'accorde avec celle des ressources. Toutefois, cette association peut varier selon l'échelle considérée et est généralement décrite comme étant hiérarchique (*p. ex.* Weimerskirch 2007, Fauchald 2009). Par exemple, Fauchald et al. (2000) ont observé que la distribution des guillemots (*uria spp.*) et des capelans se chevauchait fortement à grande (*ca.* 300 km) et méso échelle (*ca.* 50 km), mais était toutefois ségréguée à fine échelle (*ca.* 3 km).

À grande échelle, le chevauchement spatial entre les prédateurs et les proies est généralement favorisé par certaines caractéristiques du paysage (*p. ex.* les propriétés des masses

d'eaux, la bathymétrie) ainsi que par l'information publique transmise par les autres prédateurs (Hunt & Schneider 1987, Fauchald et al. 2000, Weimerskirch 2007). À fine échelle, la faible association entre les prédateurs et les proies serait plutôt favorisée par le mouvement et la dissipation rapide des proies relativement à la capacité de détection et les habiletés de chasse des prédateurs (Fauchald et al. 2000). Dans ce contexte, la force d'association entre la répartition des ressources et celle des consommateurs varie selon l'échelle considérée. La réponse des prédateurs à la répartition des proies varie également en fonction de la prévisibilité des parcelles dans le paysage (Hunt et al. 1999, Wakefield et al. 2009).

1.3.4 Prévisibilité spatiotemporelle

La prévisibilité d'une parcelle d'alimentation se définit en termes de constance, tant spatiale que temporelle. Une parcelle parfaitement constante spatialement est une parcelle toujours localisée au même endroit (et dans laquelle la distribution de la ressource est homogène). Une parcelle constante au niveau temporel est un environnement offrant toujours la même disponibilité de ressources (donc ayant un taux de renouvellement qui serait quasi immédiat (*c.-à-d.* inépuisable) (Riotte-Lambert & Matthiopoulos 2020).

La prévisibilité des parcelles est un prédicteur important de la distribution et du mouvement des prédateurs marins (Hunt et al. 1999, Weimerskirch 2007, Benoit-Bird et al. 2013). La prévisibilité d'une parcelle est toutefois dépendante des processus responsables de l'agrégation des ressources et est donc également dépendante de l'échelle (Wiens 1989, Levin 1992). À grande échelle, un processus physique tel une zone frontale entre deux masses d'eaux pourrait générer des zones d'alimentation spatialement délimitées sur une longue période. À l'opposé, une turbulence locale causée par le vent pourrait favoriser l'agrégation de proies, qui resteraient toutefois difficilement détectables par les prédateurs. Dans ce contexte, il est attendu que le niveau d'utilisation d'une parcelle par un prédateur soit en partie modulé par la constance spatiotemporelle de la disponibilité des proies (Hunt & Schneider 1987, Weimerskirch 2007, Wakefield et al. 2009). Une forte prévisibilité des parcelles d'alimentation aura également tendance à favoriser la fidélité des individus aux sites d'alimentation

(Weimerskirch 2007, Navarro & González-Solís 2009) ainsi que la formation d'agrégation de prédateurs (Irons 1998, Piatt et al. 2006).

1.3.5 Profitabilité relative des parcelles

Bien que les parcelles prévisibles représentent souvent de hauts lieux d'alimentation (aussi appelés *hotspots*) (Hazen et al. 2013), leur utilisation peut être contrainte par la présence de compétiteurs ainsi que le type de processus favorisant l'agrégation des proies. Malgré une forte prévisibilité, la profitabilité d'une parcelle peut varier dans le temps de façon cyclique ou saisonnière. Par exemple, on a déterminé que les fronts de marées sont des sites d'alimentation importants pour certains prédateurs marins, mais ces fronts ne sont profitables que quelques heures par jour (Irons 1998, Trevail et al. 2019a). De plus, les sites prévisibles peuvent concentrer un grand nombre de compétiteurs (Irons 1998, Piatt et al. 2006), ce qui peut affecter négativement leur profitabilité, ainsi que le taux d'acquisition brut en énergie par les consommateurs (Trevail et al. 2019b). La profitabilité d'une parcelle se mesure selon la quantité d'énergie acquise par un consommateur par unité de temps passée dans la parcelle (Charnov 1976). Par conséquent, on devrait s'attendre à ce qu'un consommateur ajuste la manière dont il exploite une parcelle donnée en fonction de la profitabilité relative des parcelles alternatives dans le paysage (Fretwell & Lucas 1969).

1.4 SÉGRÉGATION SPATIALE

1.4.1 Partage des ressources

Les modèles développés par MacArthur et Pianka (1966) proposent que la diminution de l'abondance des ressources, due à un changement environnemental ou encore à la compétition, puisse influencer la sélection de parcelles par un consommateur. Ce processus, qui est à l'origine du concept du partage des ressources, peut s'opérer dans le temps et dans l'espace (Schoener 1974). Si la ressource est imprévisible et distribuée de façon homogène dans le paysage, il est attendu qu'un organisme s'approvisionnant à partir d'un lieu central

maximiser son efficacité d’approvisionnement en sélectionnant les parcelles les plus proches (Ashmole 1963). Toutefois, l’abondance de consommateurs près de ce lieu central (comme une colonie) peut modifier ce rapport d’efficacité (Wakefield et al. 2013).

Chez les oiseaux marins, il est fréquent d’observer plusieurs colonies localisées proches l’une de l’autre. Ce scénario a le potentiel de modifier le rapport de profitabilité des parcelles se situant dans leur proximité respective (Cairns 1989, Bolton et al. 2019). En augmentant la densité de compétiteurs, les modèles d’approvisionnement à partir d’un lieu central suggèrent que les parcelles près des colonies devront être exploitées jusqu’à ce que leur profitabilité relative équivaille à celle des parcelles plus éloignées (Charnov 1976). Les oiseaux devraient alors exploiter les parcelles jusqu’à une certaine distance de la colonie où les bénéfices deviendraient alors moins grands que le coût énergétique lié à leur exploitation (Ashmole 1963, Elliott et al. 2009). Le patron de ségrégation spatiale entre les colonies devrait refléter ce compromis.

1.4.2 Modèles de ségrégation basés sur la distance

Cairns (1989) a proposé un modèle d’approvisionnement optimal en groupe qui inclut plusieurs colonies voisines. Selon ce modèle, il serait plus optimal de s’approvisionner près de la colonie afin de limiter la densité de conspécifiques dans les parcelles. Chaque colonie aurait donc une aire d’exploitation optimale qui limiterait ultimement la taille de leur colonie. Chacune de ces aires d’exploitation serait alors équidistante entre les colonies et présenterait un minimum de chevauchement entre elles. Les recherches subséquentes tendent toutefois à démontrer que les individus ne se distribuent pas de façon équidistante (*p. ex.* Grémillet et al. 2004, Cecere et al. 2018). Plutôt, ceux-ci semblent se distribuer selon un gradient de profitabilité des parcelles, lequel est déterminé par la quantité de ressources disponibles ainsi que par le nombre de conspécifiques présent (Wakefield et al. 2013). Wakefield et al. (2013) ont donc suggéré que la distribution des individus s’effectue selon le principe de densité-dépendance, lequel tient compte de facteurs modulant la densité de compétiteurs au pourtour des colonies, tels que la taille des colonies et la distance qui les sépare. En ce sens, une

ségrégation est attendue lorsque deux colonies sont situées près l'une de l'autre et lorsqu'elles contiennent un nombre relativement élevé d'individus (Wakefield et al. 2013).

Toutefois, comme mentionnée ci-haut, la distribution des ressources n'est pas homogène dans le paysage, mais plutôt hétérogène et parcellaire. Bien que l'effet de la distribution des ressources sur la distribution des oiseaux marins soit bien étudié, son effet sur le niveau de chevauchement et de ségrégation entre les colonies reste étonnamment méconnu (Bolton et al. 2019). La distribution des oiseaux en mer devrait refléter le rapport de profitabilité des parcelles dans le paysage puisque les oiseaux marins sont généralement peu territoriaux (Fretwell & Lucas 1969, Bolton et al. 2019). Il est donc attendu que la distribution et la profitabilité relative des parcelles situées dans le voisinage commun des colonies influencent le degré de chevauchement et de ségrégation entre les aires d'alimentation des individus (Ainley et al. 2003, Ramos et al. 2013, Dean et al. 2015).

1.4.3 Effet potentiel des fronts glaciaires sur la ségrégation spatiale

Les éléments physiques du paysage marin favorisant l'agrégation des ressources peuvent modifier le comportement alimentaire des oiseaux marins (Hunt et al. 1999, Weimerskirch 2007). Ramos et al. (2013) ont observé que chez le puffin cendré *Calonectris borealis*, la distribution des oiseaux provenant de multiples colonies était ségréguée spatialement près de leur colonie, mais se chevauchait à plus grande distance dans une zone importante de remontée des eaux. Similairement, Dean et al. (2015) ont observé un patron similaire chez le puffin des Anglais *Puffinus puffinus* : les individus de différentes colonies utilisaient des zones d'alimentation différentes près de leur colonie, mais utilisaient des zones similaires dans un secteur éloigné et productif associé à un front de marées.

Les fronts glaciaires sont définis comme étant des habitats d'alimentation potentiellement importants pour les prédateurs arctiques. Bien que leur utilisation semble varier entre les années (Dragańska-Deja et al. 2020, Stempniewicz et al. 2021), ils constituent néanmoins des parcelles d'alimentation spatialement prévisibles (How et al. 2017), favorisant ainsi l'agrégation de prédateurs (Lydersen et al. 2014, Stempniewicz et al. 2017, Urbański et al.

2017). Considérant ces propriétés, serait-il possible que les fronts puissent structurer le mouvement des oiseaux coloniaux? S'ils sont distribués à proximité des colonies, pourraient-ils modifier le patron de chevauchement et de ségrégation entre celles-ci?

1.5 ÉCOSYSTÈMES À L'ÉTUDE

1.5.1 Écosystème marin et côtier du Svalbard

L'archipel du Svalbard (78°N, 16°E) se situe à la limite sud de l'océan Arctique, bordée par la mer du Groenland à l'ouest et celle de Barents à l'est. Près de 60 % des terres au Svalbard sont couvertes de glace (König et al. 2013). Des 1 100 glaciers présents sur l'archipel, 163 voient leur langue glaciaire se terminer dans la mer (Figure 3; König et al. 2013, Lydersen et al. 2014). Les conditions océanographiques des eaux du Svalbard sont déterminées par les propriétés des courants marins de l'archipel. L'ouest de l'archipel est fortement influencé par le courant d'eaux arctiques côtier, ainsi que par le courant du Spitzberg occidental, contenant des masses d'eaux atlantiques (Svendsen et al. 2002, Hop et al. 2019). La force de ces courants varie d'année en année et module en partie les conditions environnementales des écosystèmes côtiers (Saloranta & Svendsen 2001).

Les masses d'eaux de la région du Svalbard ont vu leur température s'accroître et leur couvert de glace diminuer au cours des quatre dernières décennies (Hop et al. 2019, Tverberg et al. 2019). L'augmentation de l'advection des eaux atlantiques en Arctique accroît la température et la salinité des eaux marines polaires (Csapó et al. 2021). La diminution du couvert de glace ainsi que l'influence grandissante des eaux chaudes et salines en Arctique, soit le processus d'Atlantification de l'Arctique, modifient les propriétés des habitats locaux et favorisent graduellement l'établissement d'espèces d'origine atlantique (Figure 4; Vihtakari et al. 2018, Hop et al. 2019).

Les changements considérables dans les structures des réseaux trophiques sont une des conséquences majeures du processus d'Atlantification sur les écosystèmes marins arctiques (Kortsch et al. 2015, Vihtakari et al. 2018, Hop et al. 2019, Csapó et al. 2021). Le retrait de la zone marginale de glace (*c.-à-d.* la zone de transition entre l'eau libre et la banquise) pousse

les espèces arctiques telles que la morue polaire et le flétan du Groenland *Reinhardtius hippoglossoides*, à se déplacer vers le nord, tandis que les eaux arctiques, maintenant plus chaudes et salines, favorisent l'établissement d'espèces boréales telles que la morue de l'Atlantique *Gadus morhua* et l'aiglefin *Melanogrammus aeglefinus* (Dalpadado et al. 2012, Fossheim et al. 2015, Csapó et al. 2021).

1.5.2 Impact de l'Atlantification sur l'écosystème marin du Svalbard

Ces changements d'habitat ont également des effets sur les organismes de niveaux trophiques supérieurs. La morue atlantique, le hareng atlantique *Clupea harengus* et le maquereau *Scomber scombrus* sont dorénavant présents dans les eaux du Svalbard (Descamps et al. 2017, Vihtakari et al. 2018). Ces espèces compétitionnent maintenant pour la ressource avec les espèces locales arctiques comme la morue polaire, une proie importante pour un grand nombre de prédateurs arctiques. La morue polaire a vu récemment son aire de distribution et son abondance diminuer dans les environs de l'archipel (Hop & Gjørseter 2013). Il est prédit que la diminution de la couverture de glace, qui constitue un habitat clé pour plusieurs espèces, aura des effets importants sur le comportement alimentaire et reproductif de plusieurs prédateurs arctiques, dont les mammifères (*ex.*, Kovacs et al. 2011, Laidre et al. 2015, Hamilton et al. 2019) et les oiseaux marins (*ex.*, Descamps et al. 2017, Ramírez et al. 2017, Jakubas et al. 2020, Descamps & Ramírez 2021).

1.5.3 Le site d'étude de Kongsfjorden

Kongsfjorden (79°N, 12°E) est un fjord glaciaire du Spitzberg entouré de six fronts glaciaires. Ce fjord est connecté au talus continental et au détroit de Fram par la fosse sous-marine nommée Kongsfjordrenna. Le fjord est fortement influencé par le courant d'eaux arctiques côtier, ainsi que par le courant du Spitzberg occidental, faisant circuler des masses d'eaux atlantiques (Svendsen et al. 2002, Hop et al. 2019). La force de ce courant varie d'année en

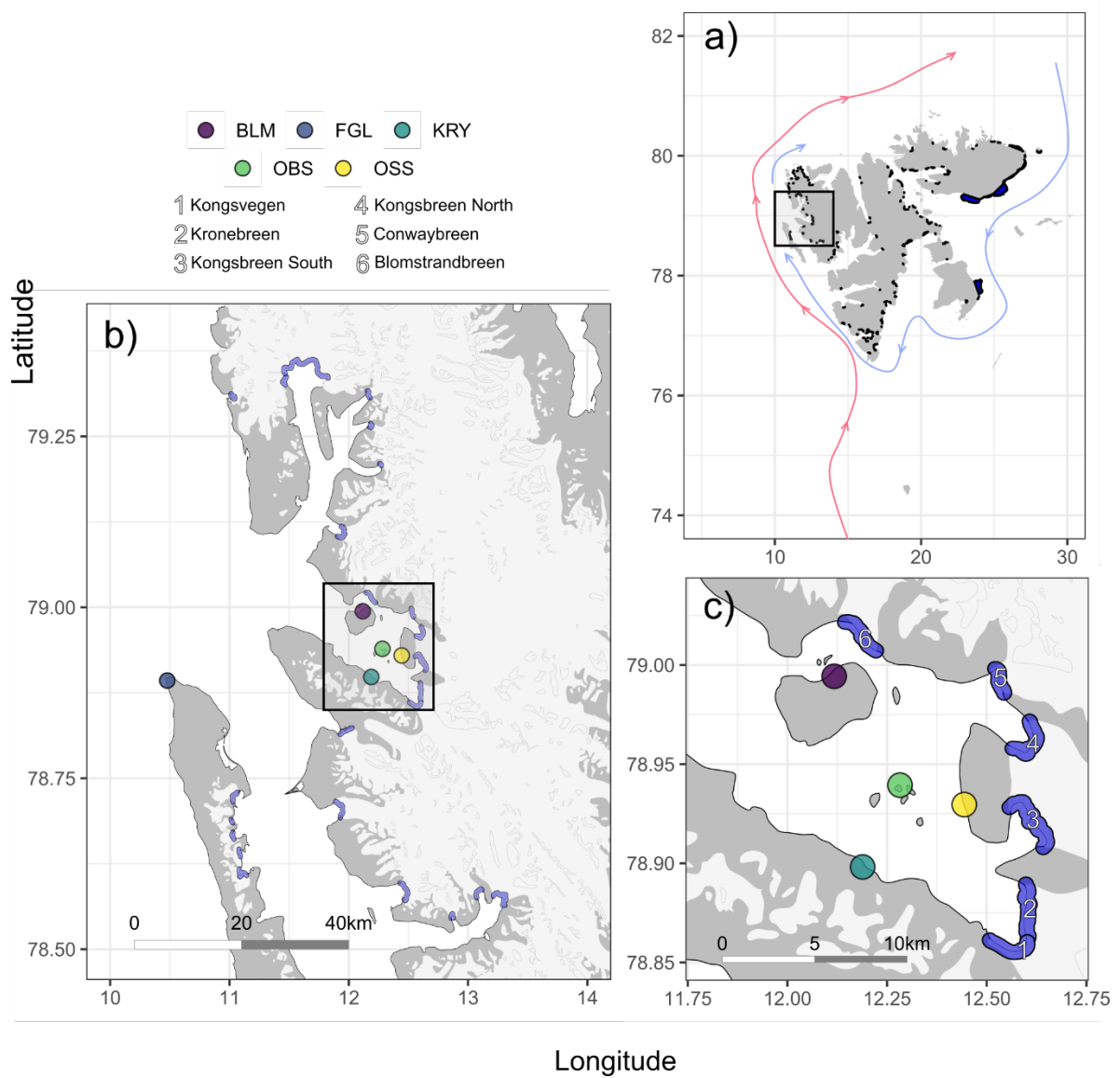


Figure 3 Représentation géographique du site d'étude : a) distribution des fronts glaciaires au Spitzberg (points bleu marin) et courants marins (rouge = Spitzberg occidental; bleu = arctique côtier) et principaux courants marins avoisinants; b) distribution des principales colonies étudiées (BLM = Blomstrand, FGL = Fuglehuken, KRY = Krykkjefjellet, OBS = Observasjonsholmen, OSS = Ossian Sarsfjellet); et c) la distribution des fronts glaciaires dans Kongsfjorden (aires bleues).

année et module en partie le niveau d'intrusions des différents courants dans le fjord (Saloranta & Svendsen 2001). Son influence annuelle varie principalement en fonction des

conditions environnementales du fjord et du front de densité situé à son entrée (*c.-à-d.* contrôle géostrophique; Cottier et al. 2005, Tverberg et al. 2019). Ce front de densité s'affaiblit généralement au cours du printemps et de l'été, laissant pénétrer les masses d'eaux chaudes et salines dans le fjord (Cottier et al. 2005). Ces advections, ainsi que les vents et la décharge d'eau douce provenant de la fonte des glaciers pendant la saison estivale, sont responsables de la circulation de l'eau dans le fjord (Svendsen et al. 2002). En plus de transporter des organismes (*p. ex.* zooplancton) provenant de latitudes plus méridionales, le courant transporte des nutriments dans le fjord, ce qui influence la productivité saisonnière.

Le gradient de densité de l'eau à l'embouchure du fjord s'est affaibli depuis 2006 (Cottier et al. 2007, Tverberg et al. 2019). Cet affaiblissement a favorisé une plus grande advection des eaux atlantiques dans le fjord, et ce, même en période hivernale. Par conséquent, le réchauffement des eaux s'est avéré particulièrement fort pendant les mois les plus froids de l'année (Beszczynska-Möller et al. 2012, Geoffroy et al. 2018). En parallèle, pendant l'été, le courant atlantique a de plus en plus d'influence (Figure 4; Hop et al. 2019). Historiquement, Kongsfjorden était couvert de glace pendant la période hivernale, mais l'augmentation de l'influence du courant atlantique en plus de l'augmentation des températures de l'air des dernières décennies a favorisé la diminution de la quantité de glace présente dans le fjord (Figure 4; Hop et al. 2019, Pavlova et al. 2019). Ces changements exercent une influence considérable sur les écosystèmes marins et les communautés qui les composent. La communauté zooplanctonique du Kongsfjorden est ainsi en pleine transformation et sa composition varie annuellement en fonction du niveau d'advection des masses d'eaux arctiques et atlantiques dans le fjord (Willis et al. 2006, 2008, Hop et al. 2019).

1.6 MODÈLE D'ÉTUDE

1.6.1 La mouette tridactyle *Rissa tridactyla* et son écologie

La mouette tridactyle est une espèce d'oiseau marin de la famille des laridés dont la distribution est circumpolaire (Figure 5). Dans cette famille, la mouette tridactyle (ci-après *mouette*) est l'espèce la plus pélagique et passe la majeure partie de son temps en mer (Coulson 2011).

Elle rejoint la terre exclusivement en saison de reproduction et niche en colonie sur les parois et les falaises escarpées. La moyenne de longévité de cette espèce a été estimée à 13 ans (Hatch et al. 1993), et le record de longévité est de 28 ans (Elliott et al. 2014). La mouette est sexuellement monomorphe et socialement monogame (Hatch et al. 1993, Helfenstein et al. 2004). La femelle pond une seule fois par année, avec une taille de couvée variant entre

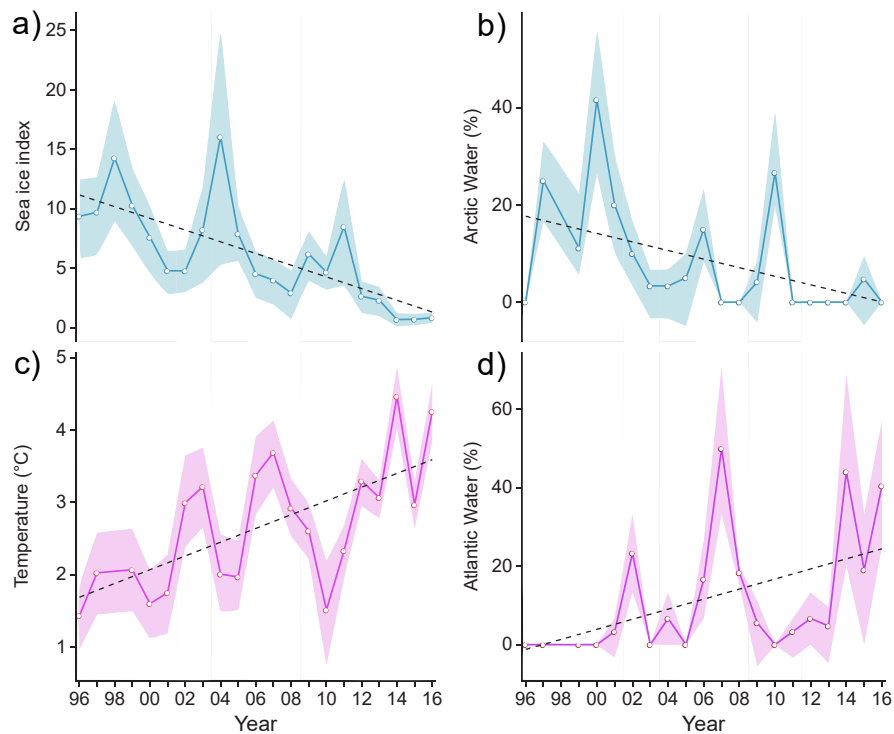


Figure 4 Séries temporelles a) du couvert de glace, b) du pourcentage d’eau arctique, c) de la température de l’eau et d) du pourcentage d’eaux atlantiques au nord-ouest du Spitzberg entre 1996 et 2016 (adapté de Hop et al., 2019)

un et trois œufs. La période d’incubation dure environ 27 jours, tandis que la période d’élevage des jeunes est d’approximativement 40 jours (Coulson 2011). L’investissement parental par les deux sexes pendant l’incubation et l’élevage des jeunes est généralement considéré comme étant similaire (Coulson & White 1958, Coulson 2011). La performance reproductrice chez cette espèce varie en fonction de l’âge et de l’expérience des individus (Aubry et al. 2009). La variation interannuelle et intercoloniale de la performance reproductrice chez

cette espèce est grande, et semble principalement modulée par les variations environnementales et par les effets de celles-ci sur la disponibilité des proies à proximité des colonies (Furness & Tasker 2000, Suryan et al. 2000, Frederiksen et al. 2005, Jodice et al. 2006, Ponchon et al. 2014). Cette sensibilité provient entre autres des contraintes liées à son mode d'alimentation qui est limité à la capture de proies à la surface de l'eau, et fait d'ailleurs de cette espèce un indicateur intéressant des changements écosystémiques en milieu marin (Wanless et al. 2007, Vihtakari et al. 2018).

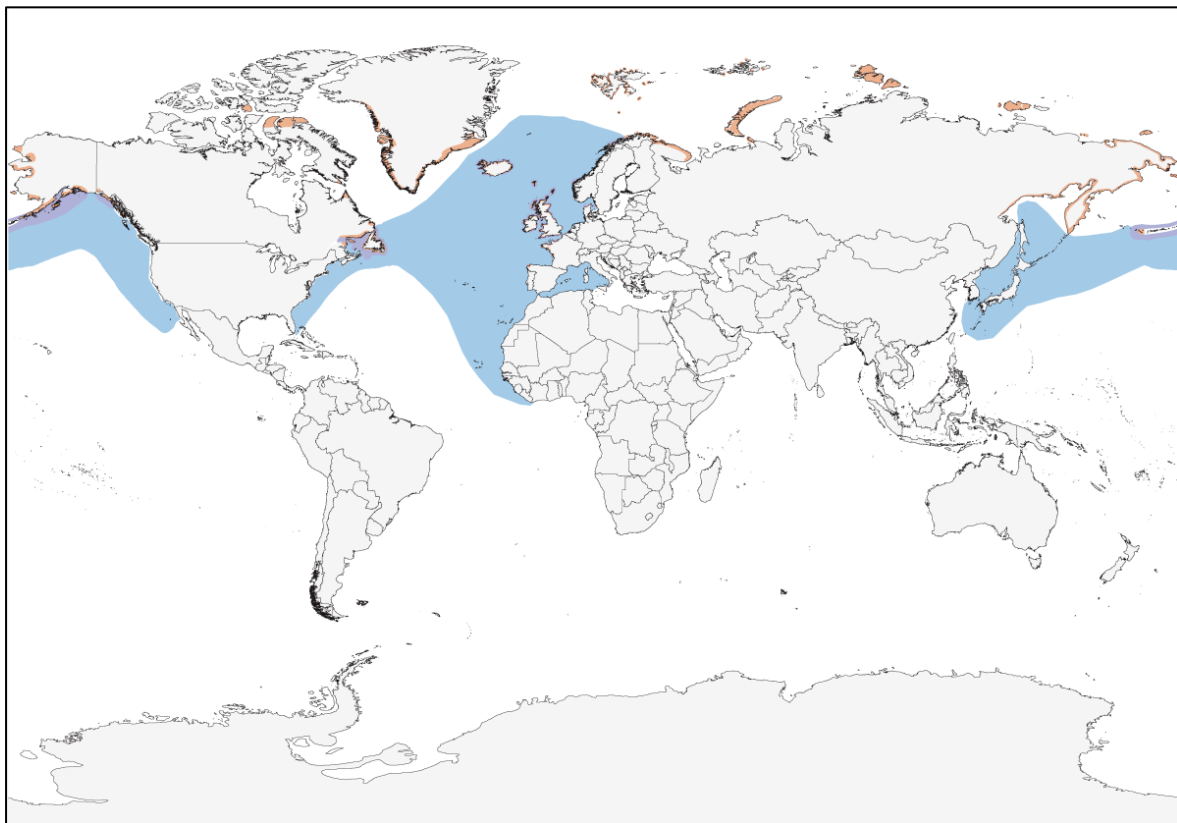


Figure 5 Distribution circumpolaire de la mouette tridactyle *Rissa tridactyla*. Les aires en mauve représentent les territoires où la mouette est présente à l'année. Les aires en orange représentent les territoires que la mouette utilise pendant la saison de nidification, et celles en bleu, les territoires occupés le reste de l'année. Figure tirée de Hatch et al. (2020).

En raison de son mode d'alimentation, la mouette est restreinte dans sa capacité à se nourrir dans la colonne d'eau. La mouette se nourrit de petits poissons ou d'invertébrés à la surface

de l'eau (Vihtakari et al. 2018), bien qu'elle plonge parfois à faible profondeur (*c.-à-d.* < 0,5 m; Coulson 2011). Des études récentes permettent de croire que le régime alimentaire des adultes et des poussins est similaire (Thorvaldsen et al. 2015). L'activité de recherche alimentaire de la mouette a précédemment été associée aux ruptures de plateaux continentaux (Paredes et al. 2012, 2014, Christensen-Dalsgaard et al. 2018), gyres océaniques (Paredes et al. 2014), fronts de marées (Irons 1998, Trevail et al. 2019a) ou encore les fronts glaciaires (Figure 6; Stempniewicz et al. 2017, Urbański et al. 2017, Nishizawa et al. 2020).



Figure 6 Mouettes tridactyles s'alimentant à un front glaciaire dans le fjord de Kongsfjorden (©Geir Wing Gabrielsen).

1.6.2 Stratégie alimentaire chez la mouette tridactyle

La mouette se nourrit seule ou en groupes, qui peuvent être de grandes tailles lorsque la ressource est fortement concentrée et abondante (*p. ex.* Hartley & Fisher 1936, Coulson

2011). En période de reproduction, les décisions alimentaires de la mouette sont largement contraintes par son besoin de retourner à la colonie entre ses voyages afin de couvrir ses œufs ou encore nourrir ses poussins (Orians & Pearson 1979). Les oiseaux effectuent généralement des voyages plus courts en période d'élevage qu'en période d'incubation, puisqu'ils doivent nourrir leurs poussins à intervalles réguliers et les protéger de la prédation (Humphreys et al. 2006, Robertson et al. 2014). Toutefois, ces contraintes additionnelles pendant l'élevage ne se traduisent pas nécessairement par une diminution de la distance maximale atteinte pendant un voyage (Humphreys et al. 2006). Les mouettes sont en effet capables de voyager sur de très longues distances, et ce, même pendant l'élevage des jeunes (*p. ex.* >300 km; Ponchon et al. 2014, Christensen-Dalsgaard et al. 2018). Cette flexibilité comportementale serait donc une réponse à la disponibilité de la ressource et représenterait un compromis entre les besoins nutritionnels et énergétiques des adultes et des poussins.

À l'instar d'autres oiseaux marins appartenant aux ordres des procellariiformes (Weimerskirch et al. 1994, Baduini & Hyrenbach 2003) et des charadriiformes (Steen et al. 2007, Welcker et al. 2012), la mouette peut suivre un patron d'alimentation bimodal pendant la période d'élevage des poussins (Kotzerka et al. 2010, Paredes et al. 2012, Ponchon et al. 2014, Christensen-Dalsgaard et al. 2018). Ce patron pourrait refléter une stratégie alimentaire qui consiste à alterner entre des déplacements de courte et de longue distance afin de favoriser, respectivement, l'approvisionnement des jeunes ou le stockage des réserves énergétiques chez l'adulte (Ydenberg & Davies 2010, Welcker et al. 2012). Pour une espèce longévive comme la mouette, le comportement alimentaire pendant l'élevage des jeunes pourrait être le reflet d'un compromis entre l'effort de reproduction et la survie de l'adulte (Williams 1966, Stearns 1976). Dans l'éventualité où l'adulte est en mauvaise condition corporelle, il est attendu qu'il priorisera sa survie plutôt que celle de sa progéniture. Si les parcelles optimales pour sa maintenance sont distribuées loin de la colonie (*p. ex.* parcelles de forte densité en proies), il est attendu que l'adulte parcourra de grandes distances pour s'alimenter. Si des parcelles optimales pour l'approvisionnement des jeunes se situent à proximité de la colonie (*p. ex.* parcelles qui favorisent plutôt un haut taux d'approvisionnement des poussins), les

adultes pourraient voyager selon un patron d'alimentation bimodal pour maximiser leur aptitude phénotypique.

La mouette adopte plusieurs stratégies alimentaires et démontre un niveau de fidélité variable aux sites d'alimentation (Irons 1998, Harris et al. 2020a). Au Svalbard, cette espèce a été observée en grand nombre aux fronts glaciaires (Lydersen et al. 2014, Stempniewicz et al. 2017, Urbański et al. 2017, Dragańska-Deja et al. 2020, Stempniewicz et al. 2021). Dans Kongsfjorden, on a également observé que cette espèce peut modifier son régime alimentaire en fonction de la composition des communautés marines du fjord (Vihtakari et al. 2018). Dans ce contexte, la mouette semble être un modèle d'étude approprié afin d'explorer la variation des stratégies alimentaires individuelles chez une espèce se reproduisant dans un paysage dynamique et incluant des fronts glaciaires.

1.7 OBJECTIFS

Ce travail de doctorat a pour objectif général de mieux comprendre la valeur écologique des fronts glaciaires comme site d'alimentation pour les mouettes tridactyles en utilisant, entre autres, le cadre théorique de l'approvisionnement optimal pour faire des prédictions et interpréter les résultats. L'utilisation de la mouette comme modèle d'étude comporte plusieurs avantages. D'abord, son comportement alimentaire a fait l'objet de plusieurs recherches antérieures (*p. ex.* Daunt et al. 2002, Coulson 2011, Christensen-Dalsgaard et al. 2018). De plus, cette espèce est relativement abondante et les colonies sont accessibles dans la région de Kongsfjorden (Anker-Nilssen et al. 2020), où on retrouve plusieurs fronts glaciaires dont bénéficient les oiseaux marins. Plus spécifiquement, ce travail vise à 1) décrire la variation d'utilisation des fronts glaciaires par la mouette dans le temps (variation temporelle) et dans l'espace (variation spatiale), 2) identifier les conditions environnementales susceptibles de moduler la profitabilité de ces habitats, et 3) relier l'utilisation de l'espace à la condition corporelle des individus. Les questions principales de cette thèse sont résumées ainsi :

Variation temporelle de l'utilisation des fronts glaciaires

Est-ce que l'utilisation des fronts glaciaires est constante dans le temps? Sachant que les conditions environnementales varient entre les années dans Kongsfjorden et aux alentours, est-ce que la profitabilité de ces habitats varie en fonction de la profitabilité relative des parcelles environnantes (**Chapitre 2**)? Dans ce chapitre, nous examinerons l'hypothèse que l'utilisation des fronts varie en fonction du contexte environnemental dans le fjord et ses environs. En utilisant des données de suivi d'oiseaux amassées pendant cinq années consécutives et provenant de deux colonies de Kongsfjorden, nous testerons les prédictions que l'utilisation annuelle des fronts glaciaires sera plus élevée lorsque la décharge sous-glaciaire aux fronts sera plus forte et lorsque la biomasse zooplanctonique sera plus abondante dans le fjord.

Variation spatiale de l'utilisation des fronts glaciaires

Que cela soit par leur taux de décharge sous-glaciaire, ou encore par leur position respective dans le fjord, les fronts glaciaires n'ont pas tous les mêmes caractéristiques. Ces différences peuvent vraisemblablement modifier leur profitabilité relative, dépendamment de quelle colonie et de quelle localisation provient l'individu en quête alimentaire. Puisque les fronts glaciaires sont des habitats de ravitaillement importants et relativement prévisibles, est-il possible qu'ils puissent structurer le mouvement des oiseaux (**Chapitre 3**)? Plus spécifiquement, nous évaluerons l'hypothèse selon laquelle la distribution des fronts glaciaires module l'utilisation de l'espace de la mouette et entraîne la ségrégation spatiale des colonies voisines à fine échelle. Dans un premier temps, nous testerons la prédiction selon laquelle les mouettes en quête alimentaire utiliseront les fronts glaciaires situés plus près de leur colonie. Nous évaluerons ensuite si l'utilisation différentielle des fronts par les individus génère une ségrégation spatiale des colonies. Pour tester ces prédictions, nous utiliserons cinq colonies de Kongsfjorden suivies au cours d'une saison de reproduction.

Conséquences de l'utilisation des fronts sur les individus

Comprendre comment les stratégies d'alimentation varient en fonction de l'hétérogénéité du paysage est central en écologie. Il est prédit que les individus sélectionnent leur site d'alimentation en fonction de la profitabilité relative des différentes parcelles dans l'environnement. Dans Kongsfjorden, les fronts glaciaires sont distribués relativement près des colonies. De plus, leur profitabilité varie dans le temps en fonction des conditions environnementales (**Chapitre 2**). La période d'approvisionnement des jeunes est spécialement exigeante sur le plan énergétique. Serait-il donc possible que les adultes ajustent leur utilisation des fronts glaciaires en fonction de l'objectif du voyage (*p. ex.* maintenance ou approvisionnement des jeunes) (**Chapitre 4**)? Dans l'éventualité où les ressources alimentaires sont insuffisantes dans le fjord, est-ce que les mouettes préféreraient s'alimenter à l'extérieur de celui-ci afin d'améliorer leur condition corporelle? Dans ce chapitre, nous examinerons l'hypothèse que les adultes se nourrissent à l'extérieur du fjord afin d'améliorer leur condition corporelle. Plus précisément, nous testerons les prédictions que 1) les voyages à l'extérieur du fjord seront plus fréquents lorsque la condition corporelle des adultes sera faible, et 2) les adultes qui exploiteront les parcelles situées à l'extérieur du fjord amélioreront davantage leur condition corporelle que ceux qui s'alimenteront à l'intérieur du fjord. Afin de tester ces prédictions, nous utiliserons des données de suivi d'oiseaux amassées pendant trois années consécutives et provenant de deux colonies de Kongsfjorden.

Enfin, une synthèse des résultats et une conclusion générale suivront (**Chapitre 5**). Elle s'appuiera sur des études scientifiques récentes, et on y soulignera la contribution novatrice et les limites de la thèse. Des thèmes futurs de recherches seront également proposés.

CHAPITRE 2
SE NOURRIR AU FRONT : VARIATION INTERANNUELLE DE
L'UTILISATION DES FRONTS GLACIAIRES PAR LA MOUETTE
TRIDACTYLE

Feeding at the front line: interannual variation in the use of glacier fronts by foraging black-legged kittiwakes

Philip Bertrand^{1,2}, Hallvard Strøm², Joël Bêty¹, Harald Steen², Jack Kohler², Mikko Vihtakari³, Ward van Pelt⁴, Nigel Gilles Yoccoz⁵, Haakon Hop², Stephanie M. Harris^{6,7}, Samantha C. Patrick⁷, Philipp Assmy², Anette Wold², Pedro Duarte², Geir Moholdt², Sébastien Descamps²

¹Département de Biologie, Chimie et Géographie and Centre d'Études Nordiques, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, Canada

²Norwegian Polar Institute, Fram Centre, Tromsø, Norway

³Institute of Marine Research, Fram Centre, Tromsø, Norway

⁴Department of Earth Sciences, Uppsala University, Uppsala, Sweden

⁵Department of Arctic and Marine Biology, The Arctic University of Norway, Tromsø, Norway

⁶Cornell Lab of Ornithology, Cornell University, Ithaca, USA

⁷School of Environmental Sciences, University of Liverpool, Liverpool, UK

Contribution respective des auteurs : PB, SD, HStø, HSte, JB ont conçu l'étude et rédigé le manuscrit avec la participation de JK, WvP, MV, HH, AW et NGY ; JK, WvP ont réalisé la modélisation de la décharge sous-glaciaire ; PB, SD ont collecté les données de suivi, MV, HH, PA, AW, PD ont collecté les données de biomasse et JK, GM et WvP ont collecté les données glaciaires ; tous les co-auteurs ont commenté les premières versions de l'étude.

Publié le 28 octobre 2021 dans *Marine Ecology Progress Series*, vol. **677** : 197-208

2.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS

Les fronts glaciaires peuvent représenter des zones importantes d'alimentation pour les prédateurs arctiques. Leur importance écologique est toutefois susceptible de changer avec le réchauffement de l'Arctique. Il est attendu que leur profitabilité et leur utilisation par les consommateurs varient dans le temps, mais les mécanismes responsables de cette variation restent encore méconnus. Le panache sous-glaciaire, provenant de l'écoulement des eaux de fonte, est responsable de l'entraînement et du transport du zooplancton vers la surface, le rendant ainsi disponible aux oiseaux de mer. La décharge et l'abondance du zooplancton fluctuent toutefois dans le temps, ce qui pourrait moduler temporellement la profitabilité des fronts glaciaires. Cette étude a testé les prédictions selon lesquelles l'utilisation annuelle des fronts glaciaires par les mouettes tridactyles *Rissa tridactyla* est positivement liée à la décharge moyenne saisonnière des glaciers ainsi qu'à la biomasse zooplanctonique du fjord. Pour ce faire, nous avons analysé un ensemble de données pluriannuelles de facteurs environnementaux et de mouvements des oiseaux à Kongsfjorden, au Svalbard. Nos résultats ont confirmé la variation interannuelle de l'utilisation des fronts glaciaires par les mouettes ; cependant, contrairement à nos prédictions, ces variations étaient négativement corrélées à la décharge sous-glaciaire ainsi qu'à l'abondance du zooplancton. Ces relations négatives apparentes reflètent probablement des effets non-linéaires et des interactions complexes entre les facteurs environnementaux locaux et régionaux qui affectent la profitabilité relative des fronts comme zones d'alimentation. Malgré leur grande prévisibilité spatiale, les fronts glaciaires n'offrent pas nécessairement d'opportunités d'alimentation constantes pour les prédateurs marins dans le temps.

Mots clés : *Front glaciaire · Sélection d'habitats · Profitabilité · Décharge · Biomasse zooplanctonique · Rissa tridactyla · Biologging*

2.2 RÉSUMÉ EN ANGLAIS

Tidewater glacier fronts can represent important foraging areas for Arctic predators. Their ecological importance is likely to change in a warmer Arctic. Their profitability and use by consumers are expected to vary in time, but the underlying mechanisms driving such variation remain poorly known. The subglacial plume, originating from meltwater discharge, is responsible for the entrainment and transport of zooplankton to the surface, making them more readily available for surface-feeding seabirds. Both discharge and zooplankton abundance are known to fluctuate in time and are thus expected to modulate the foraging profitability of glacier fronts. This study tested the predictions that annual use of glacier fronts by black-legged kittiwakes *Rissa tridactyla* is positively related to the average glacier discharge and prey biomass in the fjord. To do this, we combined a multiyear dataset of environmental drivers and GPS tracks of birds in Kongsfjorden, Svalbard. Our results confirmed the inter-annual variation in the use of glacier fronts by kittiwakes; however, contrary to our predictions, these variations were negatively correlated to both glacier discharge and zooplankton abundance. These apparent negative relationships likely reflect non-linear effects and complex interactions between local and regional environmental factors that affect the relative profitability of glacier fronts as foraging areas. Despite their high spatial predictability, glacier fronts may not offer consistent foraging opportunities for marine predators over time.

Keywords : *Tidewater glacier front · Habitat selection · Profitability · Discharge · Zooplankton biomass · Rissa tridactyla · Biologging*

2.3 INTRODUCTION

Tidewater glacier fronts have for a long time been viewed as important foraging areas for Arctic wildlife (Hartley & Fisher 1936, Stott 1936). Several studies have highlighted the potential ecological importance of these ice-associated foraging habitats for bird and mammal species in a warming Arctic (Lydersen et al. 2014, Grémillet et al. 2015, Dalpadado et al. 2016, Hamilton et al. 2019). Despite the reported negative impacts of temperature increases on Arctic ecosystems (Post et al. 2013, AMAP 2017), faster melting of tidewater glaciers might, counterintuitively, increase their ecological importance until the glacier fronts retreat onto land (Lydersen et al. 2014, Grémillet et al. 2015, Meire et al. 2017, Hopwood et al. 2020). Recent evidence suggests that their profitability as foraging habitats might vary among years (Hamilton et al. 2017, Stempniewicz et al. 2017, Dragańska-Deja et al. 2020, Stempniewicz et al. 2021). Yet, drivers of such variability are poorly known, and the use of glacier fronts by wildlife should ultimately depend on their relative profitability in relation to alternative foraging habitats. Untangling the environmental drivers of glacier front use and profitability should help to assess the relative importance of these spatially restricted habitats in the context of global warming.

Subglacial plumes are major components of these coastal habitats and have been identified as the main connection between the glacier drainage system and the marine ecosystem (How et al. 2017, Everett et al. 2018). These plumes, driven by glacier meltwater discharge, originate at the base of the tidewater glacier front and rise towards the surface due to the positive buoyancy of the meltwater relative to the surrounding seawater (Hartley & Fisher 1936, Lydersen et al. 2014, Everett et al. 2018). During the process, the buoyant meltwater plume may entrain and transport nutrients and zooplankton to the surface, increasing their accessibility for surface-feeding predators, such as seabirds (Lydersen et al. 2014, Carroll et al. 2015, Nishizawa et al. 2020). Most importantly, the upwelling of the subglacial plume accelerates the along-fjord circulation of water masses and entrains seawater, from intermediate depths, of 10 to 30 times the original meltwater volume (Mortensen et al. 2013, Cowton et al. 2015, Meire et al. 2017, Halbach et al. 2019). Through its contribution to the plume's

velocity and entrainment capacity, the subglacial discharge appears an important factor regulating the use of glacier fronts by marine wildlife (Lydersen et al. 2014, Urbański et al. 2017, Everett et al. 2018). Due to seasonal and interannual variations in temperature and precipitation, which affect the surface melt and snow accumulation, subglacial discharge from glaciers varies within and between years (van Pelt et al. 2019, Noël et al. 2020). At the daily scale, there seems to be a positive association between subglacial discharges and marine predator foraging activities at glacier fronts (Urbański et al. 2017, Everett et al. 2018). However, this association may vary from year to year (Stempniewicz et al. 2017, Dragańska-Deja et al. 2020). Although the discharge appears to be an essential mechanism for the entrainment and concentration of resources at the surface, the relative profitability of a glacier front should also depend on the abundance of the prey readily available in the water entrained by the plumes (Urbański et al. 2017) as well as the prey abundance in alternative foraging patches.

Prey abundances are highly heterogeneous in Arctic fjords, and their availability for consumers depends on the spatiotemporal nature of the process leading to their aggregation (*e.g.*, Hunt et al. 1999, Weimerskirch 2007). Kongsfjorden is an open fjord, with no sill, on the west coast of Spitsbergen, the largest island of the Svalbard Archipelago (78.91° N, 11.93° E). This fjord is connected to the continental slope region through a submarine glacial trough, Kongsfjordrenna, and is thereby strongly influenced by the advection of Arctic waters from the coastal current and Atlantic waters from the West Spitsbergen Current (Figure 7) (Svendsen et al. 2002, Hop et al. 2019). The interannual variation in advection of water masses to Kongsfjorden is modulated by the strength of the West Spitsbergen Current (Saloranta & Svendsen 2001) and the density front (*i.e.*, geostrophic control) occurring at the mouth of the fjord, especially during winter and spring (Cottier et al. 2005, Tverberg et al. 2019). The density gradient has weakened in recent years, leading to an increase in the influence of warm Atlantic water masses on the fjord's ecosystem (Hop et al. 2019, Tverberg et al. 2019) and to a decline in sea ice cover (Pavlova et al. 2019). In addition, productivity in Kongsfjorden has also increased due to the advection of nutrients and Atlantic zooplankton into the fjord (Willis et al. 2006, Hegseth et al. 2019, Hop et al. 2019). The strength of such intrusions varies in time and modulates the composition and abundance of the pelagic

community in the fjord (Willis et al. 2008, Hegseth et al. 2019, Hop et al. 2019, Tverberg et al. 2019). These interannual variations might therefore influence the amount of food resources available at the glacier–sea interface and, ultimately, their profitability as foraging sites for seabirds (Lydersen et al. 2014).

In this study, we investigated the interannual variation in glacier front use by black-legged kittiwakes *Rissa tridactyla* (hereafter kittiwakes) breeding in Kongsfjorden between 2014 and 2018. Kittiwakes are surface-feeding seabirds which forage on small fishes and zooplankton and are frequently observed at glacier fronts (Hartley & Fisher 1936, Mehlum & Gabrielsen 1993, Urbański et al. 2017, Nishizawa et al. 2020). By combining a multiyear dataset of GPS tracking, zooplankton biomass, and glacier discharge estimates, we tested the hypothesis that the use of glacier fronts by the kittiwakes varies interannually as a function of the changing environmental conditions in the fjord. We predicted that the fronts would be used to a greater extent in years of higher discharge due to a higher entrainment capacity involving zooplankton (Carroll et al. 2015). Moreover, assuming that the zooplankton biomass in the fjord is representative of the food resource available at the fronts (Hop et al. 2019), we predicted that years with high prey biomass would be associated with a high level of front use by kittiwakes.

2.4 MATERIALS AND METHODS

2.4.1 Study system

The study was conducted on kittiwakes from 2 colonies in Kongsfjorden (Figure 7): Ossian Sarsfjellet (78.92°N, 12.44°E) and Observasjonsholmen (78.93°N, 12.28°E). In total, 6 tide-water glacier fronts are present in Kongsfjorden, and all are used by kittiwakes to some extent. Glaciers outside the fjord were not considered in our analyses because they are rarely used by seabirds nesting in Kongsfjorden (*ca.* 1% of the total tracked foraging trips during the study period; see Section 2.4.2 below).

2.4.2 GPS tracking

In total, 126 birds were caught using a noose pole and received a GPS logger over 5 yr (2014–2018; Table 1). Among them, 29% of individuals (21 in Ossian Sarsfjellet and 16 in Observasjonsholmen) were fitted twice with a logger in either the same or different years. Individuals were tracked during their incubation or chick-rearing period (respectively 49 and 51% of the birds). All captures (logger deployment and retrieval) were done between 10 June and 12 August (chick hatching generally occurs around mid-July; Burr et al. 2016). Three types of GPS loggers were deployed (i-gotU GT-120, Mobile Action; CatLog Gen1 and CatLog Gen2). Loggers weighed between 6.4 and 18.6 g ($\bar{x} \pm \text{SD} = 14.3 \pm 3.9$ g), representing approximately 2 to 5% of each bird's mass (see *Supplementary information S1* and Harris et al. (2020a) for details on the GPS loggers). Loggers were attached to the back feathers of the birds using Tesa tape. We found no association between the relative weight of loggers (%) and the level of use of glacier fronts (*Supplementary information S1*).

Kittiwakes were recaptured for logger retrieval 1 to 8 d after deployment ($\bar{x} = 72.8$ h, range = 23.0–181.9 h; see also *Supplementary information S2* for details for each colony and year). Logger sampling resolution varied among breeding stages and years, ranging from 30 s to 10 min. All tracks were therefore subsampled to obtain a standardized resolution of 10 min time lag between all consecutive locations. Locations were filtered by speed, using a maximum threshold of 80 km h⁻¹ between successive locations (Paredes et al. 2012, Christensen-Dalsgaard et al. 2018). A foraging trip was defined as a bird leaving the colony for at least 50 min and then returning to the colony, which was determined as an area of 200 m radius around the colony centroid (*i.e.*, representing the center of the sampled cliffs, being *ca.* 5–20 m long depending on the colony). These thresholds were evaluated using a bootstrap approach (see *Supplementary information S3* for details of the procedure). Since kittiwakes are known to bathe in freshwater ponds (Coulson & Macdonald 1962) and fetch nest materials on land, we filtered tracks based on the relative proportion of time spent over or on land to avoid retaining non-foraging trips. Based on the frequency distribution, all trips overlapping more than 50% with land were excluded from the analysis (*Supplementary information*

S4). Trips were considered complete only if the first and last locations were at the colony, and all incomplete trips were removed from subsequent analyses. Filtering by the completeness of trips did not introduce a significant bias towards shorter trips (*i.e.*, no significant difference between the complete and non-complete groups in their maximum distance travelled per trip; Mann-Whitney; $U = 312\,454$, $p = 0.625$). A total of 745 complete foraging trips were recorded over the study period (Table 1; see also *Supplementary information S5* for the distribution of raw tracks).

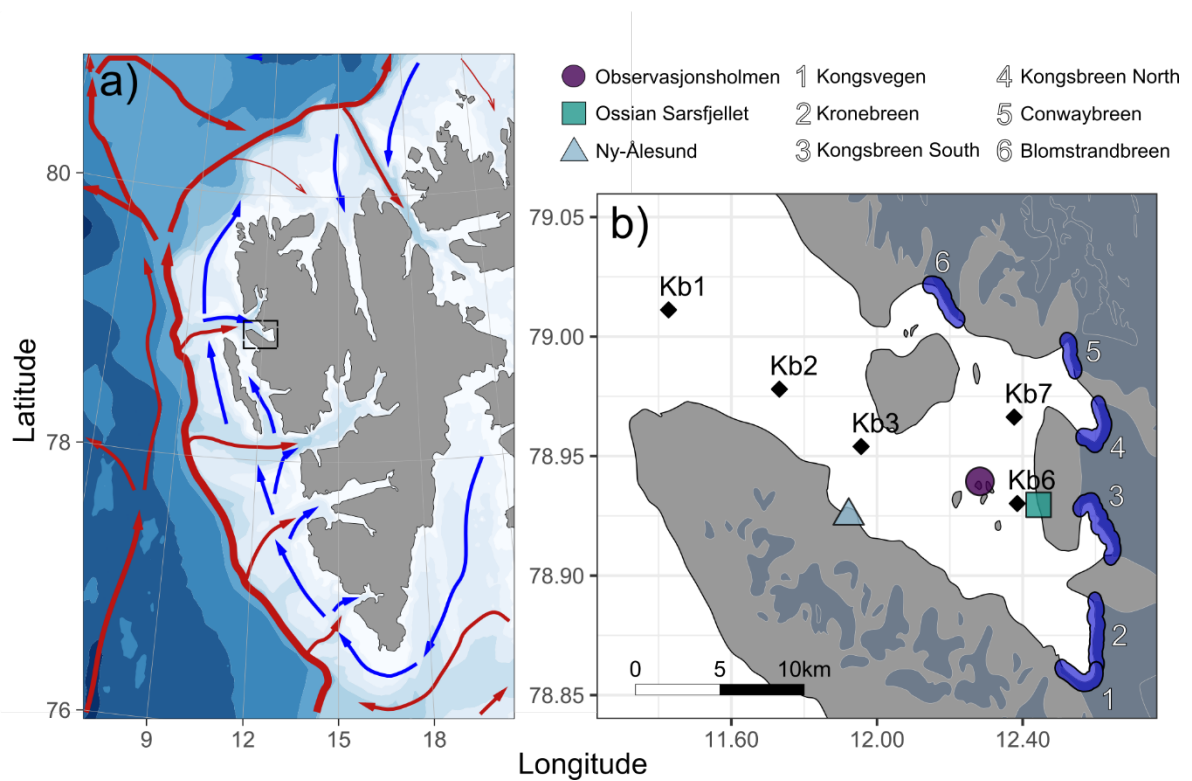


Figure 7 a) Distribution of Atlantic (red) and Arctic (blue) currents around western Svalbard; b) Kongsfjorden area (square frame in [a]) showing the positions of the glacier fronts (2018; dark blue shaded areas and associated IDs), black-legged kittiwake colonies (Observasjonsholmen and Ossian Sarsfjellet) studied between 2014 and 2018, and zooplankton sampling stations (black diamonds). Ny-Ålesund is also indicated for reference. Source for ocean currents: Vihtakari et al. (2019). See Section 2.4.6 for details.

Table 1 Numbers of black-legged kittiwake foraging trips and individuals (in parentheses) tracked each year in Kongsfjorden, Svalbard. In total, 37 individuals were caught more than once (21 in Ossian Sarsfjellet and 16 in Observasjonsholmen). NA: no data

Colony	2014	2015	2016	2017	2018	Total
Ossian Sarsfjellet	42 (7)	139 (20)	75 (21)	84 (17)	61 (19)	401 (67)
Observasjonsholmen	NA	NA	167 (36)	124 (20)	53 (17)	344 (59)

2.4.3 Quantifying the use of glacier fronts

The front area was spatially defined for each year as a zone within a distance of 400 m from the annually delimited glacier front lines (Figure 7). The 400 m buffer radius was selected using sensitivity analyses (details in Supplementary information S6). During a given trip, a bird was considered to have used a glacier front if at least 2 successive (*i.e.*, 10 min time intervals) GPS locations occurred at the same glacier front (*Supplementary information S7* for details about how this threshold was selected).

2.4.4 Glacier discharge

We used the output from a coupled energy balance model and subsurface snow model to simulate the glacier runoff from the Kongsfjorden watershed (van Pelt et al. 2019). A complete account of the modeling environment and overall results is given in van Pelt et al. (2019). The model was first used to simulate the long-term glacier mass balance for the Kongsfjorden drainage basin (van Pelt & Kohler 2015). It was then updated to include the seasonal snowpack of the non-glacierized section of the basin (Pramanik et al. 2018) and then finally expanded to cover all of Svalbard, on a 1 km grid (van Pelt et al. 2019); here, we use the output from the latter run. The mean daily runoff at each 1 km grid point equals the amount of surface melt and rain, which is not retained in the model snowpack due to refreezing or liquid water storage. We linearly interpolated the daily modeled runoff onto a 250 m grid and routed it to the appropriate glacier fronts along flow paths derived from the Matlab

package TOPOTOOLBOX (Schwanghart & Kuhn 2010). TOPOTOOLBOX calculates flow directions and drainage basins from any given potential surface; for subglacial drainage systems, the potential surface is commonly taken as the sum of the pressure potential from the ice overburden pressure, or a fraction thereof, and the elevation potential from the surface digital elevation model (DEM; *e.g.*, Lindbäck et al. 2018). Accounting for ice pressure is important because subglacial drainage divides can be different from what surface elevations might otherwise imply; indeed, it seems likely that the drainage basin for Kronebreen is significantly larger than that derived from the surface DEM alone (Lindbäck et al. 2018). Routing is performed assuming that all runoff of surface melt and rain instantaneously reaches the front, *i.e.*, there is no delay from the source to the glacier front. Delays would be in the order of hours to 1 or 2 d for the most distal grid points in the watersheds considered here.

Discharge time series calculations were performed for each of the 6 largest glacier fronts in Kongsfjorden. Daily glacier discharges were highly correlated (average Pearson's $r = 0.93$, range = 0.81–0.99) and thus were averaged to generate 1 single value per day for the entire fjord. To minimize the effect of temporal autocorrelation on our summary statistic, we calculated the area under the discharge curve (AUC) using the trapezoidal rule for integration (Matthews et al. 1990). To be comparable, we used an identical date interval for each time series, delimited by the first and the last days of bird tracking sessions for all years combined (*i.e.*, 10 June and 12 August, respectively; see *Supplementary information S8* for discharge distributions). We then divided the annual AUC values by the total number of days (*i.e.*, 64 d), leading to daily averages. We used the R package FLUX (version 0.3-0; Jurasinski et al. 2014) for the AUC calculation.

2.4.5 Zooplankton biomass

Zooplankton were collected as part of a long-term monitoring program in Kongsfjorden (Hop et al. 2019). In total, 5 stations along a transect distributed from the mouth to the inner fjord, with respective depths ranging from 189 to 35 m (Figure 7), have been sampled every year between 13 and 31 July. Sampling was performed using a multiple plankton sampler

(MultiNet type Midi, Hydro-Bios) with 5 closing nets with a mesh size of 200 μm and an opening of 0.25 m^2 (details in Hop et al. 2019). After collection, samples were preserved with hexamethylenetetramine-buffered formaldehyde at a final concentration of 4%. Organisms were identified to the lowest possible taxonomic level and counted under a stereomicroscope equipped with an ocular micrometer, according to standard procedures (Postel et al. 2000). Small zooplankton (organisms with total body length <5 mm, including the juvenile stages of Pteropoda, Euphausiacea, Amphipoda, and Chaetognatha) were identified and counted in subsamples obtained from the fixed sample volume by automatic pipette (approximately 500 individuals). Large zooplankton (organisms with body length >5 mm, including Pteropoda, Euphausiacea, Amphipoda, Decapoda, Chaetognatha) were sorted out and identified from the whole sample. The abundance (ind. m^{-3}) of each species was converted to biomass estimates ($\text{mg dry mass m}^{-3}$). The dry biomass conversion factors were gathered from published sources (see Appendix Table A1 in Hop et al. 2019). We further limited our analysis to the zooplankton species that are known to be prey for kittiwakes in Kongsfjorden (see *Supplementary information S9* for species names; Vihtakari et al. 2018). The depth-averaged sums of all kittiwake prey by station were then averaged for each year to obtain a yearly seasonal biomass index value at the fjord level (hereafter termed zooplankton biomass; see *Supplementary information S10*), which we thereafter considered as a proxy of food availability to kittiwakes in a given year (*e.g.*, LeBlanc et al. 2020). Since the buoyant discharge plume entrains a large amount of ambient seawater from its vicinity, promoting further the circulation of water masses in the fjord, we considered means of the 5 consistently sampled stations in the fjord to be representative of the zooplankton biomass that could be entrained at the glacier fronts (Zajaczkowski & Legezynska 2001).

2.4.6 Statistical analysis

We modeled kittiwake use of glacier fronts using generalized linear mixed models with binomial error structure. We defined the response variable as binary (*i.e.*, a bird used at least 1 glacier front area during its foraging trip or not). We tested the effects of 2 predictors on the

use of glacier fronts: 1) fjord-level discharge (*i.e.*, runoff strength; calculated as AUC; see Discharge data section), and 2) zooplankton biomass in the fjord. We further included the colony as a fixed effect to account for the average difference among colonies in their use of glacier fronts. We also fitted bird identity as a random intercept to control for individual-level repeated measures. The 2 predictors were further standardized (to mean 0 and SD 1) and had a low level of collinearity (variance inflation factor = 1.66; Zuur et al. 2009). A non-parametric dispersion test over quantile residuals (from the DHARMA package, version 0.3.3.0; Hartig 2020) indicated no overdispersion in the full model ($p = 0.314$). Model selection was based on Akaike's information criterion (AIC). AICs were computed with the AICCMODAVG package (version 2.3-1; Mazerolle 2020). The *conditional* R^2 , representing the variance explained by both the fixed and random effects, was reported as a measure of the model's goodness of fit (Barton 2019). To illustrate annual glacier front use by kittiwakes (and thus the adequacy of the models), we calculated the annual average glacier front use per colony using the following steps. We first calculated the proportion of the trips where fronts were used for each individual tracked in a given year. We then calculated the average annual and colony-specific use of glacier fronts using these individual proportions but weighted values using the number of trips recorded per individual. The 95% CIs for each average were computed by bootstrapping the individual proportions and associated weight along 999 iterations using the BOOT package (version 1.3-25; Canty & Ripley 2020) and reported the 2.5 and 97.5% percentiles. All statistical analyses were performed using R (version 4.0.2; R Core Team 2020). Maps were made using the PLOTSVALBARD package (version 0.9.2; Vihtakari 2020) with land shapes from the Norwegian Polar Institute (S100; <https://geodata.npolar.no/>) and bathymetry generalized from the International Bathymetric Chart of the Arctic Ocean (IBCAO_V3_500m_RR) grid (Jakobsson et al. 2012). Ocean currents are from Vihtakari et al. (2019).

2.5 RESULTS

Over the study period (2014–2018), the annual average glacier discharge varied from 22.3 to 38.4 m³ s⁻¹, and the zooplankton biomass in the fjord ranged from 5.93 to 130.20 mg dry mass m⁻³. Of the 745 kittiwake foraging trips recorded during the study period (Table 1), 399 (54%) were associated with the use of at least 1 of the glacier fronts in Kongsfjorden. However, foraging kittiwakes from both colonies displayed large interannual variation in their use of glacier fronts (Figure 8). Birds from Ossian Sarsfjellet used glacier fronts on average 27% more than those from Observasjonsholmen (58 vs. 31% of the foraging trips, respectively; data from 2016 to 2018 when birds from both colonies were tracked). Although different in their relative magnitude, both colonies had parallel annual variations in their use of glacier fronts (Figure 8). At the Ossian Sarsfjellet colony, where tracking data were obtained for 5 consecutive breeding seasons, 3 years (2014, 2015, and 2017) were characterized by a relatively intensive use of glacier fronts, where individuals had on average *ca.* 86% of their foraging trips that overlapped a front area compared to 57% (95% CI = 39–74%) in 2018 and 33% (95% CI = 18–51%) in 2016 (Figure 8).

When considered independently, both the zooplankton biomass in the fjord and the annual glacier discharge level were negatively correlated to the glacier front use (Figure 8). The relationships did not appear to differ between incubation and chick-rearing periods (see *Supplementary information S11*). Based on the AIC ranking, the model combining the 2 predictors received similar support ($\Delta\text{AIC} < 2$) as the model involving the discharge level only, while the model involving only the zooplankton biomass predictor ranked poorly. This suggests that after controlling for the effect of glacier discharge, the effect of zooplankton biomass on the use of glacier fronts by kittiwakes was still negative but negligible (Table 2).

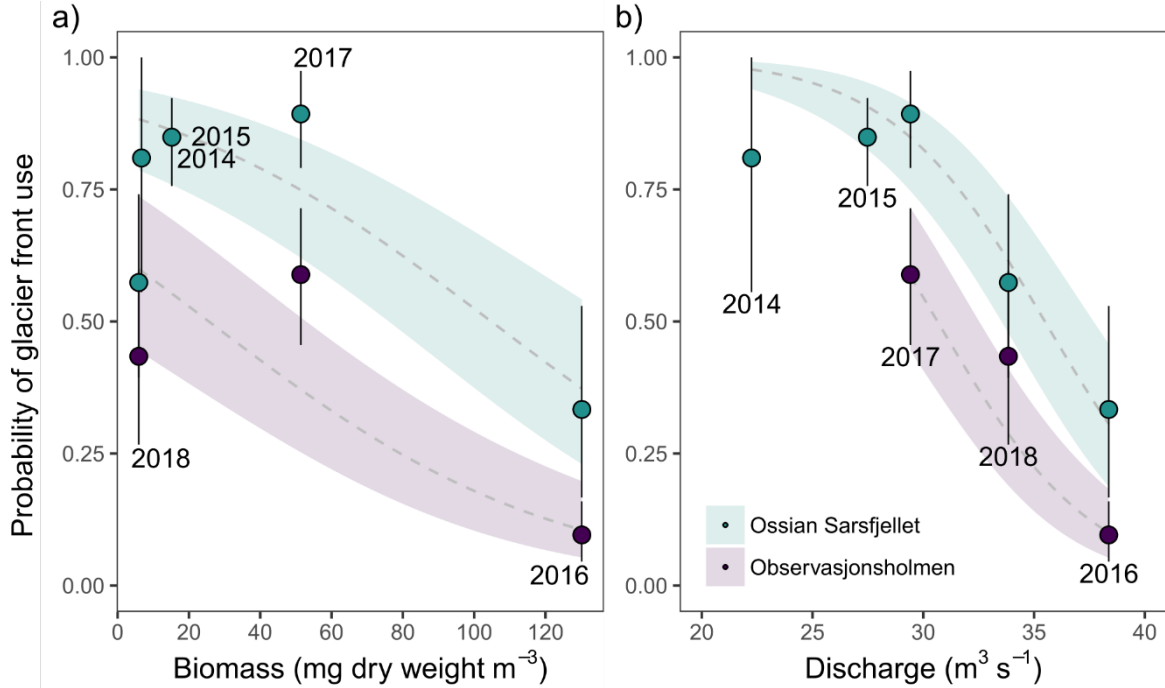


Figure 8 Relationship between the use of glacier fronts by black-legged kittiwakes in Kongsfjorden, Svalbard, and a) the summer zooplankton biomass in the fjord, and b) the annual glacier discharge. Symbols represent the proportion of individual foraging trips that overlapped with front areas (weighted annual means) and their associated 95% bootstrap CIs.

Table 2 Model selection for the probability to use glacier fronts by foraging black-legged kittiwakes in Svalbard. Results are from binomial generalized linear mixed models fitting individual identity as a random effect. The estimate of the glacier discharge and zooplankton biomass effects along with their 95% CIs are given. K : number of parameters of each model (including the random effect); AIC: Akaike's information criterion; Δ AIC: difference in AIC units compared to the model with lowest AIC; Cond. R^2 : conditional R^2 ; (–) not estimated

Model	K	AIC	Δ AIC	Discharge (95% CI)	Biomass (95% CI)	Cond. R^2
Discharge + Biomass + Colony	5	709.27	0.00	-1.17 (-1.65 to -0.71)	-0.33 (-0.75 to 0.08)	0.59
Discharge + Colony	4	709.78	0.51	-1.41 (-1.80 to -1.07)	–	0.59
Biomass + Colony	4	732.35	23.08	–	-1.04 (-1.38 to -0.74)	0.57
Colony	3	776.15	66.87	–	–	0.57
Null model	2	800.77	91.50	–	–	–

2.6 DISCUSSION

By combining 5 yr of bird movement data, zooplankton monitoring, and glacier discharge modeling, our study confirmed that kittiwakes breeding in Kongsfjorden used glacier fronts in all years but to a varying degree depending on the environmental conditions. Our results suggest that glacier fronts are not stable foraging hotspots for kittiwakes and are likely not offering consistently profitable foraging opportunities for breeding marine birds. Annual variation in the use of the glacier fronts as foraging areas was expected to be linked to 1) the subglacial discharge, since greater discharge at the front was expected to lead to greater entrainment and transport of zooplankton to the surface; and 2) the zooplankton biomass level in the fjord, which was assumed to be representative of the food resource availability at the fronts and hence to modulate their profitability. Contrary to our predictions, however, these 2 predictors showed a negative relationship with the use of the glacier fronts by the kittiwakes in Kongsfjorden, where the zooplankton biomass in the fjord had a much weaker explanatory power than the discharge.

2.6.1 Interannual variation in the use of glacier fronts

The magnitude of interannual variation in glacier front use by individuals observed in our study is concordant with studies reporting annual changes in the abundance or occurrence of various marine predators at or near glacier fronts. Stempniewicz et al. (2017) observed a drastic difference in seabird abundance at glacier fronts between 2 subsequent years (2014–2015) in the glacial bay of Burgerbukta, Hornsund (Svalbard), which was associated with a marked change in summer weather conditions. The number of kittiwakes and little auks *Alle alle* increased in the fjord during the windier year, suggesting that the glacial bays and glacier fronts could act as an alternative foraging habitat when adverse weather conditions occur offshore (Stempniewicz et al. 2017). Using time-lapse cameras, another study on kittiwakes in Kongsfjorden observed that the abundance of birds at one specific front (*i.e.*, Kronebreen) was lower in 2014 than in 2015 (H. Strøm & S. Descamps *unpubl. data*). In mammals, the occurrence of ringed seals *Pusa hispida* within 5 km of glacier fronts increased between 1996

and 2016 following the Atlantification of water masses in Svalbard (Hamilton et al. 2016, 2019, Tverberg et al. 2019). Redistribution of the main prey of the seals, the polar cod *Boreogadus saida*, which tends to congregate near the fronts of tidewater glaciers, likely explains such patterns (Hamilton et al. 2019). Within the same study period, white whales *Delphinapterus leucas* showed the opposite trend, shifting their foraging grounds away from glacier fronts, likely as an adjustment to the distribution of alternative Atlantic prey (Hamilton et al. 2019). The interannual variation in the use of glacier fronts by marine consumers thus appears to be species specific and is likely modulated by weather conditions, prey availability, and distribution.

Optimal foraging theory predicts that individuals should use and spend more time in higher-profitability habitat patches (MacArthur & Pianka 1966, Schoener 1971). The relative foraging profitability of glacier fronts compared to other relevant habitats is thus expected to drive the annual variation in space use by marine predators. The cost–benefit ratio associated with glacier front use is likely shaped by numerous factors like the local prey abundance at the front and the number of sympatric competitors as well as the prey abundance in alternative foraging habitats (*e.g.*, fjord, open sea). Hence, selection of the glacier fronts as foraging habitat might not be modulated solely by conditions near or at the front but also by environmental conditions on a larger spatial scale.

2.6.2 Glacier front use and glacier discharge

Contrary to our prediction, the average glacier discharge was negatively related to the probability of glacier front use by breeding kittiwakes. Assuming that the result is neither spurious nor confounded by some other parameters, it may indicate that the profitability of using glacier fronts for kittiwakes decreases at high plume velocity. Two direct mechanisms may explain this unexpected result: 1) the direct negative effect of surface current on kittiwake foraging at the front, and 2) the negative effect of turbidity on prey detection. Greater discharge level can lead to stronger down-fjord surface currents (Cowton et al. 2015), which can push kittiwakes off the protruding site and therefore increase the energetic costs of foraging at the

front (*i.e.*, as birds would rely to a greater extent on short flights to return to the foraging patch). However, flight costs are relatively low in kittiwakes (Jodice et al. 2003), and the cost of flying back to the protruding site should be negligible. Alternatively, a greater discharge leads to more sediment transport to the glacier, thus increasing the turbidity of the fjord water (Schild et al. 2017), potentially restricting the ability of foraging birds to detect prey (Stempniewicz et al. 2013). Contrary to this view, however, Nishizawa et al. (2020) observed that the turbidity level in a glacial fjord of northwestern Greenland was positively linked to the density of foraging kittiwakes. This association was explained by the high abundance of near-surface zooplankton in the vicinity of the turbid subglacial plume (Nishizawa et al. 2020). Hence, we believe that such negative direct effects of discharge level on birds are unlikely to explain the observed pattern. This pattern likely reflects more complex mechanisms linking discharge level and bird foraging behavior (see Section 2.7.4 below).

Varying responses of marine wildlife foraging behavior to changes in glacier discharge level have been reported in the few studies dealing with such a topic. Measured hourly using time-lapse cameras, kittiwake abundance was positively related to the level of discharge at the Kronebreen's front in Kongsfjorden, but the effect was weak and detected in only 1 of 2 yr (H. Strøm & S. Descamps *unpubl. data*). Similarly, using suspended matter concentration as a proxy for discharge intensity, Urbański et al. (2017) showed that individual kittiwake distributions were correlated with turbid surface water plume locations on a daily scale. At the same scale, the use of surface mass balance models showed that the use of fronts by ringed seals was positively linked to the strength of glacier discharge in Kongsfjorden (Everett et al. 2018). On the other hand, a study conducted in western Greenland combining multiple variables characterizing glacier front dynamics and structure found no apparent effect of the yearly average subglacial discharge level on habitat selection processes by narwhals *Monodon monoceros* (Laidre et al. 2016). While evidence suggests that higher daily discharge levels could increase the use of glacier fronts by marine wildlife within a given year, these results underline the importance of scale when investigating the mechanism linking discharge dynamics to the use of glacier fronts by marine predators.

2.6.3 Zooplankton biomass in the fjord

Our results suggest a negative association between annual zooplankton biomass in the fjord and the likelihood of glacier front use by kittiwakes. The use of the fronts was the lowest in 2016, which was the year characterized by the highest zooplankton biomass in the fjord in our study period. This high level of biomass may have increased the abundance of fishes in the fjord (*e.g.*, LeBlanc et al. 2020), offering highly profitable foraging opportunities close to the colonies. Interestingly, stomach contents showed that kittiwakes breeding in Kongsfjorden fed mainly on fish in 2016, compared to 2014 and 2015 when zooplankton was dominant in their diet (Vihtakari et al. 2018). When fish of a suitable size range are available, kittiwakes will presumably select fish over zooplankton due to their higher energy content (Hop & Gjørseter 2013). Hence, the availability of abundant and highly profitable prey in alternative foraging patches in 2016 may have driven the apparent negative effect of zooplankton biomass on glacier front use.

These results suggest that such relationships might be more complex than expected and are likely non-linear (see also Grémillet et al. 2015). This remains speculative, and longer time series including additional data on other kittiwake prey, such as polar cod and capelin *Mallotus villosus* biomass, are needed to determine their relative availability in Kongsfjorden. We nonetheless suggest that the relative profitability of glacier fronts as foraging sites could be better described as a quadratic function of the zooplankton biomass in the fjord (see the hypothetical scenario in Figure 9a). Up to a certain threshold, an increase in zooplankton biomass in the fjord could increase food availability at the fronts, thus increasing their profitability and the level of glacier front use by birds. However, above a given threshold of zooplankton biomass in the fjord, the relationship could then become negative due to the emergence of additional profitable foraging opportunities elsewhere in the fjord. In such years of very high zooplankton biomass, food may be available virtually everywhere, and there would be no specific benefit in using glacier fronts with potentially high competition.

2.6.4 Interacting effects between discharge and biomass density

The profitability of tidewater glacier fronts in a given year is expected to be modulated by prey availability in the fjord, which could thereafter be mechanically upwelled by the plume towards the surface (Zajaczkowski & Legezynska 2001). The effect of the annual discharge level should thus be modulated by the zooplankton biomass in the fjord, and such interacting effects could be more important than expected in our study system. Unfortunately, we could not test such an effect due to the limited number of years involved in our study. However, insight from our results constitutes a solid ground for further hypothesis development.

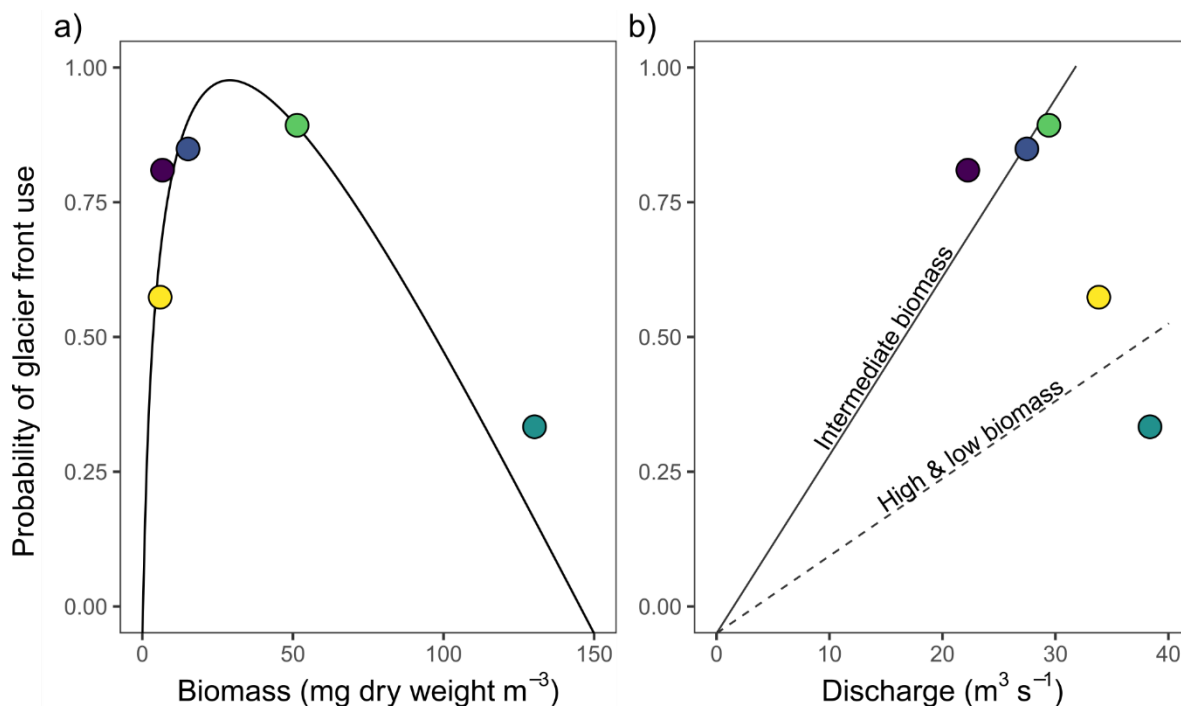


Figure 9 Hypothetical non-linear relationships between the use of glacier fronts by foraging kittiwakes and a) the zooplankton biomass in Kongsfjorden, Svalbard, and b) the annual glacier discharge for different levels of summer zooplankton biomass in the fjord. The shapes of the depicted functions are hypothetical. Circles represent the average proportion of individual foraging trips that overlapped with front areas for birds breeding at the Ossian Sarsfjellet colony and are based on tracking data obtained over 5 yr (2014 = purple; 2015 = dark blue; 2016 = dark green; 2017 = light green; and 2018 = yellow).

Conceptualizing the interactive effect between zooplankton biomass and discharge level on the use of the fronts could indeed offer an alternative view of our results (see theoretical model proposed in Figure 9b). In that context, birds might respond to the discharge level as a function of the overall zooplankton biomass in the fjord. As such, the strength of the response to changes in discharge level could be modulated by zooplankton biomass. With a low supply of zooplankton at the front (*i.e.*, at low zooplankton biomass), an increase in freshwater discharge should have a limited impact on prey availability at the front, which would only result in a slight increase in front profitability and, thus, use. At intermediate levels of biomass, an increase in discharge level should have a strong effect on the use of the glacier front, as more prey would be entrained and transported in the plume while the prey availability would still be limited in the rest of the fjord. On the other hand, at a very high level of zooplankton biomass in the fjord, prey could be available at high densities throughout the fjord, offering alternative and more profitable foraging habitat patches than at the glacier fronts. In such cases, variation in discharge level would have limited impacts on front use. Considering our results and hypothetical models, the discharge level and associated entrainment rate may, as previously suggested, strongly influence the use of glacier fronts by consumers but only under some circumstances (*i.e.*, when there are enough food resources to supply the plume and when alternative foraging patches are not overly abundant in the vicinity of the fronts).

2.6.5 Future research

Tidewater glaciers are currently retreating in Svalbard (Kohler et al. 2007). Once a glacier terminus is above the sea level, the plume's entrainment capacity becomes greatly reduced, decreasing in tandem with prey availability at the front (Hopwood et al. 2018, Halbach et al. 2019). How such a retreat will affect the fitness of wildlife foraging at the front remains poorly known. Although glacier fronts may provide high-quality marine foraging habitats, the level at which different species use and rely on these sites for successful reproduction is not resolved. Documenting the heterogeneity level in the use of glacier fronts within species

thus appears necessary for more accurate predictions and assessments of the differential behavioral and demographic responses to the potential loss of these foraging hotspots.

2.7 ACKNOWLEDGEMENTS

The study was performed under permit nos. 6439, 8602, and 15503 from the Norwegian Food Safety Authority (in charge of animal welfare in Norway) and a permit from the Governor of Svalbard for research program 361. The study was funded by the Fonds de recherche du Québec–Nature et technologies (FRQNT), Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC), MITACS (Globalink), the Norwegian Polar Institute (from the former Centre for Ice, Climate and Ecosystem and MOSJ program, www.mosj.no), the SEAPOP program (www.seapop.no), and the Polish–Norwegian Research Program operated by the National Centre for Research and Development (under Norwegian Financial Mechanism 2009–2014, in the frame of project contract no. POL-NOR/199377/91/2014 [GLAERE]). We thank Maite Cerezo Araujo, Delphin Ruche, and Saga Svavarsdóttir and the logistic department of the Norwegian Polar Institute for their support in the field. We also thank Christian Lydersen, Andrew D. Lowther, and Sébastien Moreau for fruitful discussions and Kyle Elliott and Connie Sullivan for their comments on the earlier version of the manuscript.

CHAPITRE 3
SEGREGATION SPATIALE A FINE ECHELLE D'UN OISEAU PELAGIQUE
ENTRAINEE PAR L'UTILISATION DIFFERENTIELLE DES FRONTS
GLACIAIRES

Fine-scale spatial segregation in a pelagic seabird driven by differential use of tidewater glacier fronts

Philip Bertrand^{1,2}, Joël Bêty¹, Nigel Gilles Yoccoz³, Marie-Josée Fortin⁴, Hallvard Strøm², Harald Steen², Jack Kohler², Stephanie M. Harris^{5,6}, Samantha C. Patrick⁶, Olivier Chastel⁷, P Blévin^{7,8}, Haakon Hop², Geir Moholdt², Joséphine Maton², & Sébastien Descamps²

¹Département de biologie, chimie et géographie and Centre d'études nordiques, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, Canada

²Norwegian Polar Institute, Fram Centre, Tromsø, Norway

³Department of Arctic and Marine Biology, The Arctic University of Norway, Tromsø, Norway

⁴Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Toronto, Toronto, Canada

⁵Cornell Lab of Ornithology, Cornell University, Ithaca, USA

⁶School of Environmental Sciences, University of Liverpool, Liverpool, UK

⁷Centre d'études biologiques de Chizé (CEBC), CNRS - La Rochelle Université, France

⁸Akvaplan-niva, Fram Centre, Tromsø, Norway

Contribution respective des auteurs : P.Be., S.D., J.B., H.Stø. et H.Ste. ont conçu l'étude ; P.Be. a rédigé le manuscrit avec la contribution de S.D. et J.B. P.Be. a analysé les données avec l'aide de N.G.Y., S.H. et M.J.F. ; P.Be., S.D., P.B.L., O.C. ont collecté les données de suivi et G.M., J.K. et J.M. ont géoréférencé les emplacements des fronts glaciaires ; tous les co-auteurs ont commenté les versions précédentes du manuscrit.

Publié le 11 novembre 2021 dans *Scientific Reports*, vol. **11**: 22109

3.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS

Chez les prédateurs marins coloniaux, le mouvement des individus et la ségrégation coloniale sont influencés par les caractéristiques du paysage marin. Les fronts glaciaires sont des éléments importants du paysage marin de l'Arctique et sont souvent décrits comme de hauts lieux d'alimentation. Malgré leur importance documentée pour la faune, leurs effets structurants sur le mouvement et l'utilisation de l'espace des prédateurs arctiques restent méconnus. Dans cette étude, nous avons testé l'hypothèse selon laquelle les fronts glaciaires peuvent influencer le patron de recherche de nourriture des oiseaux marins et entraîner une ségrégation spatiale entre des colonies voisines. Nous avons analysé le mouvement de mouettes tridactyles *Rissa tridactyla* dans un fjord glaciaire en suivant les individus de cinq colonies pendant l'élevage des jeunes. Bien que certains individus se soient éloignés de 280 km de la colonie, la plupart d'entre eux s'alimentaient aux fronts glaciaires situés à proximité de leur colonie et utilisaient rarement les fronts situés à plus de 18 km de celle-ci. Une telle variation dans l'utilisation des fronts glaciaires a généré une ségrégation spatiale à fine échelle entre les quatre colonies du fjord (environ 7 km de distance en moyenne). Dans l'ensemble, nos résultats soutiennent l'hypothèse selon laquelle les parcelles d'alimentation prévisibles dans l'espace, comme les fronts glaciaires, peuvent avoir des effets structurants importants sur le mouvement des prédateurs et moduler le degré de ségrégation spatiale entre les colonies chez les espèces s'approvisionnant à partir d'un lieu central.

Mots clés : *Front glaciaire · Sélection d'habitats · Compétition · Prévisibilité · Rissa tridactyla · Biologging · Arctique*

3.2 RÉSUMÉ EN ANGLAIS

In colonially breeding marine predators, individual movements and colonial segregation are influenced by seascape characteristics. Tidewater glacier fronts are important features of the Arctic seascape and are often described as foraging hotspots. Albeit their documented importance for wildlife, little is known about their structuring effect on Arctic predator movements and space use. In this study, we tested the hypothesis that tidewater glacier fronts can influence marine bird foraging patterns and drive spatial segregation among adjacent colonies. We analysed movements of black-legged kittiwakes *Rissa tridactyla* in a glacial fjord by tracking breeding individuals from five colonies. Although breeding kittiwakes were observed to travel up to *ca.* 280 km from the colony, individuals were more likely to use glacier fronts located closer to their colony and rarely used glacier fronts located farther away than 18 km. Such variation in the use of glacier fronts created fine-scale spatial segregation among the four closest (*ca.* 7 km distance on average) kittiwake colonies. Overall, our results support the hypothesis that spatially predictable foraging patches like glacier fronts can have strong structuring effects on predator movements and can modulate the magnitude of intercolonial spatial segregation in central-place foragers.

Keywords: *Tidewater glacier front · Habitat selection · Profitability · Discharge · Zooplankton biomass · Rissa tridactyla · Biologging*

3.3 INTRODUCTION

Identification of key factors driving animal distribution patterns and movements is a fundamental goal in ecology (Nathan et al. 2008, Sutherland et al. 2013). In various species, individuals must return to a central base between foraging bouts, greatly shaping their spatial ecology (Bernstein & Gobbel 1979, Grémillet et al. 2004, Jenkins 2018). Optimal foraging models assume that central-place foragers, such as colonial-nesting species, are adapted to maximize their rate of net energy gain per unit of time and that the costs of foraging increase with increasing distance from the colony (Orians & Pearson 1979, Schoener 1979). If foragers do not exhibit territorial defence and if prey are abundant and uniformly and/or unpredictably distributed, then the theory predicts that the density of foragers should decrease with increasing distance from the colony. Under such conditions, foraging areas of neighbouring colonies could overlap when separated by less than the distance covered by their respective foraging ranges. However, segregated foraging grounds of neighbouring colonies appear widespread among colonial central-place foragers like eusocial insects (*e.g.*, Brown & Gordon 2000), bats (*e.g.*, Dawo et al. 2013), pinnipeds (*e.g.*, Nordstrom et al. 2013), and seabirds (*e.g.*, Bolton et al. 2019).

Several factors could promote spatial segregation between neighbouring colonies in seabirds, including intraspecific competition (Cairns 1989, Wakefield et al. 2013), distribution of predators (Masello et al. 2010), individual specialization in space use (Bolton et al. 2019), and associated cultural effects (Grémillet et al. 2004, Wakefield et al. 2013, Cecere et al. 2018). Prey distribution around colonies is another potential driver of their spatial segregation (Ainley et al. 2003, Ramos et al. 2013, Dean et al. 2015). Since optimal foraging models predict that individuals should mainly exploit patches closer to their colony to maximize their net energy gain (Orians & Pearson 1979, Schoener 1979), prey distribution and physical structures of the seascape that lead to their aggregations could have an important effect on how animals distribute themselves within the shared foraging ranges (Ramos et al. 2013, Dean et al. 2015, Bolton et al. 2019). The patchiness of prey (*i.e.*, patch size and distribution) and its associated predictability (*i.e.*, spatial and temporal) appear as important

drivers of the spatial structuring of seabird movements (Hunt et al. 1999, Weimerskirch 2007, Benoit-Bird et al. 2013). These factors could thus modulate the level of segregation between neighbouring colonies (Ainley et al. 2003, Ramos et al. 2013, Bolton et al. 2019).

Tidewater glaciers fronts are known to be important foraging hotspots for seabirds and other marine predators (Lydersen et al. 2014, Hamilton et al. 2016, Nishizawa et al. 2020). They have recently gained increasing attention due to their potential to alleviate the short-term negative effect of ice-associated habitat loss on Arctic wildlife (Grémillet et al. 2015, Hamilton et al. 2019). Driven by the meltwater glacier discharge at the fronts, zooplankton are entrained and transported by the buoyant subglacial plumes at the ice-sea interface, making prey readily available at the surface for predators (Hartley & Fisher 1936, Lydersen et al. 2014, Carroll et al. 2015, Everett et al. 2018). Although their relative profitability can vary over time (Stempniewicz et al. 2017, Urbański et al. 2017, Dragańska-Deja et al. 2020, Bertrand et al. 2021b, Stempniewicz et al. 2021), glacier fronts may nonetheless represent spatially predictable foraging habitats for breeding colonial seabirds (Stempniewicz et al. 2017, Urbański et al. 2017, Dragańska-Deja et al. 2020) due to their geographically restricted and relatively fixed location. Despite their documented importance as foraging hotspots, little is known about their structuring effect on predator distribution patterns and movements.

Focusing on Arctic breeding black-legged kittiwakes *Rissa tridactyla*, our study aims at testing the hypothesis that tidewater glacier fronts represent high value patches that modulate seabird foraging patterns and generate fine-scale spatial segregation among neighbouring colonies. Kittiwakes are surface-feeders, central place foragers during the breeding season, and are commonly observed at tidewater glacier fronts (Lydersen et al. 2014, Stempniewicz et al. 2017, Urbański et al. 2017). We predicted that kittiwakes breeding within a glacial fjord (Kongsfjorden, Svalbard) in the Arctic should predominantly use glacier fronts located closer to their colony. Then, while controlling for differences in colony size and distance separating colonies (Wakefield et al. 2013, Bolton et al. 2019), we further predicted that differential use of glacier fronts promotes a fine-scale spatial segregation (*i.e.*, less overlap than what would be expected from distance alone) among neighbouring colonies.

3.4 MATERIALS AND METHODS

3.4.1 Study system

This study was conducted in the Kongsfjorden region, Svalbard, during the chick-rearing period of 2017. The study area was delimited by a radius of 50 km from the centre of Kongsfjorden (Figure 9). In total, 25 tidewater glacier fronts are present in the area and are used to a varying extent by kittiwakes breeding in the five studied colonies, *i.e.*, Blomstrand (12.11°E, 78.99°N), Krykkjefjellet (12.18°E, 78.89°N), Observasjonsholmen (12.28°E, 78.93°N), Ossian Sarsjellet (12.44°E, 78.92°N), and one colony outside the fjord; Fuglehuken (10.47°E, 78.89°N) (Figure 9). Following standardized procedures (Walsh et al. 1995), breeding pairs at each colony were counted once between 2011 and 2017 to assess colony size (Table 3). The kittiwake population of Svalbard was relatively stable from 2009 to 2019 (Anker-Nilssen et al. 2020), and hence we assumed that colony sizes assessed a few years prior to 2017 were representative of the colony sizes during our study.

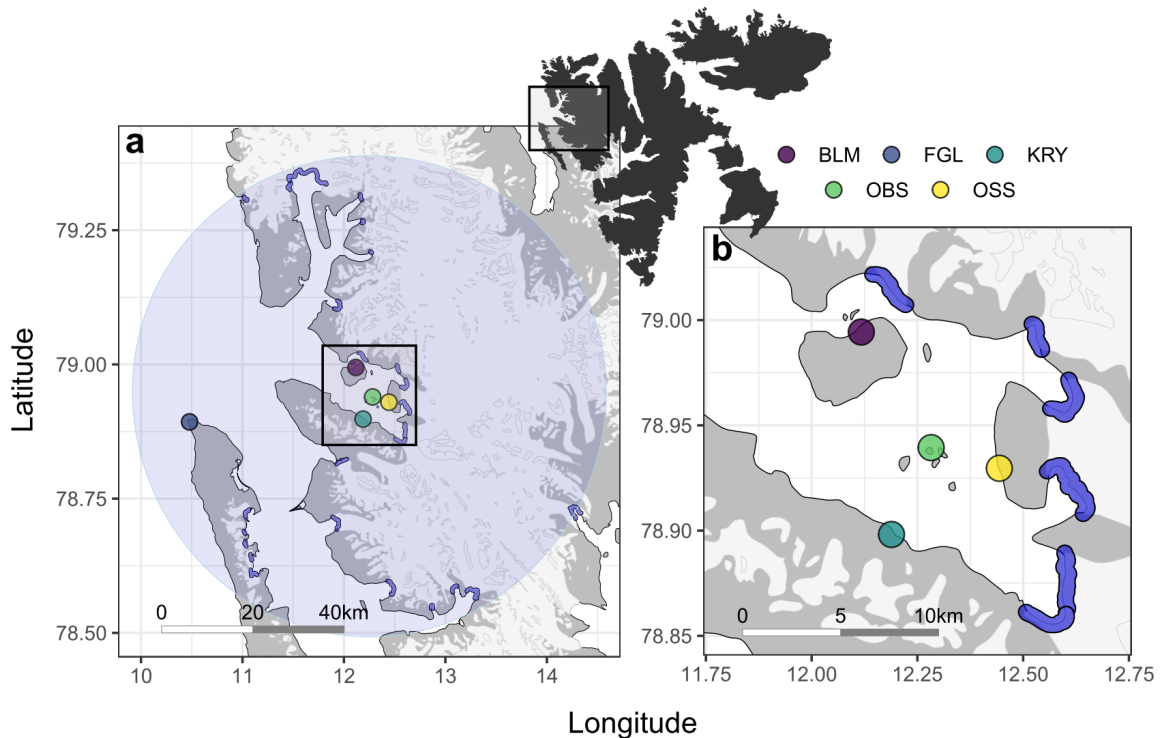


Figure 9 Svalbard archipelago (top; land in black), a) the 50 km radius area corresponding to the regional scale, and b) the Kongsfjorden area corresponding to the fjord scale. Kittiwake breeding colonies (circles: BLM (purple) = Blomstrand; FGL (dark blue) = Fuglehuken; KRY (cyan) = Krykkjefjellet; OBS (green) = Observasjonsholmen; OSS (yellow) = Ossian Sarsfjellet) and glacier fronts (blue areas) are also shown. Maps were generated using R (version 4.0.2; R Core Team 2020); URL: <https://www.R-project.org/>.

Table 3 Number of black-legged kittiwake foraging trips recorded during the chick-rearing period in 2017 in five colonies located in the Kongsfjorden region, Svalbard. The number of individuals tracked in each colony is indicated in parentheses. The size (number of breeding pairs) of each colony and the year of the colony survey are also indicated.

Colony	Males	Females	Total	Colony size	Year
Blomstrand (BLM)	8 (2)	17 (3)	25 (5)	908	2011
Fuglehuken (FGL)	11 (8)	7 (5)	18 (13)	4 286	2011
Krykkjefjellet (KRY)	13 (4)	23 (5)	36 (9)	318	2016
Observasjonsholmen (OBS)	35 (6)	48 (7)	83 (13)	141	2017
Ossian Sarsfjellet (OSS)	26 (5)	17 (3)	43 (8)	1 936	2011
Total	93 (25)	112 (23)	205 (48)	7 589	-

3.4.2 GPS tracking

In total, 48 birds were caught at the nest using a noose pole and were fitted with a GPS device (minimum and maximum dates of deployment: 7–28 July). Each individual was sexed, either by a molecular approach using DNA from blood or feather samples (69% of the individuals; see details in Harris *et al.* (2020a)) or by morphometry, using a cut-off value (x) of 90.5 mm on the birds' head-bill length (Coulson 2009) (31% of individuals: *i.e.*, female $\leq x <$ male). All birds had at least one chick hatched at the time of logger deployment. Three different types of GPS were deployed in random order (*i.e.*, i-gotU GT-120, Mobile Action©; CatLog Gen1, and CatLog Gen2). All GPSs were sealed in waterproof heat shrink tubing, and their total mass ranged from 7.3-18.1 g ($\bar{x} \pm SD$; 13.9 ± 2.9), representing 2-5% of the birds'

mass. Loggers were fitted to the birds' back feathers with TESA tape. We found no indication that the mass of the GPS modified bird foraging behaviour (see details in *Supplementary information S12*).

On average, the GPS devices deployed on birds were retrieved after 71.2 hours (range = 23.5–160.5 hours). Sampling intervals ranged from 2 to 10 min, and all tracks were sub-sampled to obtain a standard interval of 10 min between consecutive locations. Speed was filtered for a maximum of 80 km h⁻¹ to remove aberrant locations (Paredes et al. 2012, Christensen-Dalsgaard et al. 2018). We defined a trip as 1) all consecutive GPS positions located outside the colony area, which was defined as an area of 200-meter radius from its centroid, and 2) being outside the colony's area for a minimum of 50 minutes (thresholds based on sensitivity analyses, see Bertrand et al. (2021)). To limit the number of non-foraging trips in the analyses, we excluded from subsequent analyses all tracks that had a proportion of locations over land equal to or greater than 50%, as kittiwakes can spend time bathing in freshwater (Coulson & Macdonald 1962) and fetching nest materials on land. Moreover, only complete tracks were considered in the analyses (*i.e.* trips for which locations were registered until the bird returned to the colony). This choice did not bias samples towards shorter trips (*i.e.*, we found no difference between the “complete” and “non-complete” groups in their maximum distances travelled per trip; Mann-Whitney U-test; $U = 22\ 645$, $p = 0.94$). In total, 205 foraging trips were used in this study (Table 1, see details in *Supplementary information S2*), ranging from 1-10 per individual ($\bar{x} \pm SD$; 4.3 ± 2.7).

All bird captures and handling were performed following relevant guidelines and regulations regarding animal welfare in Norway (Forsøksdyrforvatningen tilsyns- og søknads-system, *FOTS*). All field protocols were formerly approved by the ethics committees of the Governor of Svalbard (program for research 361) and the Norwegian Food Safety Authority (*Mattilsynet*; permits #6439, #8602, and #15503).

3.4.3 Data analysis

All analyses were performed with R, version 4.0.2 (R Core Team 2020).

3.4.3.1 Estimation of individual-level foraging ranges

We used an autocorrelated kernel density approach (AKDE; Fleming et al. 2015, Fleming & Calabrese 2017) to estimate each individual’s probability distribution (hereafter *utilization distribution*; *UD*) using the CTMM package (Fleming & Calabrese 2020). Contrary to conventional range estimates (*e.g.*, Kernel Density Estimation (KDE), Minimum Convex Polygon), AKDE does not assume independency and identical distribution (IID) among GPS locations, and explicitly accounts for the temporal autocorrelation inherent to every trip while calculating an individual’s space use (Fleming et al. 2019, Noonan et al. 2019). To reduce the weight of the locations at the colonies in individual UD calculations, we considered all consecutive trips from the same individual as continuous while removing all points located at the colony. All individual UDs were computed over a grid size of 500 m. In total, three different models were tested for each individual: 1) the IID, as assumed by conventional KDE, 2) the Ornstein-Uhlenbeck (OU: featuring positional autocorrelation timescale); and 3) the OU-Foraging processes (OUF: featuring both velocity and positional autocorrelation timescale) (Fleming et al. 2014). Model selection for each individual’s UD estimation was performed using the Akaike Information Criterion with correction for small sample sizes (AICc), and the model with the lowest AICc was selected (Burnham & Anderson 2002, Calabrese et al. 2016). We thereafter used the effective sample size (\hat{N}_{area}) as a proxy of an individual’s UD representativeness, which theoretically corresponds to the number of statistically independent positions represented by the tracks, corresponding roughly to the number of range crossings undergone by the animal during the tracking period (Fleming & Calabrese 2017, Noonan et al. 2019). A minimum $\hat{N}_{area} \geq 4.5$ for each individual’s UD was considered as a minimal threshold (Fleming et al. 2019, Noonan et al. 2019) (see details in *Supplementary information S3*). Based on this threshold, 10 of the 13 individuals (*i.e.*, $\sim 77\%$) from Fuglehuken were filtered out. Finally, we assessed the representativeness of colony-level grouping as a function of sample sizes using the bootstrap approach described in Lascelles et al. (2016) and implemented via the TRACK2KBA package (Beal et al. 2020) (see details in *Supplementary information S3*).

3.4.3.2 Quantifying segregation level among colonies

Spatial segregation among colonies was evaluated using the calculated individual UD_s and by extracting the Bhattacharyya coefficient (BA) calculated upon pairs of individual UD_s (Bhattacharyya 1943, 1946, Fieberg & Kochanny 2005, Winner et al. 2018). This index relies on the probability density functions of the two UD_s and does not require any subjective choice of specific quantile contours (Winner et al. 2018). We used the inverse coefficient (*i.e.*, $1 - BA$; hereafter called the segregation index, SI), which ranged from 0 (complete overlap) to 1 (full segregation) and was computed using the CTMM package (Fleming & Calabrese 2020) along the approximate debiasing correction for small sample size (Winner et al. 2018). We used an analysis of similarities (ANOSIM) for testing the null hypothesis that the dissimilarity between colonies is equal to or lower than the dissimilarity among individuals within colonies (Anderson & Walsh 2013), or in other words, that segregation in space use between members of different colonies is equal to or weaker than that of members belonging to the same colony. For that purpose, we used the segregation matrix (*i.e.*, pairwise segregation index (SI) among all individuals) as a response variable and the colony affiliation as a grouping factor. We considered that the hypothesis of segregation among colonies was supported if the dissimilarity among colonies was greater than the dissimilarity within colonies, using a nominal threshold of 0.05 along 999 permutations (Carneiro et al. 2016, Dehnhard et al. 2020). If the test was significant at the population-level (*i.e.*, involving all colonies), we then tested segregation on a pairwise basis, this time applying ANOSIM analyses to each colony dyad. Since multiple testing was conducted, we controlled the false discovery rate using the Benjamini-Hochberg procedure (Benjamini & Hochberg 1995). Since the ANOSIM approach is sensitive to intragroup dispersion (Anderson & Walsh 2013), we also tested for the null hypothesis of homogeneity in group multivariate dispersion (Anderson 2006). ANOSIM and the test for multivariate homogeneity were performed using the VEGAN package (Oksanen et al. 2019).

3.4.3.3 Effect of distance on the probability to use glacier fronts

We used a generalized linear mixed model with a binomial distribution to test the prediction that kittiwakes were more likely to use glacier fronts located closer to their colony rather than those located farther away. We tested the prediction at two spatial scales (*i.e.*, regional scale and fjord scale). First, to include all glaciers that birds could potentially use, we considered a radius of 50 km from the Kongsfjorden centre (corresponding to the distance of the most distant glacier front used by kittiwakes in our dataset). A total of 25 glacier fronts were located within that radius (*i.e.*, regional scale; Figure 9a). Second, we considered only the four colonies and 6 glacier fronts located within Kongsfjorden to confirm that the relationship observed at the regional scale was similar at a finer scale (*i.e.*, fjord scale; Figure 9b). We defined our response variable as binary: a value of 1 was assigned to a specific front if the birds used it during a given foraging trip, and the value 0 was assigned if they did not. We defined the front areas by creating a spatially explicit buffer around the front line (radius = 400 m). Based on a previous study (Bertrand et al. 2021b), a glacier front was considered to be used when two consecutive locations (10-minute interval) were within the buffer zone.

Distances between a colony and glacier's front line centroid were calculated using the Great Circle distance via the SP package (Pebesma & Bivand 2005, Bivand et al. 2013) and were subsequently used as predictors of glacier front use. We also included individual sex as a predictor to control for potential variation between males and females (Paredes et al. 2014, Harris et al. 2020a). The interaction between distance and sex was investigated to ensure that the space use patterns of colonies was not driven by a particular sex. Moreover, the colony was included as a fixed effect to account for the average difference in glacier front use among colonies. Significance of each predictor was evaluated by likelihood ratio tests for nested model, comparing the fits with (H_1) and without (H_0) the addition of the corresponding variable (nominal threshold of $p = 0.05$). For all models, we fitted the individual ID as random factors. We found no sign of overdispersion in the full models using the non-parametric dispersion test over quantile residuals ($p = 0.87$) available via the DHARMA package (Hartig 2020).

3.4.3.4 Drivers of intercolony spatial segregation

Drivers of spatial segregation among colonies were investigated by means of a multiple regression on distance matrices (Legendre et al. 1994) using the ECODIST package (Goslee & Urban 2007). Colony size (Table 3), the distance separating colonies, and the dissimilarity in glacier front use were used as predictors and the segregation matrix as the response variable. We calculated the dissimilarity in glacier front use among individuals by using individual-level counts of use of each glacier (*i.e.*, from the binary variable detailed in the previous section) and the pairwise individual similarity index from Bolnick *et al.* (2002):

$$H_{ij} = \sum_k \min(p_{ik}, p_{jk})$$

where p_{ik} and p_{jk} represent the proportion of use of glacier k for the two selected birds (i, j). Since birds performed several trips during their tracking period, we first summed the counts by glacier during the trips of each individual before calculating the proportions. One individual (out of 13 birds) from Observasjonsholmen and all birds from Fuglehuken did not use any fronts during their tracking period and were thus removed from the analysis. For ease of interpretation, we subsequently used the inverse index, *i.e.*, $DH = 1 - H$, hence generating a dissimilarity index. The dissimilarity index (DH) in glacier front use thus ranged from 0 (complete overlap in glacier front use) to 1 (complete segregation in glacier front use) and was calculated via the package RINSP (Zaccarelli et al. 2013).

Due to its potential importance in modulating intraspecific competition for prey acquisition (Lewis et al. 2001, Wakefield et al. 2013, Bolton et al. 2019), we controlled for colony size while investigating drivers of intercolonial segregation. We used the Manhattan distance, also known as the L^1 norm, to calculate the difference among the colony sizes. The Euclidean distance was chosen for calculating the distance separating colony centroid of each individual. Predictor significance was evaluated via permutations along 999 iterations and using the nominal threshold of 0.05.

3.5 RESULTS

Space use varied substantially among the different kittiwake colonies. Birds breeding in the Fuglehuken colony showed no overlap with any glacier front, although the closest front was only 23 km away from the colony. Although all colonies have access to the pelagic zone, only birds from Fuglehuken relied exclusively on the pelagic environment to forage (Figure 10a, see *Supplementary information S13* for raw tracks). Within Kongsfjorden, the core-use area derived for each colony (*i.e.*, 50% isopleth) showed highly restricted and delimited space use, which always overlapped at least one glacier front (Figure 10b). Representativeness analyses suggested that most of the intracolony variation in space use was captured by colony UD estimates (range: 84-95%, see *Supplementary information S14* for details).

The global analysis of similarities (ANOSIM) indicated that the dissimilarity in space use was greater among colonies (average: 0.57; range: 0.39-0.98) than within colonies (average: 0.27; range: 0.17-0.50). This indicates that the overlap between foraging ranges was higher among birds from the same colony than among birds from different colonies (ANOSIM- $R = 0.59$, $p = 0.001$). The same pattern was observed when considering only the four colonies located within Kongsfjorden (ANOSIM- $R = 0.50$, $p = 0.001$). While showing no sign of heterogeneous dispersion among groups ($F_{4,33} = 0.93$, $p = 0.457$), the ANOSIM analysis conducted on each pair of colonies suggested that all colonies showed significant spatial segregation, except the Blomstrand (BLM) - Observasjonsholmen (OBS) dyad (Table 4). Although the core-use area of these two colonies showed little overlap, it suggests that some birds breeding in these colonies shared similar foraging space (see raw tracks distribution in *Supplementary information S13*).

Glacier front use varied substantially for birds breeding in various neighbouring colonies located within Kongsfjorden (see details in *Supplementary information S15*). The use of glacier fronts decreased significantly with the distance separating them to a given colony at the two different spatial scales used for the analysis (Table 5, Figure 11). A threshold around 18 km was also observed at the regional scale, which corresponded to the maximum distance separating a colony and a front located within Kongsfjorden (Figure 11a). This

indicates that kittiwakes breeding in Kongsfjorden essentially used glacier fronts located inside the fjord. A similar decaying relationship was observed at the fjord scale when considering only colonies and glacier fronts occurring within Kongsfjorden (Figure 11b). All models showed no effect of individual sex (Table 5).

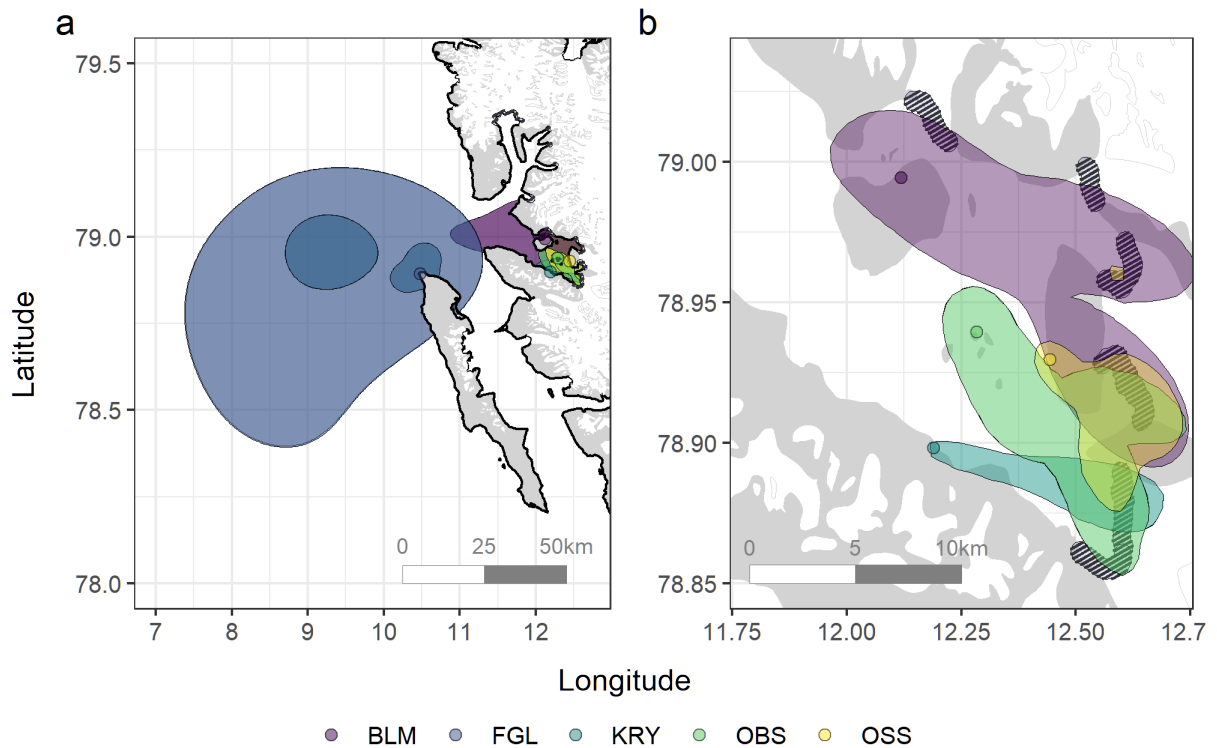


Figure 10 a) Study area and the mean utilization distribution (UD) estimated for each kittiwake breeding colony (95% and 50% isopleths based on the individuals' UD weighted by the number of trips sampled per individual; BLM (purple) = Blomstrand, FGL (dark blue) = Fuglehuken, KRY (cyan) = Krykkjefjellet, OBS (green) = Observasjonsholmen, OSS (yellow) = Ossian Sarsfjellet) and b) core-ranges (50% isopleths) for the four colonies (circles) located within Kongsfjorden. Glacier fronts (crosshatched) are also shown. All birds were tracked during the chick-rearing period in 2017.

Spatial segregation in foraging ranges of breeding kittiwakes was positively correlated to the distance separating their colonies (estimate = 2.17×10^{-5} , $p = 0.001$) and the level of dissimilarity in glacier front use (DH ; estimate = 0.41, $p = 0.001$; Figure 12). Surprisingly, however,

segregation was not related to the relative size of the colonies (estimate = 8.31×10^{-6} , $p = 0.44$; Figure 12). Overall, the distance separating colonies and the dissimilarity in glacier front use explained about 41% of the spatial segregation in foraging ranges ($F = 191.10$, $p = 0.001$).

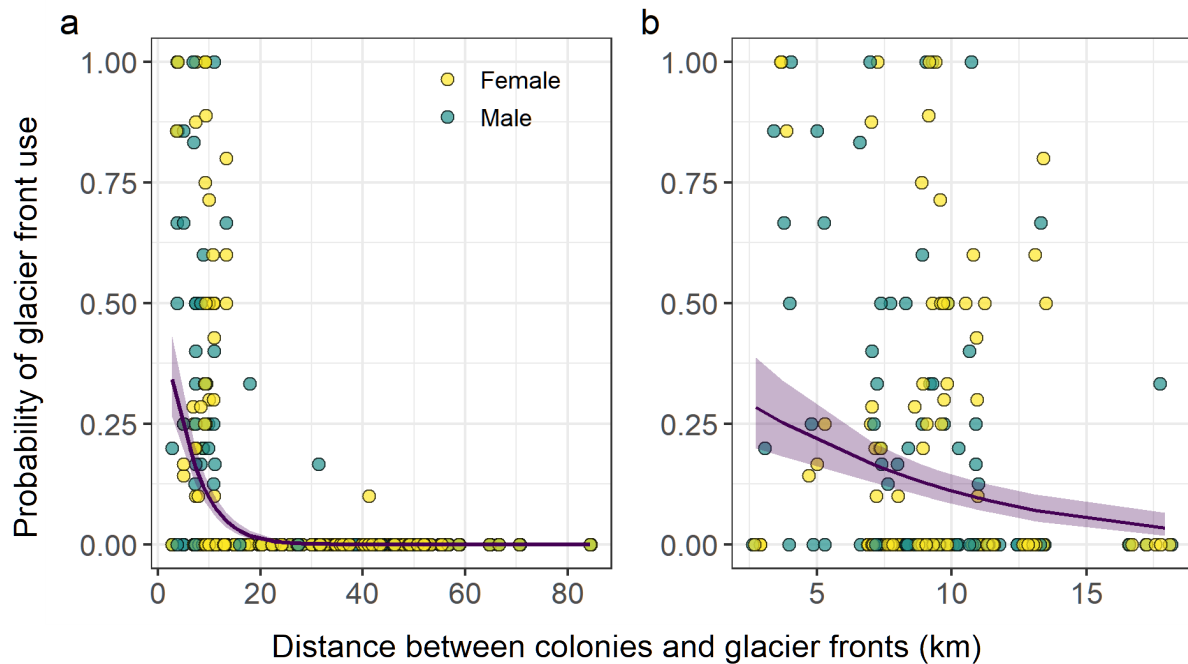


Figure 11 Relationship between black-legged kittiwake use of glacier fronts as a function of the distance separating their colonies to a given front at two different scales; a) regional scale; involving 5 colonies and 25 glacier fronts (effect of distance; estimate = -0.22 , 95%CI = -0.26 : -0.18) and b) fjord scale; involving 4 colonies and 6 glacier fronts (effect of distance; estimate = -0.16 , 95%CI = -0.22 : -0.09). For the ease of representation, points represent individual males and females average use (circles: yellow = female; green = male) of glacier fronts. Solid curves and shaded areas are the regression line and associated 95% confidence interval (back-transformed) estimated from generalized linear mixed models, using the glacier front use as response variable, the distance, sex and colony as additive fixed predictors and the bird ID as random factor.

3.6 DISCUSSION

The investigation of marine predator movements is central to understanding how individuals respond to seascape dynamics and structures (Fauchald 2009, Bertrand et al. 2014, Bolton et al. 2019). In this study, we tested the hypothesis that spatially predictable seascape elements like tidewater glacier fronts can influence kittiwake foraging patterns and drive spatial segregation among adjacent colonies. Although chick-rearing kittiwakes can feed up to *ca.* 280 km away from their colony (see also Christensen-Dalsgaard et al. (2018)), individuals in Kongsfjorden were more likely to use glacier fronts located closer to their colony and rarely used glacier fronts located >18 km away. As predicted, the dissimilarity in the use of glacier fronts partly explained the spatial segregation observed between adjacent kittiwake colonies. Overall, our results illustrate how spatially predictable foraging patches like glacier fronts can modulate the magnitude of intercolonial segregation in central-place foragers.

Optimal foraging theory predicts that central-place foragers should spend more time in highly profitable foraging patches located close to their breeding colony (Macarthur & Pianka 1966, Schoener 1971). When two neighbouring colonies are separated by less than the distance covered by their members' foraging range, patch predictability and distribution between the colonies could strongly affect the behaviour of foraging individuals and determine their level of spatial segregation (Ramos et al. 2013, Bolton et al. 2019). As predicted, the spatial distribution of tidewater glacier fronts, which can offer relatively predictable foraging patches to various marine predators (Lydersen et al. 2014, Urbański et al. 2017, Dragańska-Deja et al. 2020), seems to partly drive consumer movements and promotes small-scale intercolonial segregation in our study system. However, glacier fronts might not offer equal foraging opportunity to breeding birds (Macarthur & Pianka 1966), and the relatively low explanatory power of the distance between colony and glacier fronts on the probability of front use highlights the needs for further research on the relative profitability of these foraging patches.

Table 4 Results of pairwise multilevel comparison of segregation among the five colonies (BLM = Blomstrand; FGL = Fuglehuken; KRY = Krykkjefjellet; OBS = Observasjonsholmen; OSS = Ossian Sarsfjellet) in Kongsfjorden using ANOSIM (R ; below diagonal) and the distance (km) separating each pair of colonies (upper diagonal). Significance (shown in bold) was evaluated along 999 permutations using the false-discovery rate correction for multiple testing (see Methods).

	BLM	FGL	KRY	OBS	OSS
BLM	-	36.87	10.84	7.07	10.04
FGL	$R = 1.00$; $p = \mathbf{0.024}$	-	36.78	39.07	42.40
KRY	$R = 0.95$; $p = \mathbf{0.003}$	$R = 1.00$; $p = \mathbf{0.013}$	-	5.02	6.50
OBS	$R = 0.23$; $p = 0.059$	$R = 1.00$; $p = \mathbf{0.005}$	$R = 0.48$; $p = \mathbf{0.003}$	-	3.62
OSS	$R = 0.41$; $p = \mathbf{0.013}$	$R = 1.00$; $p = \mathbf{0.013}$	$R = 0.88$; $p = \mathbf{0.003}$	$R = 0.25$; $p = \mathbf{0.014}$	-

Table 5 Binomial generalized linear mixed models testing the effect of colony, distance, sex (female as reference level) and their interaction on the use of glacier fronts by black-legged kittiwakes at two different scales: (1) *Regional scale*, based on all glacier fronts occurring in a radius of 50 km from Kongsfjorden’s centroid and (2) *Fjord scale*, based on all glacier fronts occurring in Kongsfjorden, Svalbard. Colony was included as a fixed effect to account for their average difference in glacier front use. The individual ID was fitted as random effects. Likelihood ratio Chi-squared statistic and associated p -values are given, with models specifying the null (H_0) and alternative (H_1) hypotheses specified for each test. cR^2 is the conditional R^2 (*i.e.*, for both fixed and random effects) for the model using the distance, sex and colony as additive fixed predictors.

Effect	distance	sex	distance \times sex	colony	cR^2
Model H_0	sex + colony	distance + colony	distance + sex + colony	distance + sex	-
Model H_1	distance + sex + colony	distance + sex + colony	distance \times sex + colony	distance + sex + colony	-
<i>Regional scale</i>	$X_1^2 = \mathbf{549.78}$; $p < \mathbf{0.001}$	$X_1^2 = 0.31$; $p = 0.581$	$X_1^2 = 1.72$; $p = 0.190$	$X_4^2 = 7.96$; $p = 0.093$	0.59
<i>Fjord scale</i>	$X_1^2 = \mathbf{24.58}$; $p < \mathbf{0.001}$	$X_1^2 = 0.31$; $p = 0.578$	$X_1^2 = 3.12$; $p = 0.077$	$X_3^2 = \mathbf{7.86}$; $p = \mathbf{0.049}$	0.04

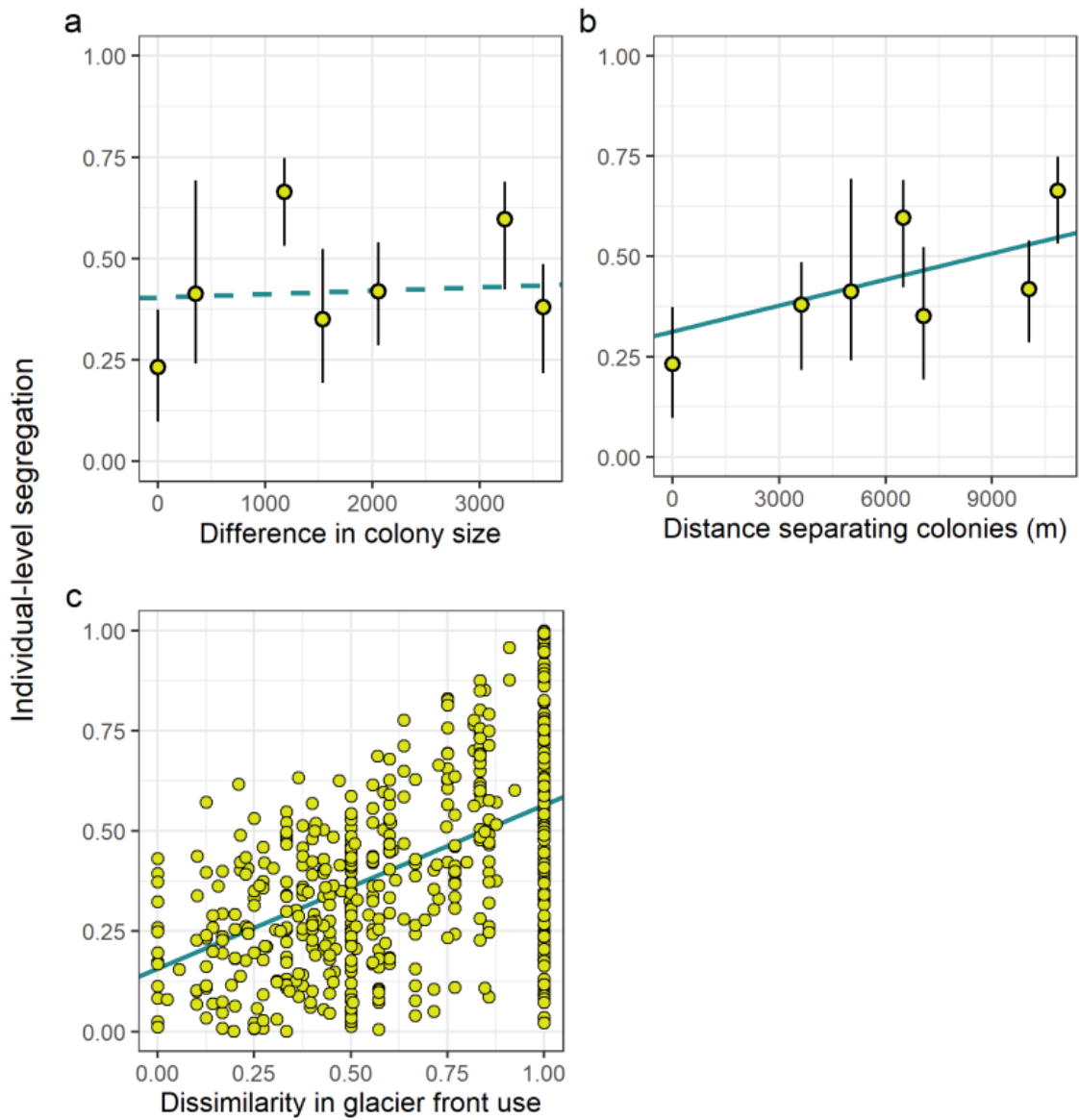


Figure 12 Spatial segregation level (*i.e.*, 1 - Bhattacharyya coefficient) of breeding kittiwake foraging ranges as a function of a) the difference in colony size (*i.e.*, Manhattan distance), b) the distance separating colonies, and c) the dissimilarity in glacier front use between each individual dyad. Solid and dashed lines depict, respectively, the significant and non-significant partial slopes of the multiple regression on distance matrices. Intercepts of each slope have been adjusted for illustration using as reference the mean of the remaining covariates. Symbols represent the median and associated 25th and 75th percentiles in panels a and b.

Tidewater glacier fronts are often defined as foraging hotspots for various Arctic predators (Lydersen et al. 2014, Stempniewicz et al. 2017, Hamilton et al. 2019). Subglacial plumes constitute major components of the mechanism modulating glacier front profitability for marine predators (Urbański et al. 2017, Everett et al. 2018). Originating from the subglacial meltwater discharge, the buoyant meltwater plume entrains water masses from intermediate depths and transports prey to the surface while making them accessible to predators (Lydersen et al. 2014, Urbański et al. 2017, Everett et al. 2018). A plume's entrainment capacity relies on both the discharge velocity and the depth at which the subglacial plume originates (Carroll et al. 2015, 2016), which are both known to vary between glacier fronts in Kongsfjorden (Halbach et al. 2019, Dragańska-Deja et al. 2020, Pramanik et al. 2020). Glacier fronts in Kongsfjorden thus likely offer variable entrainment capacity and level of predictability. Moreover, the relative profitability of a given glacier front can vary depending on the environmental conditions (Stempniewicz et al. 2017, Urbański et al. 2017, Dragańska-Deja et al. 2020, Bertrand et al. 2021b, Stempniewicz et al. 2021). Integrating such spatiotemporal variation in the profitability of glacier fronts should strongly help understanding their impacts on the spatial distribution of Arctic marine predators (Hopwood et al. 2018, Halbach et al. 2019). Along deglaciation, however, retreat of glacier termini above the sea-level in Kongsfjorden could ultimately reduce foraging opportunities in the fjord and modify the spatial distribution of seabirds by increasing their use of more distant, pelagic feeding areas as seen in kittiwakes breeding outside the fjord (see Figure 10).

The spatial distribution of marine predators is known to be dependent on the distribution and patchiness of prey, which is strongly affected by physical forcings that promote their aggregations (Bertrand et al. 2014, Arimitsu et al. 2016). Eddies (Haney 1986, Hyrenbach et al. 2006, Paredes et al. 2014) and fronts (Schneider 1990, Durazo et al. 1998, Bost et al. 2009, Cox et al. 2016) are oceanographic features that are associated with important foraging habitats for seabirds, by either enhancing primary production through the transport of nutrients or by the advection of biomass (Wakefield et al. 2009). Ultimately, the spatiotemporal variability of these physical processes can modulate the level of predictability of prey aggregations in the seascape, which in turn affects the profitability of these patches

to marine predators (Hunt et al. 1999, Weimerskirch 2007, Fauchald 2009). In parallel, foraging patches like glacier fronts that are predictable in space, and to some extent in time during a given summer (How et al. 2017), are likely to promote foraging site fidelity (Weimerskirch 2007, Navarro & González-Solís 2009) and aggregations in seabirds (Irons 1998, Piatt et al. 2006). If knowledge of locations of prey and/or foraging grounds is transferable to conspecifics at the colony level through the use of public information (e.g., bearings of departing/returning foraging birds (Ward & Zahavi 1973, Weimerskirch et al. 2010)), then a cultural foraging pattern could arise and enhance intercolonial difference in space use (Grémillet et al. 2004, Cecere et al. 2018, Bolton et al. 2019).

Our results add to a growing body of research indicating that segregation level in marine bird colonies is affected by seascape structures (Ainley et al. 2004, Ramos et al. 2013, Dean et al. 2015, Bolton et al. 2019). In a study conducted on Cory's shearwater (*Calonectris borealis*), Ramos et al. (2013) showed that birds from different colonies tended to segregate in most of their foraging ranges, but overlapped largely in areas characterized by one predictable but distant foraging patch (i.e., a large upwelling area). Similarly, Dean et al. (2015) showed that colonies of Manx shearwater (*Puffinus puffinus*) were more likely to segregate around their colony while overlapping at a distant, productive tidal front system. Taken altogether, these results indicate that the distribution of high-profitability foraging hotspots can have important effects on the spatial segregation of colonial breeding predators (Ramos et al. 2013, Bolton et al. 2019). The varying level of segregation over such foraging patches (from overlap to segregation) likely reflects the distribution of individuals maximizing their net energy gain among all patches available in the seascape (Macarthur & Pianka 1966, Fretwell & Lucas 1969). Further research is warranted to understand the complex relationship between central-place forager behaviors, space use and seascape heterogeneity (Weimerskirch 2007, Fauchald 2009, Wakefield et al. 2009).

3.7 ACKNOWLEDGEMENTS

This study was funded by the ICE Centre of the Norwegian Polar Institute, the Fonds de recherche du Québec – Nature et technologies (FRQNT), Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC), MITACS (Globalink), the Norwegian Polar Institute MOSJ program, (www.mosj.no), the SEAPOP program (www.seapop.no). Olivier Chastel and Pierre Blévin were funded by the French Polar Institute (IPEV, Prog 330). We are thankful to Maite Cerezo Araujo, Delphin Ruché and Saga Svavarsdóttir, and the Norwegian Polar Institute's logistic department for their support in the field. We also want to thank Christen H. Fleming for his assistance with the kernel analyses, and Kyle Elliott and Kimberly Malcolm for their insights on previous versions of this manuscript.

CHAPITRE 4
VARIATION INTERANNUELLE DES STRATÉGIES D'ALIMENTATION
CHEZ LA MOUETTES TRIDACTYLES EN PÉRIODE D'ÉLEVAGE

Interannual variation in foraging strategies in chick-rearing black-legged kittiwakes

Philip Bertrand^{1,2}, Joël Bêty¹, Nigel Gilles Yoccoz³, Mikko Vihtakari⁴,
Stephanie M. Harris^{5,6}, Samantha C. Patrick⁶, Kyle Elliott⁷, Hallvard Strøm², Harald Steen²,
& Sébastien Descamps²

¹Département de Biologie, chimie et géographie and Centre d'études nordiques, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, Canada

²Norwegian Polar Institute, Fram Centre, Tromsø, Norway

³Department of Arctic and Marine Biology, The Arctic University of Norway, Tromsø, Norway

⁴Institute of Marine Research, Fram Centre, Tromsø, Norway

⁵Cornell Lab of Ornithology, Cornell University, Ithaca, USA

⁶School of Environmental Sciences, University of Liverpool, Liverpool, UK

⁷Department of Natural Resource Sciences, McGill University, Montreal, Canada

Contribution respective des auteurs : P.B., S.D., J.B., H.Stø. et H.Ste. ont conçu l'étude; P.B. a rédigé le manuscrit avec la contribution de S.D., J.B. et M.V.; P.B. a analysé les données avec l'aide de N.G.Y. et S.H.; P.B., S.P. et S.D. ont collecté les données de suivi; tous les co-auteurs ont commenté les versions précédentes du manuscrit.

4.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS

Les espèces longévives doivent équilibrer l'investissement alloué à la survie et à la reproduction et un tel compromis affecte leur comportement en quête alimentaire. La stratégie de recherche de nourriture bimodale, selon laquelle les individus effectuent en alternance de longs voyages pour maintenir leur condition physique et de courts voyages pour nourrir leur progéniture, reflète ce compromis. Nous avons utilisé des données de suivi GPS collectées pendant trois saisons de reproduction pour étudier l'occurrence et la variation interannuelle de cette stratégie chez les mouettes tridactyles *Rissa tridactyla* nichant à Kongsfjorden, au Svalbard. Kongsfjorden est un fjord comportant six fronts glaciaires côtiers, lesquels offrent aux mouettes des occasions de s'alimenter à proximité de leur site de reproduction. La rupture du plateau continental à l'extérieur du fjord constitue une autre zone d'alimentation importante pour la mouette mais implique des coûts de déplacement plus élevés. Nous avons testé l'hypothèse selon laquelle les adultes reproducteurs effectuent des voyages à l'extérieur du fjord afin d'améliorer leur condition corporelle. Nous avons prédit que 1) les adultes étaient plus susceptibles d'entreprendre des voyages de recherche de nourriture à l'extérieur du fjord lorsque leur condition physique était faible et que 2) les individus cherchant de la nourriture à l'extérieur du fjord étaient plus susceptibles d'améliorer leur condition corporelle que ceux s'alimentant à l'intérieur du fjord, y compris aux fronts glaciaires. Nos résultats indiquent que les mouettes tridactyles nichant à Kongsfjorden adoptent une stratégie de recherche de nourriture bimodale pendant la période d'élevage des poussins, mais pas chaque année. Contrairement à notre première prédiction, la condition corporelle des adultes n'affecte pas la probabilité de chercher de la nourriture dans une parcelle éloignée. Cependant, les adultes étaient plus susceptibles de maintenir ou d'améliorer leur condition corporelle lorsqu'ils effectuaient des voyages à l'extérieur du fjord, soutenant l'hypothèse selon laquelle les voyages de longues distances peuvent servir au maintien de leur condition physique. Dans l'ensemble, nos résultats suggèrent que la recherche de nourriture bimodale n'est pas nécessairement une caractéristique fixe de la stratégie de recherche de nourriture des mouettes, mais qu'elle peut plutôt varier en fonction des conditions environnementales.

Mots clés : *Stratégie d'alimentation · Patron d'alimentation bimodale · Approvisionnement à partir d'un lieu central · Rissa tridactyla · biologing · Arctique*

4.2 RÉSUMÉ EN ANGLAIS

Long-lived species must balance allocation between reproduction and self-maintenance, and such a trade-off is expected to affect their foraging behaviour. A bimodal foraging strategy, where individuals alternate between long trips for self-maintenance and short trips for offspring provisioning, may reflect this compromise. Using fine-scale tracking data collected over three breeding seasons, we investigated the occurrence and inter-annual variation of the bimodal foraging strategy among black-legged kittiwakes *Rissa tridactyla* breeding in Kongsfjorden, Svalbard. Kongsfjorden is a glacial fjord with six tidewater fronts distributed along its coast and offering foraging opportunities close to breeding sites. The continental shelf break outside the fjord constitutes another foraging area but involves higher commuting costs. We tested the hypothesis that breeding adults perform foraging trips outside the fjord for self-maintenance. We predicted that 1) adults were more likely to undertake foraging trips outside the fjord when their body condition was low and that 2) individuals foraging outside the fjord were more likely to improve their body condition than those foraging within the fjord, including tidewater glacier fronts. Our results indicate that breeding kittiwakes in Kongsfjorden adopt a bimodal foraging strategy during the chick-rearing period, but this does not occur every year. Contrary to our first prediction, we found no evidence that adult body condition affected the probability of foraging at distant sites. However, we found that adults were more likely to maintain or improve their body condition when performing foraging trips outside the fjord, supporting the hypothesis that long-distance trips are performed for self-maintenance. Overall, our results suggest that bimodal foraging is not necessarily a fixed characteristic of kittiwake foraging strategy, and can vary with environmental conditions.

Keywords: *Foraging strategies · Bimodal foraging pattern · Central place foraging · Rissa tridactyla · biologging · Arctic*

4.3 INTRODUCTION

Central place foraging is common across a wide range of terrestrial and marine-feeding taxa (*e.g.*, Kacelnik 1984, Kacelnik et al. 1986, Fryxell and Doucet 1991). By definition, central place foragers must periodically return to a central location after each foraging bout (Orians & Pearson 1979). Theoretical models of central place foraging assume that resources are patchily distributed in space and that foraging decisions are based on trade-offs between the quality and the distance of foraging patches. These models suggest that foraging costs increase with increasing distance from the central base, and benefits increase with patch quality (Orians & Pearson 1979, Schoener 1979). Central place foragers are thus predicted to forage in the nearest suitable patches.

During the breeding season, central place foragers allocate foraging efforts to both self-maintenance and chick provisioning. Travelling long distances may allow animals to exploit high-quality patches and improve their body condition, yet longer trips may also jeopardize offspring growth or survival via reduced food delivery rate (Ydenberg 1994, Ydenberg & Davies 2010). When foraging takes place near the breeding site, offspring may benefit from a higher feeding rate; however, nearby feeding patches may not necessarily be optimal for individuals' self-maintenance. Consequently, the same food patches may not necessarily be optimal for both adult self-maintenance and offspring provisioning (Murphy 1996, Markman et al. 2004). Hence, optimal foraging decisions of central place foragers may reflect trade-offs between individual self-maintenance and allocation to reproduction.

The foraging behaviour of breeding animals is expected to be dependent on their body condition (*e.g.*, Varpe et al. 2004) but such relationships vary according to the species' life history. In long-lived species, individuals in poor condition are expected to prioritize their own survival over that of their offspring (Clutton-Brock 1988, Newton 1989). If optimal foraging patches which allow central place foragers to improve their body condition are far from their nesting site, individuals in poor condition are expected to perform longer foraging trips to reach these patches (Ydenberg & Davies 2010, Welcker et al. 2012). Such decisions may lead to the adoption of a bimodal foraging strategy, whereby breeding individuals

alternate between short foraging bouts to maximize offspring provisioning rates and long foraging bouts to improve their own body condition (Chaurand & Weimerskirch 1994, Weimerskirch et al. 1994, Baduini & Hyrenbach 2003, Ydenberg & Davies 2010). Such bimodal foraging strategy has been well documented in seabirds, especially in Procellariiformes (e.g., Chaurand & Weimerskirch 1994, Baduini & Hyrenbach 2003) and Charadriiformes (e.g., Steen et al. 2007, Welcker et al. 2009, 2012, Elliott & Gaston 2015). Although fitness benefits of long foraging trips have been reported in colonial seabirds, how those are affected by annual changes in environmental conditions remains an elusive question (*but see* Granadeiro et al. 1998, Ballard et al. 2010, Jakubas et al. 2020, Fayet et al. 2021).

The black-legged kittiwake *Rissa tridactyla* (hereafter kittiwake) is a long-lived seabird known to use a bimodal foraging strategy during the breeding period (Kotzerka et al. 2010, Paredes et al. 2012, Christensen-Dalsgaard et al. 2018), and whose foraging behaviour can be affected by inter-annual changes in oceanographic conditions (Goutte et al. 2014, Paredes et al. 2014, Bertrand et al. 2021b). Kittiwakes breeding in Kongsfjorden, a glacial fjord located on the west coast of Spitsbergen, Svalbard (78.91°N, 11.93°E), can undertake long trips to forage in the open sea but can also forage extensively at tidewater glacier fronts near their colonies (Urbański et al. 2017, Nishizawa et al. 2020, Bertrand et al. 2021a). Glacier fronts are spatially restricted and relatively predictable foraging patches (Lydersen et al. 2014, Urbański et al. 2017), yet their profitability appears to vary among years (Stempniewicz et al. 2017, Dragańska-Deja et al. 2020, Bertrand et al. 2021b). Kongsfjorden has no sill and is directly connected to the continental slope, and is therefore influenced by both Arctic waters from the coastal current and Atlantic waters from the West-Spitsbergen current (Svendsen et al. 2002, Hop et al. 2019; Figure 1). The intrusion of these water masses vary annually (Cottier et al. 2005, Tverberg et al. 2019) and can influence the level of nutrients and the abundance and distribution of kittiwake prey species in the fjord (Vihtakari et al. 2018, Hegseth et al. 2019, Hop et al. 2019).

In this study, we used fine-scale GPS tracking data of chick-rearing kittiwakes collected over three breeding seasons in Kongsfjorden to document the interannual variation in the use of the bimodal foraging strategy in this species, in which adults alternate between

short (*i.e.*, inside-fjord) and long (*i.e.*, outside-fjord) foraging trips (Harris et al. 2020a, Bertrand et al. 2021b). We also tested the hypothesis that breeding adults perform outside-fjord foraging trips for self-maintenance during the chick-rearing period. We predicted that 1) outside-fjord foraging trips are more likely to occur when adult body condition is low and that 2) adults performing outside-fjord foraging trips are more likely to improve their body condition than those foraging mainly within the fjord.

4.4 METHODS

4.4.1 Study system and species

This study was conducted in the summers of 2016-2018 at two kittiwake breeding colonies within Kongsfjorden, namely Observasjonsholmen (hereafter OBS; 78.93°N, 12.28°E) and Ossian Sarsfjellet (hereafter OSS; 78.92°N, 12.44°E) (Figure 13). There are six tidewater glacier fronts in the fjord, which are all used to a varying extent by breeding kittiwakes during the incubation and chick-rearing periods (Bertrand et al. 2021b).

The kittiwake is a surface-feeding seabird species, preying on small fishes and crustaceans (Coulson 2011, Vihtakari et al. 2018). Kittiwakes breed monogamously once a year and lay one to three eggs per clutch (generally one or two on Svalbard). Both parents exhibit parental care and feed offspring until fledging, which occurs around 40 days after hatching (Coulson 2011).

4.4.2 Field data collection

We captured adult kittiwakes on their nest using a noose pole. Nest content was assessed and only birds having at least one chick in their nest were equipped with a GPS logger. Upon capture, we measured head-bill length to the nearest millimeter using a caliper and weighed each individual to the nearest 5 g using a 600 g Pesola scale. Birds were weighed a second time at logger retrieval (*i.e.*, recapture). Three types of loggers were deployed in this study: i-gotU GT-120, Mobile Action, CatLog Gen1 and CatLog Gen2. All devices were sealed in

waterproof tubing and then fitted on birds' back feathers using TESA tape. Loggers weighed on average 11.8 g (range = 7.2 - 18.4; representing 2-5% of birds' mass). Deployments occurred between 28 June and 3 August. We found no effect of relative logger weight on the probability of foraging outside the fjord or on the relative body mass changes in birds breeding in Kongsfjorden (see details *Supplementary information S16*). In total, loggers were recovered from 71 chick-rearing adult kittiwakes (Table 6). Among these birds, six (*ca.* 9%) were equipped more than once (either during the same year or in different years).

Table 6 Annual number of foraging trips and the number of adult black-legged kittiwakes (in parentheses) tracked during the chick-rearing period in two colonies located in Kongsfjorden, Svalbard. A total of 71 individuals were captured and six of them were tracked more than once (see methods).

Colony	2016		2017		2018	
	Female	Male	Female	Male	Female	Male
Ossian Sarsfjellet	23 (7)	38 (9)	18 (3)	26 (5)	23 (7)	23 (5)
Observasjonsholmen	54 (9)	54 (11)	50 (7)	36 (6)	14 (4)	15 (5)
Total	77 (16)	92 (20)	68 (10)	62 (11)	37 (11)	38 (10)

The sex of individuals was determined based on a molecular approach using DNA from either feather material or blood samples ($n = 67$, *ca.* 94%; see details in Harris et al. 2020a). Otherwise, sex classification was performed using head-bill length morphometric cutoff (x) of 90.5 mm (female $\leq x <$ male; Coulson 2009) when DNA material was unavailable ($n = 4$, *ca.* 6%). In total, 35 females and 36 males were tracked with GPS.

Tracking periods varied among individuals (mean = 73.3 h, range = 42.9 - 142.6 h) and tracking intervals ranged from 2 to 10 minutes but were subsampled to obtain a standardized resolution of 10 minutes between successive locations. Based on previous work, we considered an individual to be foraging if it flew farther than 200 m from its colony center and for at least 50 consecutive minutes (Bertrand et al. 2021b). Since kittiwakes spend time on land to fetch nesting materials or to bathe in freshwater (Coulson & Macdonald 1962), we

excluded trips that had more than 50% of their locations overlapping land to avoid analyzing non-foraging trips. About 8% of the trips were incomplete (*i.e.*, last locations being outside the colony) due to battery failure. Among those incomplete trips, we only considered for further analyses all trips where birds had completed the majority of their foraging trip (*i.e.*, when they returned towards the colony and had traveled at least 75% of the maximum distance reached on its trip; *e.g.*, Paredes et al. 2012, Harris et al. 2020a). A total of 374 trips were delineated from the raw tracks (Table 6), ranging from 1-16 per individual (mean \pm *SD*; 5.3 ± 3.3).

4.4.3 Zooplankton biomass

To investigate the link between birds' foraging patterns and resource abundance, we used seasonal zooplankton biomass in Kongsfjorden estimated from a long-term monitoring program (Hop et al. 2019). Five stations, distributed along a transect from the inner to the outer fjord, have been systematically sampled during the study period (2016-2018) between 13 and 31 July. Zooplankton were sampled using a multiple plankton sampler (MultiNet type Midi, Hydro-Bios), made of five closing nets with an opening of 0.25 m² and a mesh size of 200 μ m. The closing nets of the multiple plankton sampler were operated at the following depth strata: bottom-200-100-50-20-surface m. The biomass index was calculated as the depth-strata averaged abundance (ind m⁻³) of each species consumed by kittiwakes in Kongsfjorden and then converted to a dry biomass estimate (mg dry mass m⁻³). Estimates from each station were averaged to obtain a yearly seasonal biomass index at the Kongsfjorden level. Details of the procedure are available in Hop et al. (2019) and Bertrand et al. (2021b).

4.4.4 Data analyses

4.4.4.1 Annual variation in foraging behavior

We first assessed whether the presence of a bimodal foraging strategy could be detected each year in the kittiwake population breeding in Kongsfjorden. We used the Hartigans' dip test

from the DIPTTEST package (version 0.76-0; Ameijeiras-Alonso et al. 2021) to evaluate whether distributions of maximal foraging ranges (*i.e.*, maximum distance travelled from the colony) followed a bimodal pattern. This test evaluates the null hypothesis that the distribution is unimodal, against the alternative hypothesis that the distribution is multimodal. To avoid pseudo-replication in these analyses, we used the maximum range reached by an individual during its entire tracking period, resulting in one value per individual (and not one value per trip, which was used in the remaining analyses – see below). Only the initial tracking period was considered when individuals were tracked twice. We then estimated the locations of modes in each distribution (*i.e.*, year) using the critical bandwidth proposed by Hall & York (2001). Limits for the calculation of the critical bandwidth were set between 0 and 200 km to avoid the identification of artificial modes in the right tail of distributions (Ameijeiras-Alonso et al. 2021).

We used a mixed modelling approach to investigate whether maximum ranges of both inside- and outside-fjord foraging trips were consistent over years. Delimitation of the inside-fjord area was based on the extent of the middle and inner zones of Kongsfjorden (Hop et al. 2002), corresponding to a surface area of *ca.* 230 km² with outside borders delimited by a transect reaching from Kapp Guisnez to Kvadehuken (Figure 13). Maximum range distributions of both groups (*i.e.*, inside and outside-fjord foraging trips) were highly skewed to the right and were thus log-transformed to improve linearity with predictors. Estimates were then back-transformed to ease interpretation, corresponding to the median of the response distribution on the original scale. In addition to year, the colony was added as a predictor to account for the average difference in habitat use among colonies (Bertrand et al. 2021b). We fitted individual identity as a random intercept to account for the non-independence of repeated individual measurements. The model used the year 2016 and the Observasjonsholmen colony as reference levels and was defined thus as follows:

$$\log(\text{maximum range}) \sim \alpha + \beta_1(\text{year}_{2017}) + \beta_2(\text{year}_{2018}) + \beta_3(\text{colony}_{\text{Ossian Sarsfjellet}}) + (1|\text{id}),$$

with α corresponding to the intercept, β_i the different predictors and (1|id) the random individual effect. Modelling was performed under the Bayesian framework using the RSTANARM package (version 2.21.1; Goodrich et al. 2020). We used default weakly informative prior distributions for each parameter to regularize computation and prevent model overfitting (Muth et al. 2018). We performed five Markov chains of 60 000 iterations, including 30 000 iteration-warmups that were subsequently discarded before the estimation of the parameters' posterior distributions. All effective sample sizes ($N_{eff} > 1000$) and potential scale reduction factors ($\hat{R} < 1.1$) indicated model convergence (Muth et al. 2018). Along with estimates, we reported the 95% posterior uncertainty interval (*i.e.*, 95% PI) of the posterior probability distribution for each model parameter and considered we had evidence for an effect if this interval was not overlapping zero. Posterior predictive checking (*i.e.*, comparison between predictive distribution and observed data) was performed visually to assess the goodness-of-fit of models.

We used a generalized linear mixed model with a binomial distribution and a logit link function to test for annual variation in the probability of performing outside-fjord foraging trips. Foraging trips were coded as binary, where 0 was assigned to trips where birds remained inside the fjord boundaries to forage (*i.e.*, inside-fjord; light blue area depicted in Figure 13) and 1 to trips where birds flew out of the fjord (*i.e.*, outside-fjord). We added year and colony as predictors, and the individual identity was fitted as a random intercept, giving the following form:

$$\log \left[\frac{P}{1-P} \right] \sim \alpha + \beta_1(\text{year}_{2017}) + \beta_2(\text{year}_{2018}) + \beta_3(\text{colony}_{\text{Ossian Sarsfjellet}}) + (1|\text{id}),$$

with P corresponding to the probability of foraging outside the fjord, α the intercept, β_i the different predictors and (1|id) the random effect.

4.4.4.2 Linking initial body condition and mass change to foraging decision

Generalized linear mixed models with binomial distribution and a logit link function were also used to test the prediction that outside-fjord foraging trips are more likely to occur when adult body condition is low. Chick provisioning is a highly demanding period for adult kittiwakes and leads to substantial individual mass change in the first 16-17 days after chicks' hatching (Moe et al. 2002). Since our study was conducted in early chick-rearing phase, the link between individuals' body condition and their foraging behaviour might change rapidly in time. We thus coded the response variable based on the first trip performed by the bird after capture and assigned 0 if the bird performed an inside-fjord foraging trip and 1 for an outside-fjord trip. We defined body condition as the size-corrected mass (Jacobs et al. 2012). We thus calculated the individual body condition as the residuals of the linear relationship between individual mass and total head-bill length, a proxy for the structural body size (estimate of the head-bill length effect on body mass = 5.96, 95% CI = 3.22 to 8.71; $R^2 = 0.20$; $df = 76$; Coulson 2009, Jacobs et al. 2012). Colony was also added as a predictor to account for potential inter-colony differences in foraging behaviour (Bertrand et al. 2021b) and the individual identity as a random intercept. The model was computed as follows:

$$\log\left[\frac{P}{1-P}\right] \sim \alpha + \beta_1(\text{BC}) + \beta_2(\text{year}_{2017}) + \beta_3(\text{year}_{2018}) + \beta_4(\text{colony}_{\text{Ossian Sarsfjellet}}) + (1|\text{id}),$$

with P corresponding to the probability of foraging outside the fjord, α the intercept, β_i the different predictors (BC corresponding to body condition) and $(1|\text{id})$ the individual random effect. We additionally tested for an interaction between body condition and year to assess whether the effect of body condition on foraging behaviour was consistent between years.

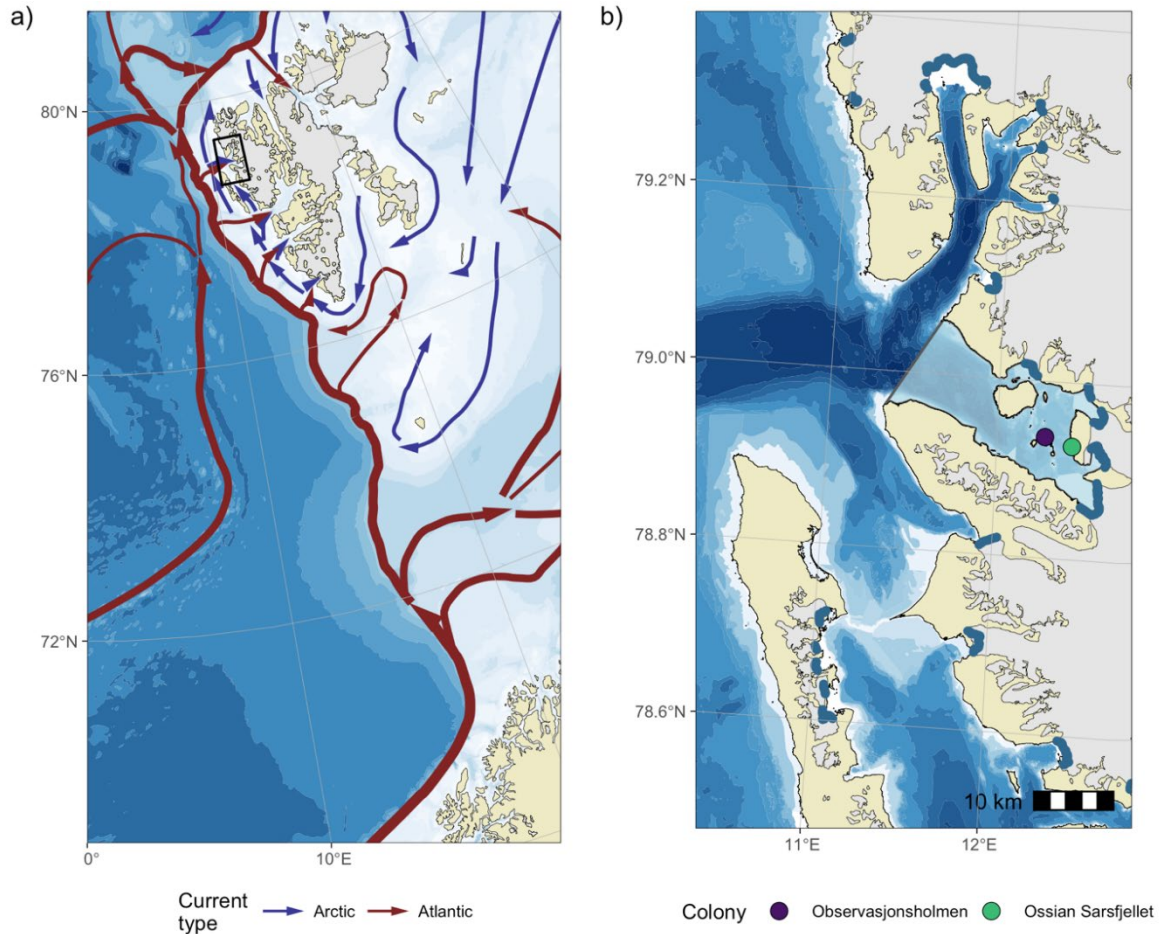


Figure 13 Overview of the study area. a) The Norwegian Sea and Svalbard. The Atlantic currents, located between 200 and 600 m depth, are shown using red arrows highlighting two main entryways: along the continental slope and in the middle of the Norwegian Sea along the Knipovitch ridge. The Arctic surface currents, depicted by blue arrows, originate from the Arctic Ocean. The black rectangle indicates Kongsfjorden. b) Spatial extent of the study area highlighting the boundary of the fjord (light blue shaded area; Kongsfjorden, Svalbard). Blue shaded areas represent glacier fronts and circles breeding colonies of kittiwakes targeted by this study (purple = Observasjonsholmen; green = Ossian Sarsfjellet).

Then, we used linear mixed models to test the prediction that individuals performing outside-fjord foraging trips were more likely to improve their body condition compared to those foraging mainly within the fjord. The response variable was the relative body mass change (BMC) between the initial capture and recapture;

$$\text{BMC} = \frac{(M_r - M_c)}{M_c} \times 100\%$$

where M corresponds to the mass at capture (M_c) or recapture (M_r). As a predictor, we used the proportion of outside-fjord foraging trips among all trips performed during the tracking period (*i.e.*, between capture and recapture). In parallel, we tested the robustness of the results by using a binary predictor (*i.e.*, instead of the proportion), whereas 0 if the birds stayed inside the fjord during the entire tracking period, and 1 otherwise. Similar results were obtained using this alternative predictor (results not shown). Thus, we only provided results based on the proportion of outside-fjord foraging trips as predictor of the BMC. Like previous models, we also added colony as a predictor and the individual identity as a random intercept, giving the following form:

$$\text{BMC} \sim \alpha + \beta_1(\text{proportion}) + \beta_2(\text{year}_{2017}) + \beta_3(\text{year}_{2018}) + \beta_4(\text{colony}_{\text{Ossian Sarsfjellet}}) + (1|\text{id}),$$

with α corresponding to the intercept, β_i the different predictors (proportion indicating the proportion of outside-fjord foraging trips) and (1|id) the random effect. We also tested for the interaction between the proportion of outside-fjord foraging trips and the year to investigate interannual variation in the observed patterns.

4.5 RESULTS

Chick-rearing kittiwakes breeding in Kongsfjorden foraged from 3.8 to 395.0 km from their colony (Figures 14a and 15). The distribution of maximum foraging ranges followed a bimodal pattern in 2018 ($D = 0.15$; $p = < 0.001$; mode₁ = 10.0 km; mode₂ = 115.8 km), while being unimodal in 2016 ($D = 0.05$; $p = 0.760$; mode = 14.4 km) and 2017 ($D = 0.10$; $p = 0.090$; mode = 9.5 km; all years combined: $D = 0.03$; $p = 0.88$, mode = 13.0 km). Interestingly, 2018 was characterized by the lowest level of zooplankton biomass in Kongsfjorden (Figure 14b). Nonetheless, some outside-fjord foraging trips were observed in all years and the maximum foraging range reached during these trips was significantly longer on average

than inside the fjord (mean difference in 2016 = 105.9 km, 95%PI = 91.5 to 120.6; 2017 = 18.8 km, 95%PI = 16.9 to 20.8; 2018 = 114.4 km, 95%PI = 94.5 to 134.5). Maximum foraging ranges of inside-fjord trips were similar in all years (median in 2016 = 5.2 km, 95%PI = 4.3 to 6.1; 2017 = 6.7 km, 95%PI = 5.6 to 8.1; 2018 = 5.6 km, 95%PI = 4.4 to 7.2), while ranges of outside-fjord foraging trips were significantly lower in 2017 (median = 23.3 km, 95%PI = 11.6 to 45.9) compared to 2016 and 2018 (median in 2016 = 75.1 km, 95%PI = 48.3 to 115.9; 2018 = 90.2 km, 95%PI = 59.4 to 138.0). Importantly, outside-fjord foraging trips were not restricted to the use of the open sea. In 2016 and 2017 (1 to 4% of trips per year), birds reached glacier fronts located in an adjacent fjord (Krossfjorden), up to *ca.* 50 km from Kongsfjorden (Figure 13).

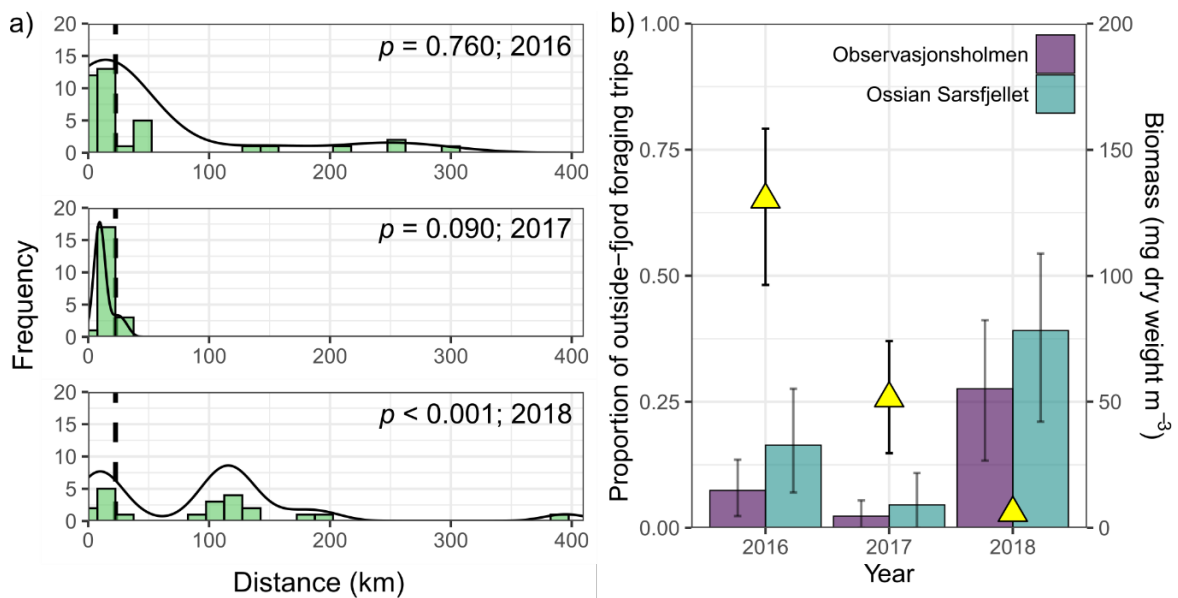


Figure 14 a) Interannual variation in the frequency distribution of the maximum foraging ranges (km) in adult black-legged kittiwakes that nest in Kongsfjorden and tracked during the chick-rearing period, and b) the proportion of foraging trips performed outside of the fjord (outside-fjord trip) by individuals for each colony, as well as the seasonal zooplankton biomass density in the fjord (yellow triangle). The black line in panel a represents density distributions of observations. The p -values result from the Hartigan's dip test for unimodality, evaluated by Monte Carlo simulation. The black dashed line corresponds to the distance threshold separating the fjord from the open sea. Error bars in b indicate bootstrapped 95% confidence intervals.

The proportion of outside-fjord foraging trips varied significantly among years (Figure 14b), being higher in 2018 (31%, 95%PI = 14 to 64) compared to 2017 (2%, 95%PI = 0 to 5) and 2016 (7%, 95%PI = 3 to 14). Individual body condition at capture also differed among years, being the highest in 2017 (mean = 22.2 g mm⁻¹, 95%PI = 8.6 to 35.7), and similar in 2016 and 2018 (mean 2016 = -9.0 g mm⁻¹, 95%PI = -20.5 to 2.6; mean 2018 = -13.7 g mm⁻¹, 95%PI = -28.7 to 1.1; see details *Supplementary information S17*). The body condition of individuals at capture did not affect the birds' probability to forage outside the fjord on the first trip following their release (Table 7).

Birds tracked in 2017 experienced greater body mass loss (mean = -8.0%, 95%PI = -10.3 to -5.7) during the tracking period than birds tracked in 2016 (mean = -1.6%, 95%PI = -3.4 to 0.2) and 2018 (mean = -1.7, 95%PI = -4.1 to 0.7). Relative body mass changes were similar in 2016 and 2018 (mean difference = 0.2, 95%PI = -2.4 to 2.8). Moreover, individuals' body mass change was positively related to the proportion of outside-fjord foraging trips during a whole tracking period (between capture and recapture; Table 8; Figure 16). This indicates that chick-rearing adults performing more outside-fjord trips were more likely to improve their body condition compared to those foraging mainly within the fjord (Figure 16). The effect size was nonetheless relatively small; foraging exclusively outside the fjord (*i.e.*, a proportion of outside-fjord trips equal to 1) led to an average body mass increase of 3.5%.

Table 7 Binomial generalized linear mixed models testing the effect of body condition at capture on the probability to forage outside the fjord during the first trip upon bird's release. The colony (Ossian Sarsfjellet as reference level) was also added as a fixed effect. Point estimates (Log-Odds and associated posterior standard deviation) with 95% posterior uncertainty interval (*Post. Int.*) of the posterior probability distribution for each model parameter are indicated. Effects were considered as significant if uncertainty intervals were not overlapping zeros (shown in bold; see *Methods* for more details). Results are shown for a model without (columns 2 and 3) and with (columns 4 and 5) interaction terms.

Coefficient	Main effect		Interaction	
	Log-Odds \pm SD	Post. Int. (95%)	Log-Odds \pm SD	Post. Int. (95%)
Body condition (BC)	-0.01 \pm 0.02	-0.04 to 0.03	-0.02 \pm 0.03	-0.07 to 0.03
Year 2017	-0.71 \pm 1.62	-3.99 to 2.53	-2.18 \pm 2.83	-8.29 to 2.75
Year 2018	2.58 \pm 1.26	0.63 to 5.59	3.15 \pm 1.54	0.69 to 6.78
Colony (Ossian)	2.19 \pm 1.16	0.24 to 4.95	2.36 \pm 1.26	0.23 to 5.12
BC \times Year 2017			0.06 \pm 0.08	-0.09 to 0.23
BC \times Year 2018			0.02 \pm 0.04	-0.06 to 0.10

Table 8 Linear mixed models testing the effect of outside-fjord foraging trip (Proportion of trip out) on the relative body mass change (%) during the tracking period for every year. The colony (Ossian Sarsfjellet as reference level) was also added as fixed effects. Point estimates (mean and associated posterior standard deviation) with 95% posterior uncertainty interval (*Post. Int.*) of the posterior probability distribution for each model parameter are indicated. Effects were considered as significant if uncertainty intervals were not overlapping zeros (shown in bold; see *Methods* for more details). Results are shown for a model without (columns 2 and 3) and with (columns 4 and 5) interaction terms.

Coefficient	Main effect		Interaction	
	Estimates \pm SD	Post. Int. (95%)	Estimates \pm SD	Post. Int. (95%)
Proportion of trip out (Prop)	5.49 \pm 2.12	1.29 to 9.70	7.31 \pm 2.92	1.76 to 12.87
Year 2017	-5.80 \pm 1.34	-8.42 to -3.21	-5.09 \pm 1.41	-7.94 to -2.28
Year 2018	-1.28 \pm 1.32	-3.86 to 1.31	-0.43 \pm 1.71	-3.97 to 2.85
Colony (Ossian)	-0.07 \pm 1.10	-2.19 to 2.10	-0.05 \pm 1.11	-2.20 to 2.16
Prop \times Year 2017			-17.74 \pm 18.84	-55.83 to 17.91
Prop \times Year 2018			-3.38 \pm 4.04	-10.98 to 4.59

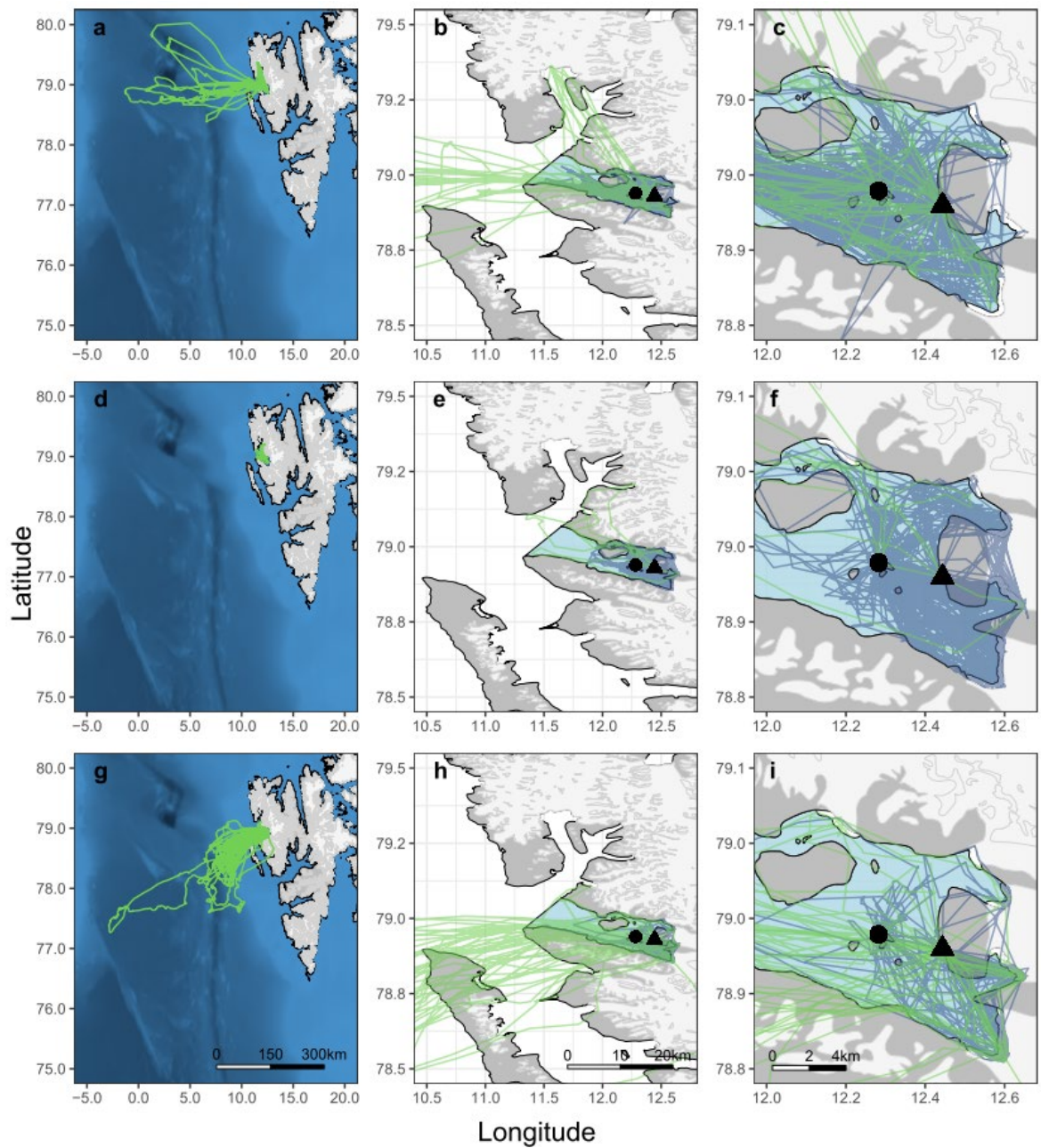


Figure 15 Illustrations of foraging trips recorded for 71 chick-rearing adult kittiwakes breeding in Kongsfjorden and tracked with GPS in 2016 (a, b, c), 2017 (d, e, f), and 2018 (g, h, i). Light-green tracks depicted outside-fjord foraging trips and dark-blue tracks inside-fjord foraging trips. The location of the two colonies (Observasjonsholmen = black circle; and Ossian Sarsfjellet = black triangle) are also provided. Three scales are depicted: left = western Svalbard; center = Kongsfjorden and Krossfjorden area and right = Kongsfjorden.

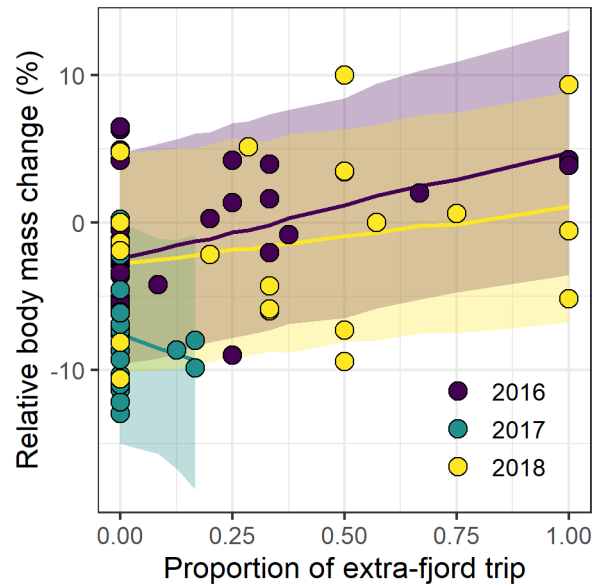


Figure 16 Interannual difference in the relative body mass change (%) as a function of the proportion of outside-fjord foraging trips performed by chick-rearing adult kittiwakes breeding in Kongsfjorden. Regression lines (median values of respective posterior samples) and associated credible intervals (90% Bayesian posterior uncertainty interval) estimated from Bayesian linear mixed models, fitting individual identity as a random effect.

4.6 DISCUSSION

The investigation of foraging strategies is central to understanding how individuals maximize fitness benefits and respond to spatiotemporal variation in habitat quality (Orrians & Pearson 1979, Schoener 1979). Adopting a bimodal foraging strategy, whereby birds alternate between long and short trips, may allow adults to balance their investments between survival (self-maintenance) and breeding performance (chick growth and survival). Adult kittiwakes breeding in Kongsfjorden adopted such a bimodal foraging strategy during the chick-rearing period in one year, 2018, when zooplankton biomass was low inside the fjord. Contrary to our first prediction, we found no evidence that adult body condition affected the probability of foraging in sites located further away from the colony. However, despite its small effect size, we found that adults were more likely to maintain or improve their body condition when using foraging patches outside the fjord. Overall, our results support the hypothesis that long-

distance foraging trips could be at least partially used for self-maintenance, but also suggest that the benefits of performing such trips may vary between years in central-place foragers like breeding kittiwakes.

As suggested in other colonial seabirds such as Procellariiformes and Charadriiformes (e.g., Granadeiro et al. 1998, Steen et al. 2007), breeding kittiwakes may be more likely to perform long-distance foraging trips and adopt a bimodal strategy when the food supply close to their colony is poor. In our study system, kittiwakes can heavily forage at tidewater glacier fronts located within the fjord and a few kilometers away from their colony (Urbański et al. 2017, Bertrand et al. 2021a). However, annual variation in environmental conditions, including the level of zooplankton biomass, appear to modulate the relative profitability of foraging habitats located within the fjord, including tidewater glacier fronts (Stempniewicz et al. 2017, Hamilton et al. 2019, Bertrand et al. 2021b, Stempniewicz et al. 2021). When the Atlantic inflow and zooplankton biomass levels in the fjord are relatively low, such as 2018 in our study area, food available close to the breeding colony might be insufficient to fulfill all energetic requirements of both chick and adult kittiwakes. The bimodal foraging pattern observed that year likely resulted from the spatial heterogeneity of the resource distribution, with optimal patches for foraging and offspring provisioning differing in location (e.g., Steen et al. 2007, Ydenberg & Davies 2010, Welcker et al. 2012).

A bimodal foraging strategy has been reported in several seabirds, including kittiwakes (Paredes et al. 2012, Christensen-Dalsgaard et al. 2018). For instance, kittiwakes breeding in Alaska displayed a bimodal foraging strategy, whereby long and short-distance trips were performed along with a diurnal pattern in response to changing prey availability in the seascape (Kotzerka et al. 2010, see also Paredes et al. 2012). We did not detect such circadian pattern in departure time from the colony by the foraging kittiwakes in our study system (see *Supplementary information S18*), suggesting that prey availability was not diurnally restricted within their feeding range. Christensen-Dalsgaard et al. (2018) observed that kittiwakes in mainland Norway were interspersing short- with long-distance foraging trips to feed at the Norwegian shelf break, a distant but predictable foraging habitat. They also found that birds with lower body condition tended to travel longer distances, suggesting that the use

of distant patches likely promotes adult self-maintenance over chick provisioning (see also Ponchon et al. 2014). Although our results illustrate the energetic benefits of long-distance foraging trips for chick-rearing kittiwakes (*i.e.*, an increase in adult body condition), we did not find that kittiwakes' body condition modulated their decision to forage outside the fjord or not. A potential explanation could come from the differential response of individuals to stress (*i.e.*, lack of food) in this population (Schultner et al. 2013). Indeed, some individuals may endure a variable decrease in body condition to support their current reproductive performance, obscuring any relationship between their condition and foraging behaviour. These potential effects would deserve further investigations.

The marine ecosystem of Kongsfjorden is changing rapidly towards a warmer and ice-free state, which is affecting the seabird community via the distribution and abundance of their prey (Descamps et al. 2017, Vihtakari et al. 2018, Hop et al. 2019, Descamps & Strøm 2021). Productivity in western Svalbard might increase if the Atlantification trend persists (Csapó et al. 2021). Although glacier fronts are known to increase food availability for marine predators foraging in glacial fjords (Lydersen et al. 2014, Urbański et al. 2017), their profitability as foraging habitats might change rapidly once they recede above sea level (Hopwood et al. 2018, Halbach et al. 2019). Such changes could negatively affect prey availability near some seabird colonies and may potentially result in the need for more foraging trips outside the fjord to compensate for the loss of nearby foraging patches (Grémillet et al. 2015). Although kittiwakes can travel extensively while rearing their chicks (Christensen-Dalsgaard et al. 2018, Bertrand et al. 2021a), the disappearance of foraging areas that are close to the colony due to fast-changing glacial environments might have important fitness consequences for breeding individuals and ultimately affect population trends (Descamps & Ramírez 2021).

4.7 ACKNOWLEDGMENTS

This study was conducted under the permit from the Governor of Svalbard for research program 361, and permits #6439, #8602 and #15503 from the Norwegian Food Safety Authority

(<https://www.mattilsynet.no/>, in charge of the animal welfare in Norway). This study was funded by the Fonds de recherche du Québec – Nature et technologies (FRQNT), the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC), MITACS (Globalink), the Norwegian Polar Institute (from the former Centre for Ice, Climate and Ecosystem and MOSJ program, www.mosj.no), the SEAPOP program (www.seapop.no), and the Polish-Norwegian Research Program operated by the National Centre for Research and Development (under the Norwegian Financial Mechanism 2009–2014, in the frame of Project Contract No. POL-NOR/199377/91/2014 [GLAERE]). We are grateful to Delphin Ruché, Saga Svavarsdóttir, Maite Cerezo Araujo, and members of the logistic department of the Norwegian Polar Institute for their support in the field. We also thank Marie-Pier Laplante for her comments on the earlier version of the manuscript.

CONCLUSION GÉNÉRALE

5.1 CONTEXTE, ORIGINALITÉ DE L'ÉTUDE ET RAPPEL DES OBJECTIFS

5.1.1 Contexte

Le déclin de la cryosphère marine devrait entraîner des effets significatifs sur les écosystèmes marins arctiques (Leu et al. 2011, Descamps et al. 2017, Pavlova et al. 2019). Au Svalbard, les masses d'eaux ont vu leur température s'accroître et leur couvert de glace diminuer au cours des dernières années (Descamps et al. 2017, Vihtakari et al. 2018, Hop et al. 2019, Tverberg et al. 2019), ce qui a entraîné les écosystèmes marins arctiques à « s'atlantifier ». (Vihtakari et al. 2018, Hop et al. 2019). Ces changements devraient avoir d'importantes répercussions sur l'écologie des espèces fourragères clés comme la morue polaire et de plusieurs prédateurs arctiques, dont les oiseaux marins (*p. ex.* Descamps et al. 2017, Ramírez et al. 2017, Jakubas et al. 2020, Descamps & Ramírez 2021). Bien que l'altération de la cryosphère puisse modifier la distribution et l'abondance des proies en Arctique (Descamps et al. 2017, Vihtakari et al. 2018, Hop et al. 2019), ses effets sur les prédateurs tendent à varier selon l'hétérogénéité du paysage marin (Grémillet et al. 2015, Ramírez et al. 2017). Par exemple, l'augmentation des températures sur les côtes du Svalbard favorise la fonte des glaciers. La fonte de ces derniers augmente leur niveau de décharge en mer et génère des zones d'alimentations vues comme hautement profitables pour certains prédateurs marins (Arimitsu et al. 2012, Renner et al. 2012, Lydersen et al. 2014, Grémillet et al. 2015, Arimitsu et al. 2016, Stempniewicz et al. 2017, Urbański et al. 2017, Dragańska-Deja et al. 2020, Stempniewicz et al. 2021). Dans ce contexte, les fronts glaciaires pourraient atténuer du moins à court terme, les effets négatifs de la disparition de la cryosphère sur une partie de la communauté marine arctique. Dans cette thèse, la mouette tridactyle a été utilisée comme

modèle d'étude afin de mieux documenter l'importance des fronts glaciaires pour la faune arctique dans un écosystème en transition.

5.1.2 Originalité de l'étude

L'étude des mécanismes qui sous-tendent l'utilisation des fronts glaciaires par les prédateurs marins arctiques a connu un fort intérêt au cours de la dernière décennie (*p. ex.* Arimitsu et al. 2012, 2016, Renner et al. 2012, Lydersen et al. 2014, Grémillet et al. 2015, Stempniewicz et al. 2017, 2021a, Urbański et al. 2017, Hamilton et al. 2019, Dragańska-Deja et al. 2020). La décharge sous-glaciaire est considérée comme un important mécanisme modulant l'utilisation des fronts par les prédateurs. Toutefois, certaines études rapportent des effets divergents de cette décharge (Laidre et al. 2016, Urbański et al. 2017, Everett et al. 2018) et donnent à penser que la relation entre la dynamique glaciaire et le comportement des prédateurs pourrait être plus complexe qu'anticipée. Bien que la variation d'utilisation des fronts par les prédateurs ait souvent été décrite à l'échelle populationnelle (*p. ex.* Lydersen et al. 2014, Stempniewicz et al. 2017, Hamilton et al. 2019, Nishizawa et al. 2020), celle-ci reste très peu documentée à l'échelle individuelle (voir toutefois Grémillet et al. 2015, Urbański et al. 2017a). Une meilleure compréhension de la valeur écologique des fronts glaciaires nécessite pourtant une bonne compréhension des stratégies et des contraintes individuelles liées à leur utilisation, et ultimement, des conséquences de cette utilisation sur l'aptitude phénotypique des individus.

Dans ce projet, nous nous sommes intéressés spécifiquement à l'hétérogénéité temporelle, spatiale et individuelle de l'utilisation des fronts glaciaires par la mouette tridactyle, un prédateur marin arctique dont l'aire de répartition est circumpolaire. Un intérêt particulier a été porté sur les facteurs modulant l'utilisation des fronts glaciaires par les individus. Pour ce faire, nous avons utilisé des données GPS pour étudier le mouvement d'individus dans le cadre d'un suivi s'étant déroulé pendant cinq années consécutives. Nous avons également combiné la dynamique du flux sous-glaciaire et l'abondance de la biomasse zooplanctonique dans l'environnement afin de connaître leur contribution respective sur le patron d'utilisation

des fronts par la mouette. Cette approche intégrative nous a permis 1) d'identifier des facteurs pouvant moduler, à différentes échelles spatiotemporelles, la profitabilité des fronts pour les oiseaux durant leur période de reproduction et 2) de suggérer de nouvelles hypothèses concernant les mécanismes potentiels régulant l'utilisation des fronts par les mouettes.

5.1.3 Objectifs spécifiques

Cette thèse avait comme objectif spécifique d'étudier l'importance écologique des fronts glaciaires comme site d'alimentation pour les mouettes tridactyles nichant à Kongsfjorden, un fjord glaciaire situé sur la côte ouest du Svalbard (Figure 3). Les conditions environnementales de ce site d'étude varient fortement entre les années selon le niveau d'intrusion des différents courants d'eaux dans le fjord (Svendsen et al. 2002, Hop et al. 2019). De plus, six fronts glaciaires encerclent les côtes de Kongsfjorden, qui abrite près de 15 000 mouettes tridactyles réparties dans quatre colonies (situées à une distance maximale de 10 km des fronts). Ces caractéristiques font de ce site une zone d'étude exceptionnelle pour documenter l'importance des fronts glaciaires comme habitat d'alimentation pour les prédateurs marins, et ce, dans différents contextes environnementaux. Les objectifs spécifiques à chaque chapitre étaient les suivants :

Objectif 1 - Variation temporelle d'utilisation des fronts par les individus et facteurs modulant la profitabilité des fronts

Le premier objectif visait à documenter le degré d'utilisation annuel des fronts glaciaires par les mouettes nichant à Kongsfjorden. Puis, nous nous sommes demandé si l'utilisation de ces fronts variait en fonction du contexte environnemental. Les conditions météorologiques et le degré d'intrusion du courant atlantique varient interannuellement à Kongsfjorden, ce qui entraîne un taux de décharge ainsi qu'une abondance en zooplancton annuel variable dans le fjord (How et al. 2017, Hop et al. 2019). En suivant pendant cinq années consécutives le mouvement des oiseaux provenant de deux colonies de Kongsfjorden, nous souhaitons améliorer la compréhension des mécanismes reliant la décharge sous-glaciaire et la biomasse

zooplanctonique avec le patron d'utilisation des fronts par les oiseaux. Nous souhaitons également proposer un cadre de réflexion sur la profitabilité relative de ces habitats spécifiques en fonction de la profitabilité des autres parcelles d'alimentation disponibles dans l'environnement.

Objectif 2 – Variation spatiale d'utilisation des fronts par les individus et ségrégation des colonies

Le second objectif visait premièrement à mieux comprendre comment la distribution spatiale des fronts modulait le degré d'utilisation des fronts par la mouette. Aussi, nous nous sommes demandé si une telle utilisation de l'espace pouvait générer une ségrégation spatiale entre les individus provenant de différentes colonies. Pendant la reproduction, la mouette adopte un mode d'approvisionnement à partir d'un lieu central (Coulson 2011). Il est donc attendu qu'elle se nourrisse dans les parcelles les plus profitables situées à proximité de sa colonie (Orians & Pearson 1979). En suivant le mouvement des oiseaux provenant de cinq colonies, situées à proximité l'une de l'autre, nous souhaitons améliorer notre compréhension des paramètres modulant l'utilisation des fronts glaciaires par les mouettes et des mécanismes pouvant influencer le degré de ségrégation spatiale entre les colonies.

Objectif 3 – Condition nutritionnelle et quête alimentaire des individus

La condition corporelle et les besoins énergétiques des individus peuvent avoir une influence sur la sélection des parcelles du paysage qui sont exploitées (*p. ex.* Varpe et al. 2004, Christensen-Dalsgaard et al. 2018). Les recherches portant sur les mécanismes régulant l'utilisation des fronts glaciaires par les consommateurs se sont essentiellement limitées jusqu'à présent aux conditions extrinsèques auxquelles faisaient face les consommateurs (voir toutefois Grémillet et al. 2015). Le dernier chapitre de cette thèse visait donc à mieux comprendre les causes (état nutritionnel initial) et les conséquences (changement d'état nutritionnel) de la sélection des parcelles d'alimentation par des mouettes adultes en période d'élevage des poussins. Pour atteindre cet objectif, nous avons suivi le mouvement des oiseaux de deux colonies pendant trois années consécutives, pendant lesquelles ont été observées différentes

quantités de biomasses zooplanctoniques dans le fjord à l'étude. Nous souhaitons mettre en perspective l'importance relative des conditions tant intrinsèques (*p. ex.* l'état nutritionnel), qu'extrinsèques (*p. ex.* l'abondance de la ressource) sur l'utilisation par la mouette des parcelles d'habitat (incluant les fronts glaciaires) situées à différentes distances de la colonie.

5.2 RÉSULTATS PRINCIPAUX

5.2.1 Variation temporelle d'utilisation des fronts

Nos résultats présentés dans le **Chapitre 2** documentent pour la première fois chez les mouettes le niveau de variation interannuelle dans l'utilisation des fronts glaciaires par des individus suivis par GPS. Bien que nos observations indiquent que la décharge sous-glaciaire et l'abondance en biomasse zooplanctonique dans le fjord pourraient influencer l'utilisation des fronts glaciaires, nos travaux permettent toutefois de croire que ces effets sont plus complexes qu'anticipés et potentiellement non linéaires. Il est probable que les conditions environnementales à plus grande échelle spatiale peuvent influencer, en partie, le degré d'utilisation des fronts par la mouette.

Pour une espèce se nourrissant à partir d'un lieu central, la profitabilité d'une parcelle est largement influencée par la distance ainsi que par la qualité des ressources s'y retrouvant (Orians & Pearson 1979). Considérant la position relativement fixe des colonies et des fronts à Kongsfjorden pendant la durée de notre étude, il était attendu que la biomasse zooplanctonique disponible aux fronts influence leur niveau d'utilisation annuel. Sur la base de nos résultats, nous avons suggéré une relation quadratique hypothétique afin d'expliquer nos observations. Il est attendu que la distribution des individus dans le paysage soit influencée par la qualité relative des parcelles d'alimentation disponibles (*p. ex.* l'abondance de la ressource, le nombre de compétiteurs; Fretwell & Lucas 1969). Nous proposons qu'à partir d'un certain seuil, une augmentation de biomasse zooplanctonique dans le fjord pourrait générer une augmentation d'abondance de ressources alimentaires aux fronts glaciaires, augmentant ainsi leur profitabilité relative et donc leur utilisation par les oiseaux. Toutefois, cette tendance pourrait s'inverser à partir d'un certain niveau de biomasse dans le fjord, due à l'émergence

de parcelles d'alimentation additionnelles dans le paysage. À partir de ce seuil, la profitabilité des fronts pourrait être comparable à celles de parcelles d'alimentation alternatives, ce qui entraînerait une diminution de l'utilisation des fronts.

La décharge sous-glaciaire est généralement définie comme étant un élément central du mécanisme modulant la profitabilité des fronts comme zone d'alimentation. Les études précédentes ont généralement observé une relation positive entre le taux de décharge et l'utilisation des fronts par la faune arctique à l'échelle quotidienne (Urbański et al. 2017, Everett et al. 2018). Cet effet positif de la décharge serait dû à son effet sur la vitesse des eaux de remontées, qui augmenterait la capacité du panache sous-glaciaire à entraîner les eaux avoisinantes et leur contenu à la surface (Lydersen et al. 2014, Carroll et al. 2015). Cependant, la direction de la relation entre le taux de décharge et l'utilisation des fronts semble varier d'une année à l'autre (H. Strøm & S. Descamps, données non publiées). Ceci suggérerait que cette relation est plus complexe qu'anticipée et ferait vraisemblablement intervenir d'autres facteurs non considérés jusqu'à maintenant. Nos travaux suggèrent qu'une interaction entre la décharge et la quantité de biomasse zooplanctonique disponible dans le fjord pourrait avoir un effet important sur le niveau d'utilisation des fronts par la mouette. Nous avons proposé l'hypothèse qu'une augmentation du taux de décharge n'aurait que très peu d'effet sur la profitabilité des fronts lorsque les ressources alimentaires sont peu disponibles dans le fjord. En effet, même si le taux de décharge est élevé, un prédateur n'aurait aucun avantage à se nourrir aux fronts si l'abondance en ressources y est négligeable. Une augmentation de la décharge pourrait également avoir un effet limité sur la profitabilité des fronts lorsque les ressources alimentaires sont largement abondantes dans le fjord. L'utilisation des fronts serait dans ce cas limitée, car les oiseaux se répartiraient dans le paysage pour exploiter différentes parcelles émergentes près de leur colonie. Toutefois, une augmentation de la décharge pourrait avoir un effet important sur la profitabilité relative des fronts lorsque la biomasse zooplanctonique du fjord est à un niveau intermédiaire. En augmentant la disponibilité des ressources alimentaires aux fronts, une forte décharge offrirait alors des opportunités d'alimentation supérieures aux autres parcelles d'alimentation distribuées dans le fjord.

Somme toute, nos résultats indiquent que les occasions d'alimentation aux fronts glaciaires sont variables dans le temps. Leur profitabilité relative semble varier en fonction des conditions environnementales annuelles. Plusieurs années d'échantillonnage seront toutefois nécessaires afin de tester les hypothèses proposées et d'explorer les interactions potentielles entre différentes variables écologiques.

5.2.2 Variation spatiale d'utilisation des fronts

Dans le 3^e chapitre de la thèse, nous avons quantifié le degré d'utilisation des fronts glaciaires par les mouettes de Kongsfjorden nichant dans différentes colonies afin d'évaluer l'effet de la distance entre la colonie et le front sur l'utilisation de ces habitats. Les résultats indiquent qu'il y a une variation spatiale importante dans l'utilisation des fronts entre les colonies, laquelle serait modulée en partie par la distance qui les sépare de ces sites d'alimentation. Les résultats suggèrent également que l'utilisation différentielle des fronts par les individus mène à une ségrégation spatiale entre les colonies, bien qu'elles ne soient séparées en moyenne que de 7 km.

L'effet de la distance sur la sélection des parcelles est bien documenté chez les espèces coloniales (*p. ex.* Brown & Gordon 2000, Dawo et al. 2013, Bolton et al. 2019). Selon le modèle d'approvisionnement à partir d'un point central, la sélection d'un site d'alimentation devrait être en partie déterminée par un compromis entre la distance et la qualité de la parcelle (Orians & Pearson 1979). Puisqu'ils sont situés en moyenne à 10 km des colonies, il est vraisemblable que les fronts glaciaires de Kongsfjorden représentent des parcelles hautement accessibles pour les oiseaux. Bien que la distance explique une forte proportion de la variation d'utilisation des fronts à grande échelle, elle explique toutefois une proportion beaucoup plus faible à l'échelle du fjord, ce qui indique que d'autres facteurs influencent la sélection de ces parcelles à fine échelle chez la mouette. Une source importante de cette variation pourrait provenir de la différence de qualité entre les fronts glaciaires.

Malgré son importance, très peu d'études ont tenté de décrire la variation de qualité entre les fronts glaciaires et de son effet sur leur utilisation par les prédateurs arctiques (voir

toutefois Dragańska-Deja et al. 2020). Les fronts glaciaires diffèrent pourtant dans leur taux de décharge respectif (Pramanik et al. 2018, Halbach et al. 2019), influençant potentiellement leur capacité d'entraînement du panache et donc, de la quantité de ressources disponibles à la surface (Carroll et al. 2015). Les fronts de Kongsfjorden divergent également en termes de profondeur (Dragańska-Deja et al. 2020). Par exemple, certains glaciers tels que le Conwaybreen et le Kongsbreen Sud (Figure 3) reposent au niveau de l'eau, ou légèrement sous la surface, transformant la majeure partie de leur décharge en ruissellement de surface (Halbach et al. 2019). Il est possible que cette variation de profondeur ait une influence sur quelle strate d'eau sera entraînée à la surface (Urbański et al. 2017), modulant ainsi la quantité de ressources disponibles pour les prédateurs. Il est très probable que les fronts à Kongsfjorden diffèrent en qualité et que cette variation, tout comme la distance de la colonie, influence leur degré d'utilisation par les mouettes.

La prévisibilité des parcelles d'alimentation est généralement un prédicteur important du mouvement des prédateurs marins (Hunt et al. 1999, Weimerskirch 2007, Benoit-Bird et al. 2013) et favorise leur fidélité à un site d'alimentation (Weimerskirch 2007, Navarro & González-Solís 2009). La prévisibilité d'une parcelle en milieu marin dépend en partie des processus physiques qui mènent à l'agrégation des ressources alimentaires (Hunt et al. 1999, Bertrand et al. 2014, Arimitsu et al. 2016). Bien que les fronts glaciaires soient relativement prévisibles spatialement (How et al. 2017, Urbański et al. 2017), il semblerait que la disponibilité de ressources à un front donné varie dans le temps (**Chapitre 2**). Dans ce contexte, il est probable que la forte abondance en ressource observée dans le fjord en 2017 ait favorisé leur prévisibilité temporelle, se traduisant en une forte fidélité des mouettes aux fronts. Ce contexte environnemental a possiblement contribué à l'effet structurant des fronts glaciaires sur le mouvement des mouettes à Kongsfjorden et favorisé la ségrégation entre les individus des différentes colonies. Il est très probable que le degré de ségrégation variera dans le temps en fonction des conditions environnementales.

5.2.3 Profitabilité relative des parcelles à proximité des colonies (incluant les fronts glaciaires) comme habitat d'alimentation

Dans le quatrième chapitre, nous avons comparé les bénéfices énergétiques de l'utilisation de parcelles d'alimentation situées à distance et à proximité des colonies (incluant les fronts glaciaires) chez la mouette en période d'élevage des jeunes à Kongsfjorden. Nos résultats indiquent que la condition corporelle des individus n'influence pas la probabilité de se nourrir aux parcelles éloignées de la colonie. Toutefois, les résultats suggèrent que les consommateurs fréquentant les parcelles à l'extérieur du fjord ont une plus grande probabilité d'améliorer leur condition corporelle.

Selon la théorie de l'histoire de vie, un individu doit balancer son investissement entre sa reproduction courante et sa survie (et ainsi, sa valeur reproductive résiduelle, Hutchings 2021). Puisque les espèces longévives peuvent accumuler les occasions de reproduction dans le temps, elles devraient alors favoriser leur survie plutôt que leur performance reproductive lors d'une saison défavorable (Clutton-Brock 1988, Newton 1989). Il est donc attendu qu'un individu d'espèce longévive, telle que la mouette, ajustera son effort reproducteur en fonction de sa condition corporelle. Nos résultats n'ont toutefois indiqué aucune relation entre la condition corporelle des adultes et leur utilisation des parcelles éloignées dans le paysage, pourtant définies comme étant les plus favorables à l'amélioration de leur condition corporelle.

L'investissement reproductif peut bien sûr varier selon le contexte environnemental et est attendu pour être plus important lorsque les conditions environnementales sont favorables (Erikstad et al. 1998). Toutefois, la variation des conditions environnementales observées annuellement dans Kongsfjorden (**Chapitre 2**) n'a pas semblé influencer l'effet de la condition des adultes sur la probabilité de s'alimenter à l'extérieur du fjord. Une explication potentielle pourrait provenir de la réponse différentielle des individus au stress (*c.-à-d.* manque de nourriture) dans cette population (Schultner et al. 2013). L'investissement parental varie en fonction de la disponibilité de la ressource (Erikstad et al. 1998, Granadeiro et al. 1998, Ballard et al. 2010), mais également en fonction des traits comportementaux individuels (*p. ex.* syndrome du rythme de vie; Réale et al. 2010). En d'autres mots, les individus

pourraient avoir une tolérance variable à la diminution de leur condition corporelle lors de la période de reproduction, obscurcissant la relation entre leur condition et leur comportement alimentaire (*p. ex.* Harris et al. 2020b). Un plus grand échantillonnage sera toutefois nécessaire afin d'élucider cette problématique.

En théorie, les individus devraient sélectionner leur site d'alimentation en fonction de leurs besoins énergétiques et de la profitabilité relative des différentes parcelles dans l'environnement (Fretwell & Lucas 1969). La période d'élevage des jeunes est hautement exigeante énergétiquement pour les oiseaux (Golet et al. 2000) et impose une contrainte spatiale due à la nécessité de réaliser régulièrement des voyages pour combler tant les besoins nutritionnels des jeunes que des adultes (Ydenberg et al. 1994, Ydenberg & Davies 2010). Un patron d'alimentation bimodal a été précédemment observé chez la mouette (Paredes et al. 2012, Ponchon et al. 2014, Christensen-Dalsgaard et al. 2018), lequel correspond généralement à l'utilisation de parcelles à proximité de la colonie pour l'approvisionnement des jeunes et à l'utilisation des parcelles éloignées pour l'approvisionnement optimal des adultes. L'utilisation de cette stratégie par les mouettes nichant dans Kongsfjorden n'a toutefois été détectée qu'une seule année sur trois, correspondant à l'année ayant vraisemblablement les conditions d'alimentation les plus défavorables durant la période d'étude (**Chapitre 2**). Le fait que cette stratégie ne soit pas adoptée certaines années suggère que les parcelles d'alimentation situées relativement près des colonies, incluant les fronts glaciaires, pourraient offrir, dans certaines conditions, une quantité suffisante de ressources pour combler à la fois les besoins nutritionnels des adultes et ceux des jeunes.

5.3 IMPLICATIONS ET PORTÉE DE L'ÉTUDE

5.3.1 L'influence de la décharge sous-glaciaire sur la disponibilité des ressources

La décharge sous-glaciaire est généralement considérée comme étant un élément central du mécanisme menant à l'agrégation des ressources alimentaires aux fronts, modulant en parallèle la profitabilité de ces sites pour les prédateurs marins (*p. ex.* Arimitsu et al. 2012,

Lydersen et al. 2014, Urbański et al. 2017, Hamilton et al. 2019). Par son effet sur la vitesse du panache et donc de sa capacité d'entraînement, la décharge est généralement considérée comme ayant un effet positif sur l'utilisation des fronts glaciaires par les prédateurs marins. Toutefois, certaines études rapportent des effets divergents. Par exemple, aucune corrélation n'a été observée entre le taux de décharge et l'utilisation des fronts par le narval au Groenland (Laidre et al. 2016). Cette étude a toutefois été menée à une distance allant de 5 à 10 km des fronts, ce qui a pu avoir influencé la réponse des narvals au taux de décharge. Cependant, aucune association n'a été observée entre l'abondance de mouette tridactyle et le degré de turbidité des eaux devant 31 fronts glaciaires de la côte ouest du Svalbard (Dragańska-Deja et al. 2020). Ces observations, qui corroborent nos résultats, indiquent que le mécanisme liant la dynamique glaciaire au patron d'utilisation des fronts par les prédateurs est plus complexe qu'anticipé.

Les études portant sur les mécanismes régulant l'utilisation des fronts glaciaires par les prédateurs marins ont généralement considéré l'effet de la décharge sous-glaciaire de façon isolée (voir toutefois Laidre et al. 2016, Dragańska-Deja et al. 2020). Limiter son analyse au processus physique qui favorise l'agrégation de la ressource dans une parcelle peut toutefois biaiser notre compréhension du mécanisme régulant son utilisation par un consommateur. Par exemple, la profitabilité d'une zone de remontée d'eau ne serait pas seulement déterminée par les facteurs favorisant le phénomène océanique (*p. ex.* la force et la direction du vent, la bathymétrie), mais serait également relative aux propriétés et au contenu des masses d'eaux transportées (Wolf et al. 2010, Du et al. 2015). En d'autres mots, toutes remontées d'eaux qui n'offriraient qu'une faible quantité de ressources resteraient probablement négligées par les prédateurs. Similairement, nos résultats laissent croire que l'effet de la décharge sur le comportement des prédateurs marins doit être évalué conjointement avec la quantité des ressources qu'elle rend disponible (**Chapitre 2**).

5.3.2 Effet de la prévisibilité des sites d'alimentation sur la ségrégation spatiale des colonies

L'effet de la répartition spatiale des ressources alimentaires dans le paysage sur l'utilisation de l'espace par les oiseaux marins est bien documenté (*p. ex.* Weimerskirch 2007, Wakefield et al. 2009, Bertrand et al. 2014). Toutefois, l'effet de la répartition spatiale des ressources sur le degré de ségrégation entre les colonies reste étonnamment méconnu (Bolton et al. 2019). En plus d'offrir une méthodologie originale afin de tester une telle relation, notre étude est la première à lier les concepts de prévisibilité des parcelles et la ségrégation spatiale chez une espèce se nourrissant à partir d'un lieu central (**Chapitre 3**).

La ségrégation spatiale entre les colonies d'oiseaux marins est relativement répandue (Bolton et al. 2019) et s'observe autant entre des colonies séparées de 2 km (*p. ex.* Wanless & Harris 1993, Sapoznikow & Quintana 2003) à plusieurs centaines de kilomètres (Bolton et al. 2019). La ségrégation entre colonies est généralement associée aux facteurs modulant le rapport de profitabilité des parcelles se situant dans les aires d'alimentation partagées, comme la distance entre les colonies et la taille des colonies (Cairns 1989, Wakefield et al. 2013, Bolton et al. 2019). Toutefois, très peu d'études se sont attardées à l'effet de la distribution des ressources sur le degré de ségrégation des colonies et celles-ci assument généralement que les proies sont distribuées uniformément dans le paysage (voir toutefois Ainley et al. 2003, Grémillet et al. 2004, Ramos et al. 2013, Dean et al. 2015). En contrôlant pour la distance entre les colonies ainsi que leur taille, nos résultats indiquent que les éléments du paysage qui favorisent l'agrégation des ressources alimentaires peuvent être un prédicteur important du degré de ségrégation entre des colonies voisines.

5.3.3 Effet de la distance sur l'utilisation des fronts glaciaires

L'utilisation d'un front glaciaire par la mouette est influencée par la distance qui les sépare, suggérant que les bénéfices individuels et populationnels liés à leur utilisation pourraient être limités par leur distribution respective. Descamps & Ramírez (2021) ont observé qu'entre 1988 et 2018, la taille des colonies de mouettes nichant dans Kongsfjorden et Isfjorden, deux

fjords voisins (< 100 km), répondait différemment à la diminution du couvert de glace dans leur proximité. Pendant cette période, la diminution du couvert de glace n'était pas associée à la variation de la taille des colonies de Kongsfjorden, mais était négativement corrélée à celles des colonies nichant à Isfjorden. Contrairement aux fronts de Kongsfjorden, les fronts glaciaires situés dans Isfjorden ne sont que très peu utilisés (S. Descamps, données non publiées). Ces observations supportent l'hypothèse que l'utilisation des fronts pourrait compenser à court terme les effets négatifs du réchauffement, mais appuient également l'idée que cet effet bénéfique serait relativement limité spatialement. Nos résultats corroborent ces observations et indiquent que la distance influence le degré d'utilisation des fronts par la mouette. Par exemple, la colonie de Fuglehuken, située à l'extérieur du fjord, n'a utilisé aucun front pendant toute la durée de l'étude, bien qu'elle ne soit séparée que de 18 km du front le plus près (et *ca.* 40 km de Kongsfjorden). De plus, le nombre de voyages visant l'utilisation de fronts à l'extérieur de Kongsfjorden ne représentait qu'approximativement 1 % de tous les voyages recensés. Ces observations soulignent qu'il est crucial de considérer la composante spatiale dans l'analyse de l'importance des fronts glaciaires pour les prédateurs arctiques et indiquent également que les bénéfices des fronts glaciaires pourraient être plus limités qu'attendu.

5.3.4 Importance de l'échelle individuelle

L'observation d'agrégation de prédateurs marins aux fronts glaciaires est rapportée depuis longtemps et est généralement décrite au niveau populationnel (Hartley & Fisher 1936, Stott 1936, McLaren & Renaud 1982, Arimitsu et al. 2012, Renner et al. 2012, Stempniewicz et al. 2017). En parallèle au développement récent des outils télémétriques miniaturisés et de haute précision, l'analyse du mouvement des individus a permis d'approfondir notre compréhension des liens couplant les changements environnementaux à l'utilisation des fronts (Grémillet et al. 2015, Hamilton et al. 2015, 2019) ainsi que de l'effet de la décharge sur le comportement des prédateurs (Laidre et al. 2016, Urbański et al. 2017, Everett et al. 2018). Bien que l'importance des facteurs extrinsèques ait été soulignée à plusieurs reprises,

l'influence des facteurs intrinsèques sur l'utilisation des fronts glaciaires par les prédateurs demeure étonnamment méconnue. Nos travaux indiquent que la profitabilité des fronts glaciaires peut varier en fonction des conditions environnementales ambiantes (**Chapitre 2**) et que l'utilisation de parcelles situées à proximité (incluant les fronts glaciaires) n'est pas nécessairement optimale pour des individus reproducteurs qui doivent améliorer leur condition corporelle. En incorporant les notions de contraintes évolutives liées à la théorie d'histoire de vie, nos travaux réalisés à l'échelle individuelle (**Chapitre 4**) offrent un cadre d'étude intéressant pour poursuivre les recherches relatives à l'influence de facteurs intrinsèques sur l'utilisation des fronts glaciaires. Les prochaines études devront porter une attention particulière aux effets spécifiques des fronts sur les stratégies individuelles d'alimentation des prédateurs arctiques.

5.4 LIMITES DE LA RECHERCHE

5.4.1 Variables environnementales

5.4.1.1 Biomasse zooplanctonique

L'indice de biomasse zooplanctonique utilisée dans cette thèse incluait strictement les espèces consommées par la mouette tridactyle nichant à Kongsfjorden (Vihtakari et al. 2018). Cet indice n'incluait cependant aucune information relative aux proies des niveaux trophiques supérieurs, comme la morue polaire ou le capelan, pourtant dominants dans le régime alimentaire de la mouette au Svalbard (Vihtakari et al. 2018). Malgré cette omission, il est vraisemblable que l'indice de biomasse zooplanctonique utilisé soit représentatif de la quantité de ressources générales disponibles dans le fjord. En effet, l'abondance en biomasse zooplanctonique peut avoir un effet direct sur les espèces de niveaux trophiques supérieurs en modulant leur abondance et leur distribution (*p. ex.* Orlova et al. 2005, LeBlanc et al. 2020). De plus, l'abondance en zooplancton dans Kongsfjorden est largement influencée par le degré d'intrusion d'eaux atlantiques dans le fjord (Basedow et al. 2004, Willis et al. 2006, Walkusz et al. 2009). En guise de comparaison, certains modèles ont estimé que la quantité

de mésoplancton advectée au nord du Svalbard pourrait représenter jusqu'à 12 fois celle produite localement (Wassmann et al. 2019). De plus, de récentes observations indiquent que les larves et les poissons juvéniles sont également advectés en Arctique par les courants atlantiques (Knutsen et al. 2017, Vihtakari et al. 2018). Il est donc possible que la biomasse zooplanctonique observée dans Kongsfjorden représente, en partie, l'abondance des espèces boréales de poissons dans le fjord. Dans ce contexte, l'exclusion d'espèces de niveau trophique supérieur de notre indice de biomasse ne devrait pas affecter les patrons généraux observés dans cette thèse. Cependant, leur inclusion pourrait mener à une meilleure représentativité de la quantité de ressources disponibles dans le fjord et permettrait d'estimer avec plus de précision comment l'abondance et la distribution de la ressource influencent le mouvement de la mouette et son utilisation des parcelles d'alimentation dans le paysage.

5.4.1.2 Distance et qualité des fronts glaciaires

Les résultats du **Chapitre 3** indiquent que la distribution des fronts glaciaires peut moduler leur utilisation par les prédateurs. En théorie, la distance est un prédicteur important de l'utilisation d'une parcelle pour une espèce s'alimentant à partir d'un lieu central, tout comme l'abondance des ressources disponibles (Orians & Pearson 1979). Il est donc attendu que l'importance des fronts glaciaires pour les prédateurs arctiques varie selon les occasions d'alimentation favorables offertes par ces habitats dans le temps. Compte tenu de contraintes liées à l'échantillonnage, nous n'avons pu quantifier les ressources alimentaires disponibles à chacun des fronts et nous avons présumé qu'il y avait des occasions d'alimentation relativement uniformes pour les oiseaux aux différents fronts glaciaires. Toutefois, les fronts varient grandement en termes de dynamique et de morphologie. En effet, les fronts n'ont pas tous le même taux de décharge sous-glaciaire (*p. ex.* Urbański et al. 2017, Pramanik et al. 2018, Halbach et al. 2019) et ont des profondeurs différentes (*p. ex.* Halbach et al. 2019, Dragańska-Deja et al. 2020), ce qui peut potentiellement influencer la quantité de proies pouvant être rendue disponible à la surface (Urbański et al. 2017). La qualité des fronts glaciaires pourrait donc varier en fonction de ces différentes caractéristiques et ces différences devront

être considérées dans les analyses futures (thème abordé dans la section *Perspective : Vers un meilleur indicateur de la profitabilité des fronts?*). Malgré cette limitation, nos résultats démontrent un effet clair de l'utilisation des fronts sur la ségrégation spatiale entre les mouettes de différentes colonies nicheuses de Kongsfjorden. Il n'est toutefois pas possible de généraliser ces résultats à d'autres sites d'études.

5.4.2 Représentativité de la mouette tridactyle comme modèle d'étude

La mouette tridactyle se nourrit exclusivement à la surface de l'eau (Coulson 2011). Cette contrainte module grandement son écologie et son utilisation des habitats. Aux fronts glaciaires, les mouettes se nourrissent généralement au site d'émersion du panache sous-glaciaire situé à quelques mètres près du terminus (Lydersen et al. 2014, Urbański et al. 2017). Ces caractéristiques modulent grandement l'utilisation de l'espace par ces oiseaux et rendent certaines conclusions de la thèse difficilement généralisable aux autres prédateurs marins s'alimentant à partir d'un lieu central. L'utilisation des fronts semble varier selon les modes d'alimentation des différentes espèces d'oiseaux marins (Nishizawa et al. 2020). En effet, les espèces s'alimentant à la surface, dont la mouette tridactyle, le goéland bourgmestre *Larus hyperboreus* et le fulmar boréal *Fulmarus glacialis*, se nourrissent généralement à quelques mètres du terminus, tandis que les espèces plongeurs, telles que le mergule nain *Alle alle*, le guillemot de Brünnich *Uria lomvia* et le guillemot à miroir *Cepphus grylle*, se nourrissent à de plus grandes distances des fronts et sur des zones plus étendues. Cette ségrégation entre guildes d'oiseaux est vraisemblablement due à la turbidité des eaux ainsi qu'à la distribution des ressources alimentaires (Nishizawa et al. 2020, Stempniewicz et al. 2021). Dans ce contexte, il serait attendu que l'effet structurant des fronts glaciaires observé dans cette thèse variera en fonction de la stratégie d'alimentation adoptée par l'espèce étudiée.

Il est également probable que les mécanismes qui conditionnent la profitabilité des glaciers varient en fonction de la stratégie d'alimentation adoptée par les prédateurs marins (Nishizawa et al. 2020, Stempniewicz et al. 2021). La décharge sous-glaciaire est généralement considérée comme le facteur principal influençant la disponibilité des proies aux fronts.

Toutefois, cette décharge peut comporter une forte concentration en sédiments, ce qui augmente la turbidité des eaux et limite la capacité des prédateurs à localiser leurs proies (Stempniewicz et al. 2013). Cette contrainte peut être particulièrement importante pour les oiseaux marins plongeurs, bien que ceux-ci soient parfois observés aux fronts (*p. ex.* Lydersen et al. 2014, Stempniewicz et al. 2021). Leur présence pourrait donc être contrainte par le degré de turbidité des eaux, lequel varie selon le type de substrat rocheux. Par exemple, un glacier reposant sur un substrat métamorphique plus résistant à l'érosion, comme le gneiss ou le granite, générerait moins de sédiments qu'un substrat moins résistant, comme le grès (Halbach et al. 2019). Les substrats rocheux des glaciers Conwaybreen et Kronebreen dans Kongsfjorden correspondent respectivement à un type métamorphique et de grès (Figure 3). Ainsi, la profitabilité des fronts pour les animaux plongeurs pourrait donc être définie en fonction de la décharge et du substrat sur lequel repose le glacier.

Bien que l'importance des fronts soit généralement décrite en fonction du niveau d'agrégation de prédateurs aux sites d'émergence de remontées d'eaux, il apparaît probable que le taux de décharge sous-glaciaire puisse également générer des occasions d'alimentation ailleurs qu'aux terminus. Par exemple, près de l'île Franz-Josef en Russie, on a observé le mergule nain s'alimenter à quelques kilomètres d'un terminus glaciaire (plus précisément une zone frontale séparant les masses d'eaux côtières et celles des eaux de fonte glaciaire) (Grémillet et al. 2015). Si l'effet de la décharge sous-glaciaire sur le comportement des prédateurs plongeurs se produisait à plus grande échelle spatiotemporelle, il serait probable que d'autres facteurs physiques tels que la bathymétrie, la stratification des eaux et le vent aient d'importants effets sur le rapport de profitabilité de ces parcelles. Dans ce contexte, les bénéfices liés à l'utilisation des fronts glaciaires par les prédateurs semblent varier selon la stratégie d'alimentation de ceux-ci et indiquent que l'évaluation de la profitabilité de ces habitats devrait se réaliser en fonction de l'écologie de l'espèce étudiée (*p. ex.* Laidre et al. 2016, Hamilton et al. 2019).

5.5 PERSPECTIVES DE RECHERCHES

5.5.1 Effets de la décharge et échelles spatio-temporelles

L'agrégation des prédateurs dans le paysage est fortement associée à la prévisibilité spatio-temporelle des parcelles, laquelle varie selon le processus menant à l'agrégation de la ressource (Hunt et al. 1999, Wakefield et al. 2009, Hazen et al. 2013). Il est donc attendu que la variation d'utilisation d'une parcelle dans le temps et dans l'espace par un prédateur soit corrélée au taux de renouvellement de la ressource (Hunt et al. 1999). Dans une étude portant sur le phoque annelé dans Kongsfjorden, Everett et al. (2018) ont observé que les individus répondaient en quelques heures aux variations du taux de décharge aux fronts. Le rayon d'utilisation du panache par les mouettes est très similaire à celui observé chez les phoques (Lydersen et al. 2014) : il est donc probable que la réponse des oiseaux à la variation du taux de décharge se produise également à fine échelle temporelle. Une étude corrélant l'abondance horaire de mouettes à un front au taux de décharge associé serait pertinente afin de tester une telle hypothèse. Afin d'y arriver, l'abondance d'individus aux fronts pourrait être calculée à partir de photos prises de la berge au cours de la saison de reproduction, puis corrélée aux fluctuations des décharges modélisées (Everett et al. 2018). Une telle analyse est en cours (Strøm et al. en préparation) et nous permettra d'obtenir une estimation plus précise du processus unissant le taux de décharge à l'utilisation des fronts par les prédateurs.

5.5.2 Vers un meilleur indicateur de la profitabilité des fronts?

Les fronts glaciaires varient en fonction de multiples caractéristiques qui peuvent influencer leur profitabilité pour les prédateurs marins arctiques (*ex.*, Halbach et al. 2019, Dragańska-Deja et al. 2020). Il serait intéressant de considérer dans de futures études à la fois le volume et la profondeur de la décharge (Carroll et al. 2015). L'importance des fronts glaciaires découle principalement de leur capacité à concentrer des ressources alimentaires à la surface de l'eau. Bien que cette remontée est essentiellement favorisée par la décharge sous-glaciaire qui, par flottabilité positive, remonte à la surface sous forme de panache, la probabilité qu'un

panache atteigne la surface dépend aussi de la profondeur d'où celle-ci provient (Carroll et al. 2015, Urbański et al. 2017). Par exemple, Halbach et al. (2019) ont comparé les caractéristiques de deux fronts glaciaires incluant celui de Kronebreen, situé dans Kongsfjorden, ainsi que de Kangiata Nunata Sermia au Groenland. Le premier a une profondeur estimée à 36 m (Dragańska-Deja et al. 2020) contrairement à 250 m pour le second (Slater et al. 2017). Ces caractéristiques ont permis d'estimer qu'il faudrait un taux de décharge équivalent à $4 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ afin d'atteindre la surface au terminus de Kronebreen, contrairement à $50 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ pour celui de Kangiata Nunata Sermia. Il y aurait donc un compromis entre la profondeur et la décharge régulant la profitabilité des fronts : plus un front est profond, plus les eaux de différentes profondeurs peuvent remonter à la surface, acheminant vraisemblablement plus de ressources à la surface. Toutefois, un panache provenant d'une plus grande profondeur nécessitera une décharge plus élevée pour atteindre la surface. Il serait donc pertinent de développer un indicateur de la qualité des fronts intégrant l'effet combiné de la profondeur et de la décharge afin d'évaluer l'importance relative de ces deux facteurs pour les prédateurs marins arctiques.

5.5.3 La stratification, un potentiel effet confondant?

La décharge sous-glaciaire est visiblement un élément important du mécanisme modulant la profitabilité des fronts glaciaires pour les prédateurs marins arctiques. Dans cette thèse, nos résultats indiquent que le taux de décharge ainsi que l'utilisation des fronts par la mouette varient d'une année à l'autre. Nos résultats indiquent également que l'importance de cette décharge devrait se mesurer en fonction de la quantité de ressources qu'elle rend disponible. Cependant, cette disponibilité pourrait être largement modulée par la stratification des eaux environnantes aux fronts.

L'effet de la décharge sous-glaciaire sur les prédateurs de surface est essentiellement dépendant de la capacité du panache à remonter jusqu'à la surface (Lydersen et al. 2014, Urbański et al. 2017). Celle-ci est généralement modulée par deux forces opposées : la vitesse de la décharge ainsi que la stratification de l'eau environnante, qui augmenteront et

diminueront respectivement la capacité d'un panache à remonter la colonne d'eau (Morton et al. 1956). Dans une étude portant sur un fjord glaciaire du Groenland, De Andrés et al. (2020) ont observé qu'un panache situé au terminus d'un glacier n'était observable qu'une année sur deux. Contre-intuitivement, toutefois, l'année où le panache n'était pas observable était celle caractérisée par le plus haut taux de décharge. Ce résultat serait expliqué par le plus fort volume d'eau douce déchargée en mer, ce qui aurait favorisé la stratification des eaux du fjord et limité la capacité du panache, et de son contenu, à remonter à la surface (De Andrés et al. 2020). Lorsque possible, il serait donc recommandé de contrôler pour l'effet de la stratification des eaux afin d'étudier le mécanisme liant le taux de décharge au comportement des prédateurs marins arctique.

5.5.4 Effets des fronts sur le succès reproducteur des consommateurs

Bien que nos résultats indiquent que les fronts glaciaires sont d'importants sites d'alimentation pour la mouette, aucune donnée ne nous a permis de conclure que l'utilisation de ces habitats offre un avantage reproductif aux consommateurs. Toutefois, des observations récentes laissent croire que l'utilisation des fronts glaciaires conférerait un certain avantage aux prédateurs marins. Par exemple, des tendances démographiques différentes ont été observées entre les colonies de mouettes nichant au Svalbard, lesquelles variaient selon leur niveau d'accès aux fronts glaciaires (Descamps & Ramírez 2021). En effet, il semblerait que la taille des colonies de mouettes nichant à Kongsfjorden n'aurait pas été négativement affectée par la diminution de la glace de mer printanière sur la côte ouest du Spitsberg, tandis que chez les colonies s'alimentant principalement en mer (*c.-à-d.* Isfjorden), un effet marqué de la taille était détectable. Ce patron pourrait être expliqué, en partie, par les occasions d'alimentation plus abondantes dans Kongsfjorden (Descamps & Ramírez 2021). Dans une autre étude, Grémillet et al. (2015) ont observé que l'utilisation des fronts glaciaires par les mergules nains d'une colonie de l'île de Franz-Josef en Russie a permis aux oiseaux de maintenir un taux de croissance de leurs poussins équivalent à celui obtenu lorsqu'ils se nourrissaient à la zone marginale de glace deux décennies plus tôt. Bien que les bénéfices démographiques

de l'utilisation des fronts soient observés tant au niveau populationnel qu'individuel, la variation de ces bénéfices dans le temps reste encore méconnue.

Nos résultats suggèrent que la profitabilité des fronts glaciaires varie temporellement en fonction des conditions environnementales (**Chapitre 2** et **Chapitre 4**). Cette variation laisserait croire que les bénéfices reproductifs associés à leur utilisation pourraient également varier en fonction de la quantité de ressources disponibles dans le paysage. Afin de tester cette hypothèse, nous pourrions comparer le taux de croissance de poussins provenant de deux colonies différant dans leur accès et dans leur utilisation des fronts glaciaires (*p. ex.* Ossian Sarsfjellet vs. Fuglehuken; Figure 3). Ces mesures pourraient être ensuite répétées annuellement afin de comparer le taux de croissance différentiel des jeunes des deux colonies en fonction du niveau de ressource dans le paysage. Si l'utilisation des fronts procure un avantage reproductif, il serait donc attendu que si les ressources sont limitées, le taux de croissance des jeunes devrait être supérieur dans la colonie s'alimentant aux fronts que dans celle se nourrissant exclusivement en mer.

5.6 IMPORTANCE DES FRONTS POUR LA FAUNE ARCTIQUE DANS UN CONTEXTE D'ATLANTIFICATION

Les fronts glaciaires ont été référés comme potentiels atténuateurs, du moins à court terme, des effets négatifs de la fonte de la cryosphère sur la communauté marine arctique (Lydersen et al. 2014, Grémillet et al. 2015, Descamps & Ramírez 2021). Pour les prédateurs marins, leur importance écologique relève essentiellement de leur capacité à rendre disponible une grande quantité de ressource et toujours au même endroit dans l'espace (Renner et al. 2012, Arimitsu et al. 2016, Urbański et al. 2017, Everett et al. 2018). Cette caractéristique fait en sorte que les fronts glaciaires peuvent être de hauts lieux d'alimentation pour les prédateurs marins dans le paysage arctique. Malgré cette prévisibilité spatiale, nos résultats indiquent que l'utilisation des fronts par la faune varie dans le temps, selon leur position dans l'espace, et possiblement selon les besoins énergétiques des consommateurs. Notre projet suggère donc que la profitabilité des fronts est variable, du moins pour un prédateur de surface comme

la mouette tridactyle. Malgré cette variabilité, ces habitats prévisibles dans l'espace et hautement accessibles semblent offrir des occasions d'alimentation suffisantes afin de compenser certains effets négatifs associés à la diminution du couvert de glace (Lydersen et al. 2014, Hamilton et al. 2019, Descamps & Ramírez 2021).

Les bénéfices reproductifs liés à l'utilisation des fronts restent méconnus, tout comme leur effet sur la trajectoire potentielle des populations (voir toutefois Grémillet et al. 2015, Descamps & Ramírez 2021). De plus, les glaciers autour du globe présentent généralement un bilan de masse négatif (Cauvy-Fraunié & Dangles 2019, Geyman et al. 2022). La récession des glaciers modifie leur ligne d'ancrage ainsi que la profondeur où l'eau de fonte se décharge, affectant potentiellement leur profitabilité comme habitat d'alimentation pour les prédateurs marins (Urbański et al. 2017, Hopwood et al. 2018). Leur éventuelle récession dans les prochaines décennies affectera la circulation des masses d'eaux et la productivité des environnements côtiers arctiques, ce qui influencera les écosystèmes marins de ces régions (Lydersen et al. 2014, Hopwood et al. 2018). Puisque les fronts glaciaires sont très communs dans certaines parties de l'Arctique (*p. ex.* Cauvy-Fraunié & Dangles 2019), il est souhaitable de poursuivre nos recherches sur l'importance de la présence de ces sites d'alimentation dans le paysage afin de mieux anticiper les conséquences du réchauffement sur les prédateurs marins arctiques.

ANNEXES

Supplementary information S1

Testing the effect of GPS weight on the probability of using glacier fronts

The mass of the GPS loggers varied between 6.4 and 18.6 g ($\bar{x} \pm \text{SD}$: 14.3 ± 3.9 , *i.e.*, 2-5% of birds' body mass) and were randomly distributed among kittiwakes in 2017 and 2018. A total of 208 trips from 37 individuals were collected in 2017 and 114 trips from 36 individuals in 2018.

We used a mixed model with binomial error structure to test the hypothesis that the GPS relative mass (% of bird's mass) affects the probability of using glacier fronts. As stated in the manuscript (see Methods), we defined the response variable as binary, coding whether a bird used a glacier front or not. For this test, we selected a buffer radius of 400 m based on previous sensitivity analyses (*Supplementary information S6*). A bird was considered to have used a glacier front for a given trip if it stayed for at least 10 consecutive min at the same glacier front (*Supplementary information S7*). We fitted bird ID and year as random effects.

Table S1.1. Results from the mixed binomial model testing the effect of the relative GPS mass (%) on the use of glacier fronts by the kittiwakes in Kongsfjorden

Predictors	Estimates (95% CI)
Intercept	-0.15 (-1.84 , 1.47)
GPS mass	22.21 (-13.09 , 58.88)

The confidence interval (95% CI) of the predictor's estimate overlaps zero (Table S1.1). These results indicate that the relative GPS mass did not significantly affect the probability of using glacier fronts.

Supplementary information S2

Details on tracking duration for birds captured in Kongsfjorden from 2014 to 2018

Table S2.1. Mean tracking duration (min-max) of birds by colonies and years. Kittiwakes were not tracked at Observasjonsholmen in 2014 and 2015.

Year	Ossian Sarsfjellet	Observasjonsholmen
2014	73.86 hrs (25.00 - 160.50)	NA
2015	92.77 hrs (50.50 - 181.97)	NA
2016	76.91 hrs (42.85 - 165.17)	69.98 hrs (40.43 - 118.48)
2017	63.09 hrs (23.03 - 141.87)	65.57 hrs (25.80 - 110.93)
2018	78.85 hrs (49.78 - 142.63)	64.47 hrs (43.70 - 138.60)

Supplementary information S3

Parameters used to identify foraging trips

We used bird foraging trips as sample units in this study. We chose two main criteria to delineate a foraging trip for a given bird; 1) we determined if the location of a bird was *in* or *out* of its breeding colony by calculating the distance between GPS locations and the centroid of its colony and 2) when a bird went out of its colony, we determined the duration of its trip (using consecutive GPS locations outside the colony). Combining these two criteria allowed us to exclude movement out of the colony that were apparently not linked to foraging behavior. We then performed sensitivity analyses to examine how changes in these criteria (*i.e.*, colony radius and time spent outside the colony; hereafter called scenario) affected the total number of foraging trips recorded per individual. We used the bootstrap approach described in *Supplementary information S6* to detect which scenario led to a minimal rate of change of the response variable (here, the number of foraging trips per individual). We defined a minimal rate of change as $< 1\%$ of the maximum rate of change observed between scenarios.

Based on this threshold, we defined a foraging trip as a movement outside the area delimited by a 200 m radius around the colony centroid (Figure S3.1) and lasting for at least 50 min (Figure S3.2).

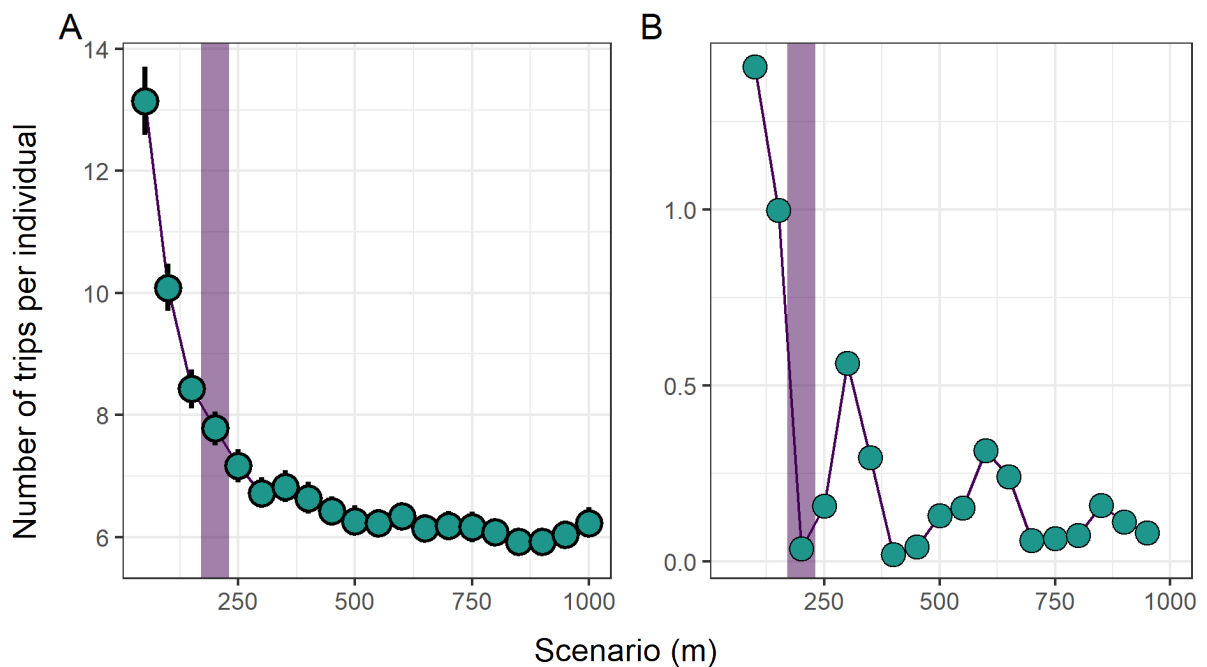


Figure S3.1. A) Variation of the number of foraging trips per individual as a function of colony's radius (originating from the colony's centroid) and B) the second-order rate of change of the average number of trips per individual for each scenario (see *Supplementary information S6* for details).

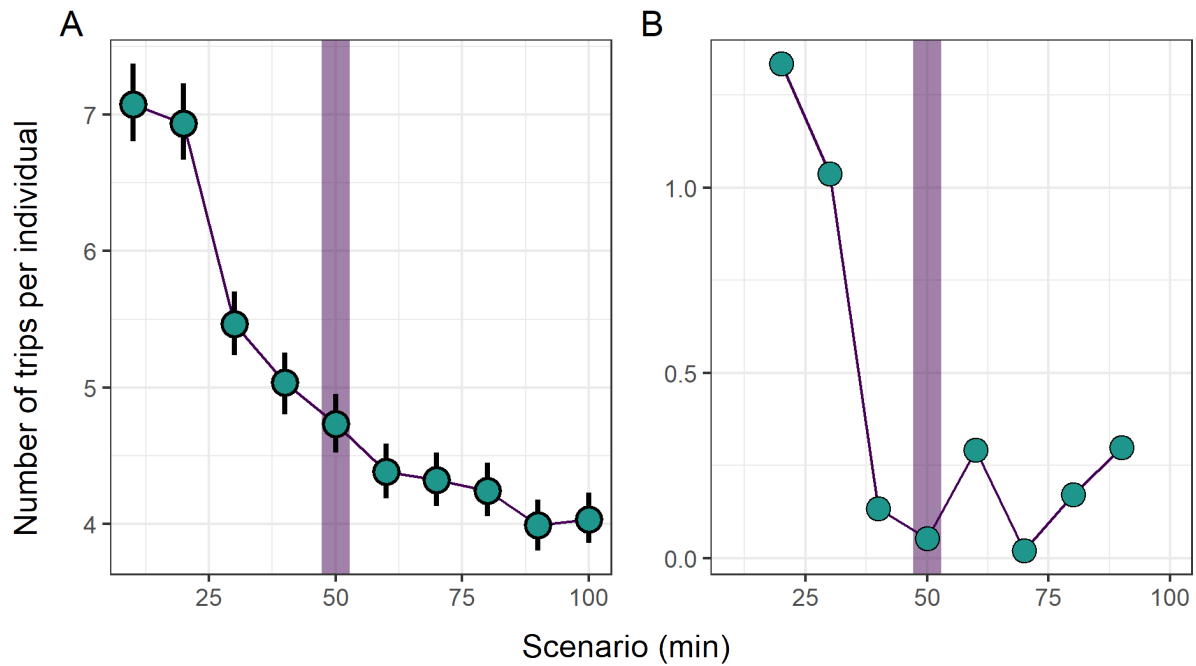


Figure S3.2. A) Variation of the number of foraging trips per individual as a function of the time threshold used to define a foraging trip (*i.e.*, minimum number of minutes spent out of the colony) and B) the second-order rate of change of the average number of trips per individual for each scenario (see *Supplementary information S6* for details).

Supplementary information S4

Frequency distribution of the proportion of time spent over land per trip

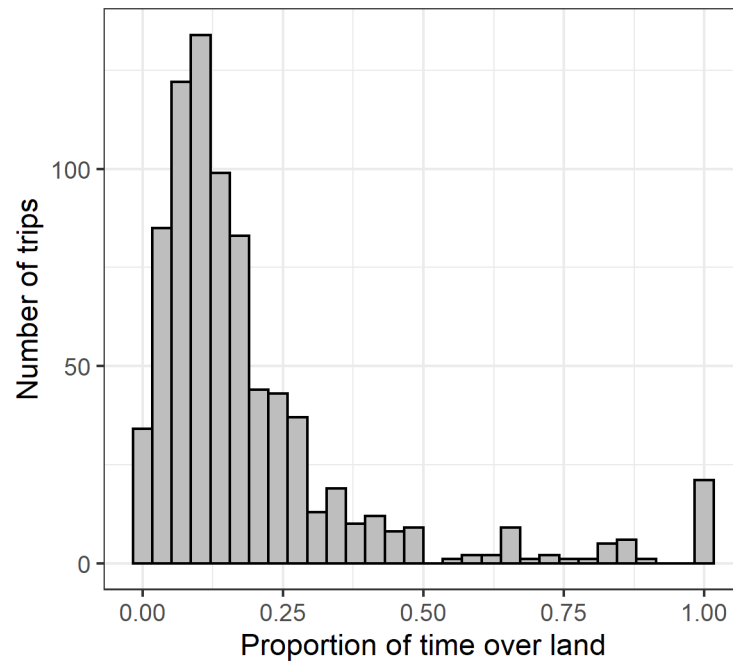
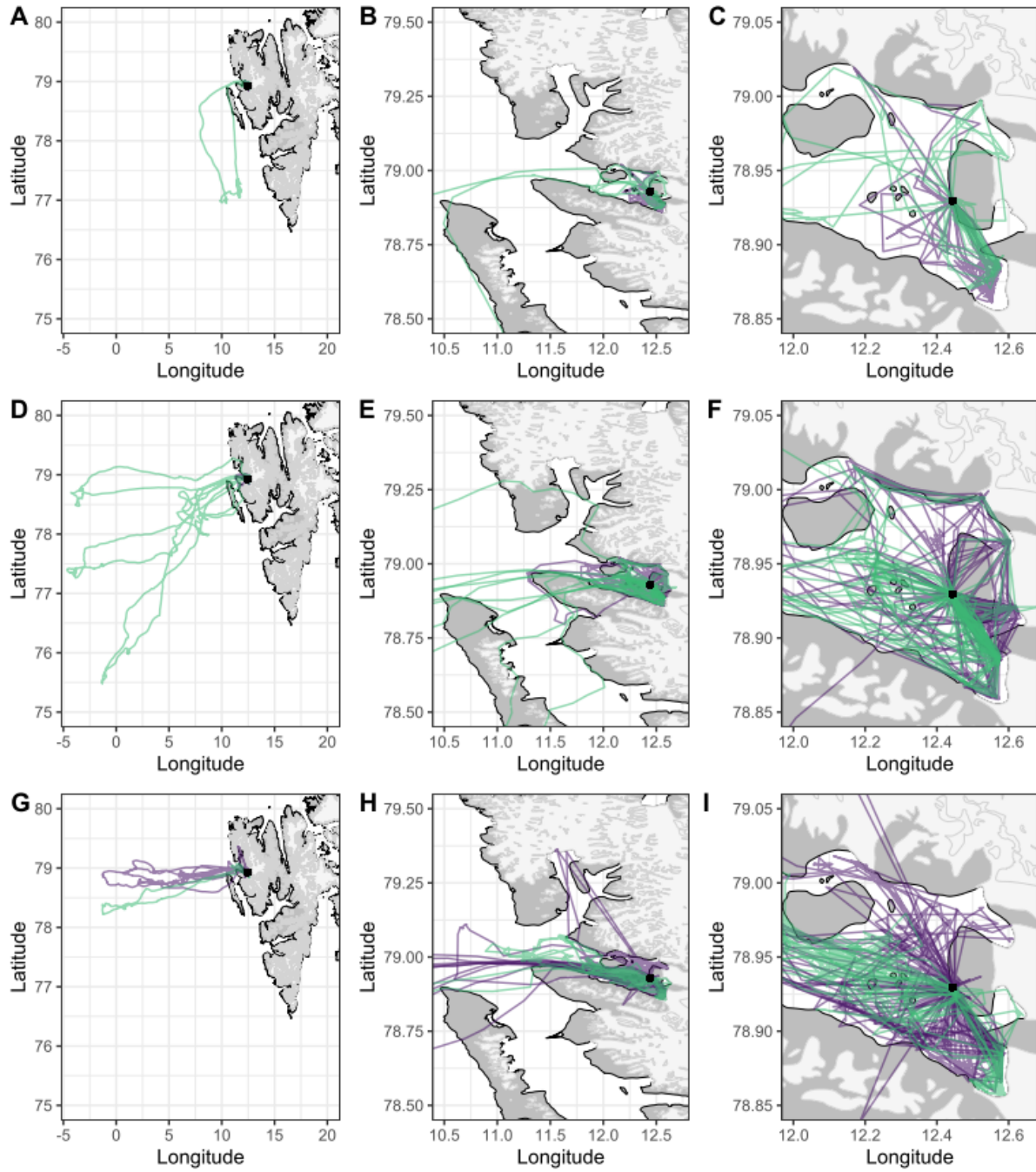


Figure S4.1. Cumulative distribution of the trips and associated proportion of time that was spent over land. Trips that were $\geq 50\%$ of the time over land have been removed from the analyses.

Supplementary information S5

Raw track distributions



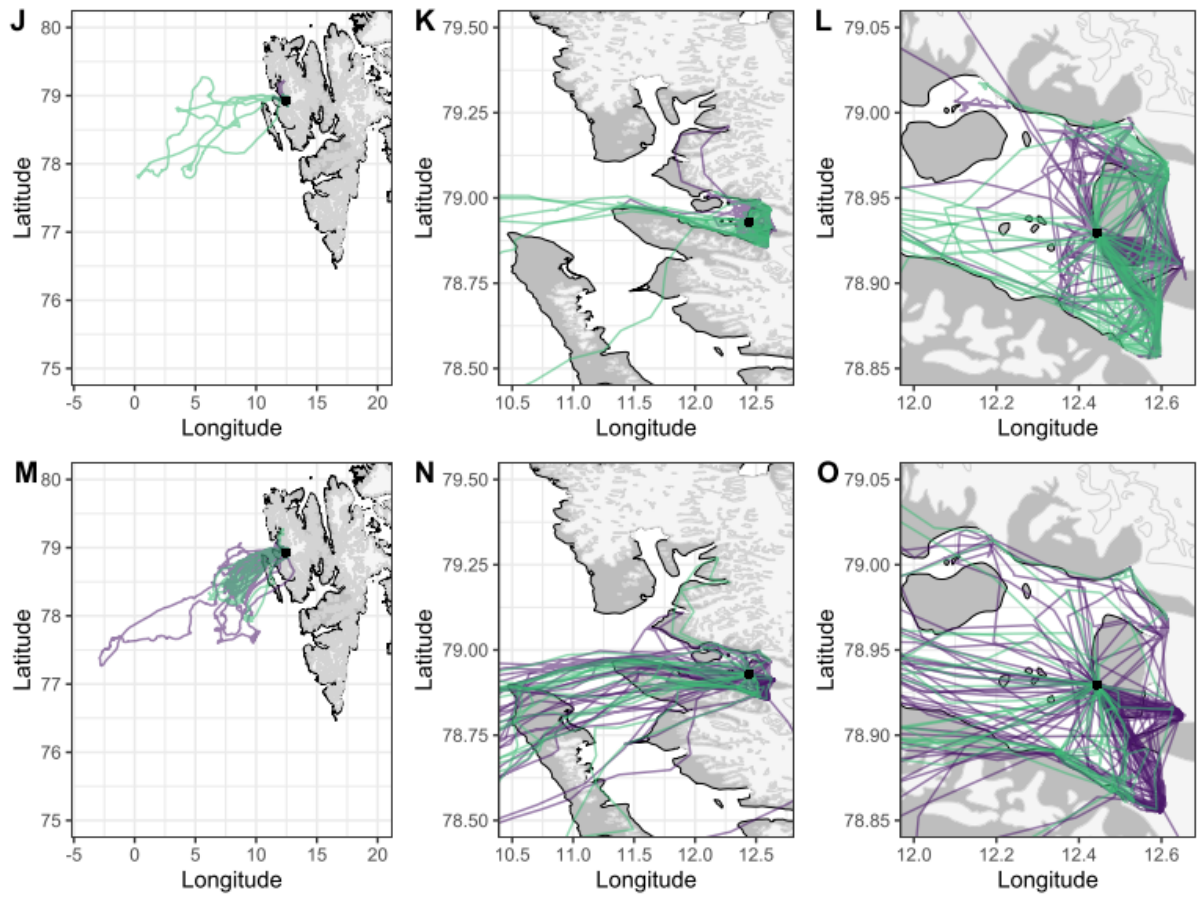


Figure S5.1. Raw tracks for birds from Ossian Sarsfjellet colony in 2014 (A, B, C), 2015 (D, E, F), 2016 (G, H, I), 2017 (J, K, L) and 2018 (M, N, O). Breeding stages are indicated in colors where green and purple depict incubation and chick rearing, respectively. Three different scales are presented: Left = western Svalbard; center = Kongsfjorden and Krossfjorden; right = Kongsfjorden.

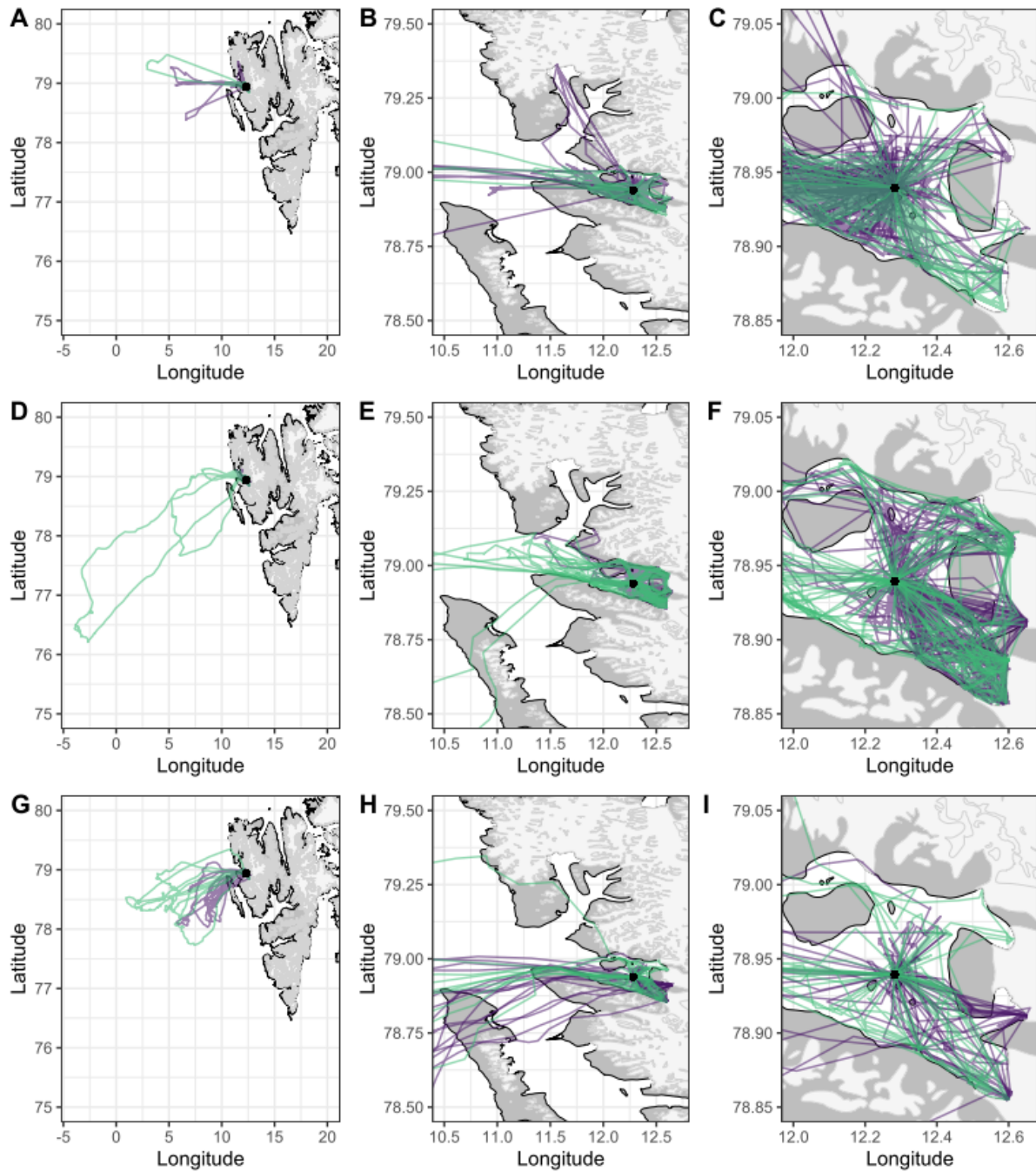


Figure S5.2. Raw tracks for birds from Observasjonsholmen colony in 2016 (A, B, C), 2017 (D, E, F), and 2018 (G, H, I). Breeding stages are indicated in colors where green and purple depict incubation and chick rearing, respectively. Three different scales are presented: Left = western Svalbard; center = Kongsfjorden and Krossfjorden; right = Kongsfjorden

Supplementary information S6

Buffer size used to define glacier front areas

Previous studies investigating the ecological effects of glacier fronts on wildlife used different approaches for delineating glacier front areas, depending on the ecological process and species under investigation (Hamilton et al. 2016, Laidre et al. 2016, Hamilton et al. 2017, Urbański et al. 2017, Everett et al. 2018, Hamilton et al. 2019). In our study, the front areas were spatially defined as a buffer zone surrounding each glacier's front line (see Figure 1 of the manuscript). The exact position of each front line was geoprocessed for every year of the study.

The radius of the buffer zone, used to define a front area, can affect the estimates of glacier fronts use by foraging birds. We thus performed a sensitivity analysis by bootstrapping. We randomly selected 999 foraging trips (with replacement) for a given buffer radius. We then calculated the proportion of GPS locations in each foraging trip that overlapped a glacier front area. We repeated that procedure and calculated the average proportion of GPS locations in foraging trips that overlapped a glacier front area for each radius size (*i.e.*, radius ranging from 100 m to 1200 m) and for each study year separately (*i.e.*, from 2014 to 2018, Figure S6.1A). In a second step, we calculated the absolute second-order rate of change (Evanno et al. 2005) of these averages over the entire range of radius size (Figure S6.1B). The second-order rate of change allowed us to identify a threshold beyond which our estimates of glacier front use tended to stabilize (Figure S6.1). Considering a rate of change $< 5\%$ as acceptable, our results indicate that a buffer radius of 400 m (Figure S6.1B) is adequate to describe the annual variation in glacier front use.

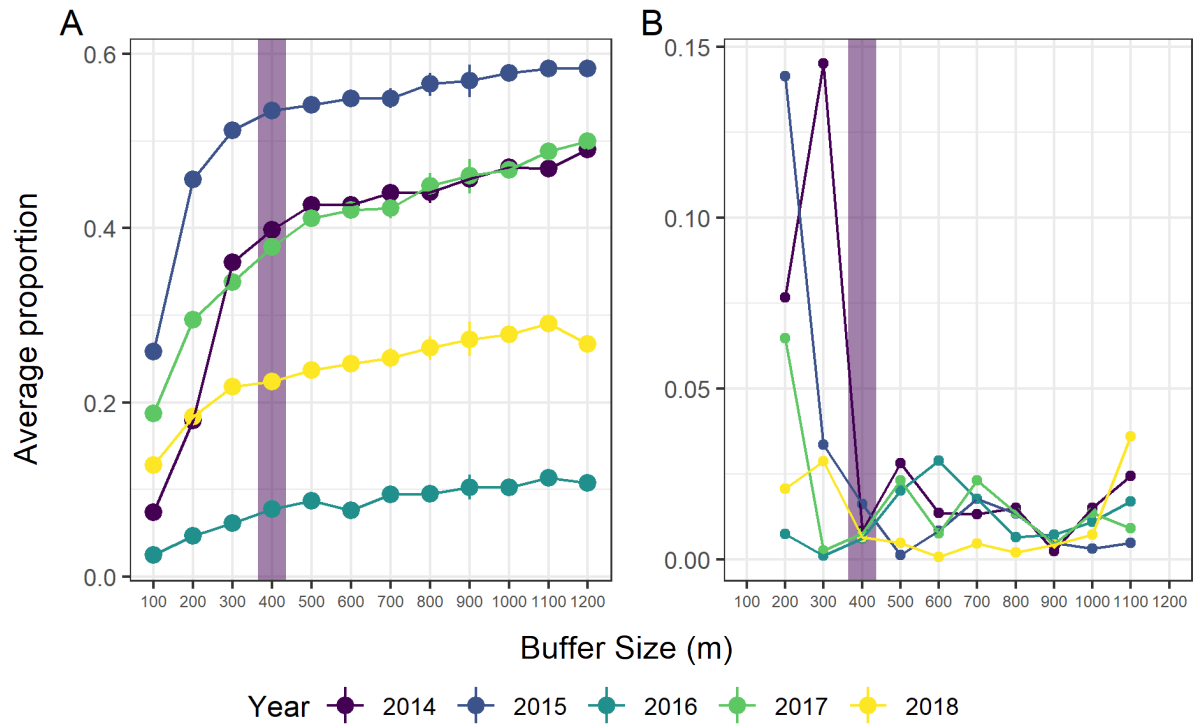


Figure S6.1. A) Variation in glacier front use (*i.e.*, average proportion of GPS locations in foraging trips that overlapped a glacier front area) as a function of the radius size (*i.e.*, radius ranging from 100m to 1200m) used to define the glacier front area around the front line, and B) the second-order rate of change in front use estimates as a function of buffer size.

Supplementary information S7

Number of consecutive GPS locations used to confirm glacier front use

Glacier front use was defined as binary (*i.e.*, a bird used at least one glacier front during its foraging trip or not). Using bootstrapping, we performed sensitivity analyses to examine the relationship between the probability of glacier front use and the minimum number of successive locations (*i.e.*, 10 min time intervals) used to confirm the utilization of a given glacier front (see *Supplementary information S6* for details on the procedure). Based on previous results (*Supplementary information S6*), we defined the front areas using a buffer radius of 400 m surrounding each glacier's front line. Defining a rate of change $< 5\%$ as acceptable, our results indicate that a bird has used a glacier front if at least two successive GPS locations occurred at a given glacier front (Figure S7.1).

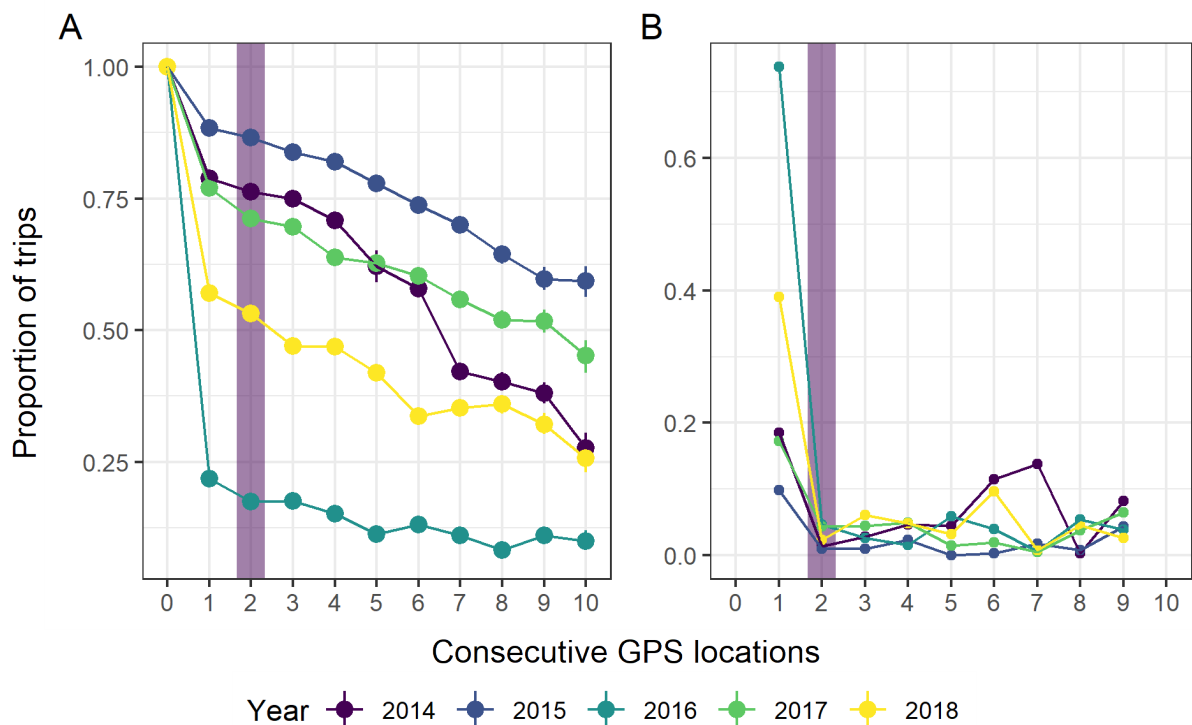


Figure S7.1. A) Variation in glacier front use (*i.e.*, proportion of trips that overlapped a glacier front area) as a function of the minimum number of successive GPS locations needed to confirm the use of glacier fronts (*i.e.*, locations overlapping a given front area) and B) the second-order rate of change of front use estimates as a function of the number of successive locations.

Supplementary information S8

Time series of fjord-level discharge used for the AUC calculation

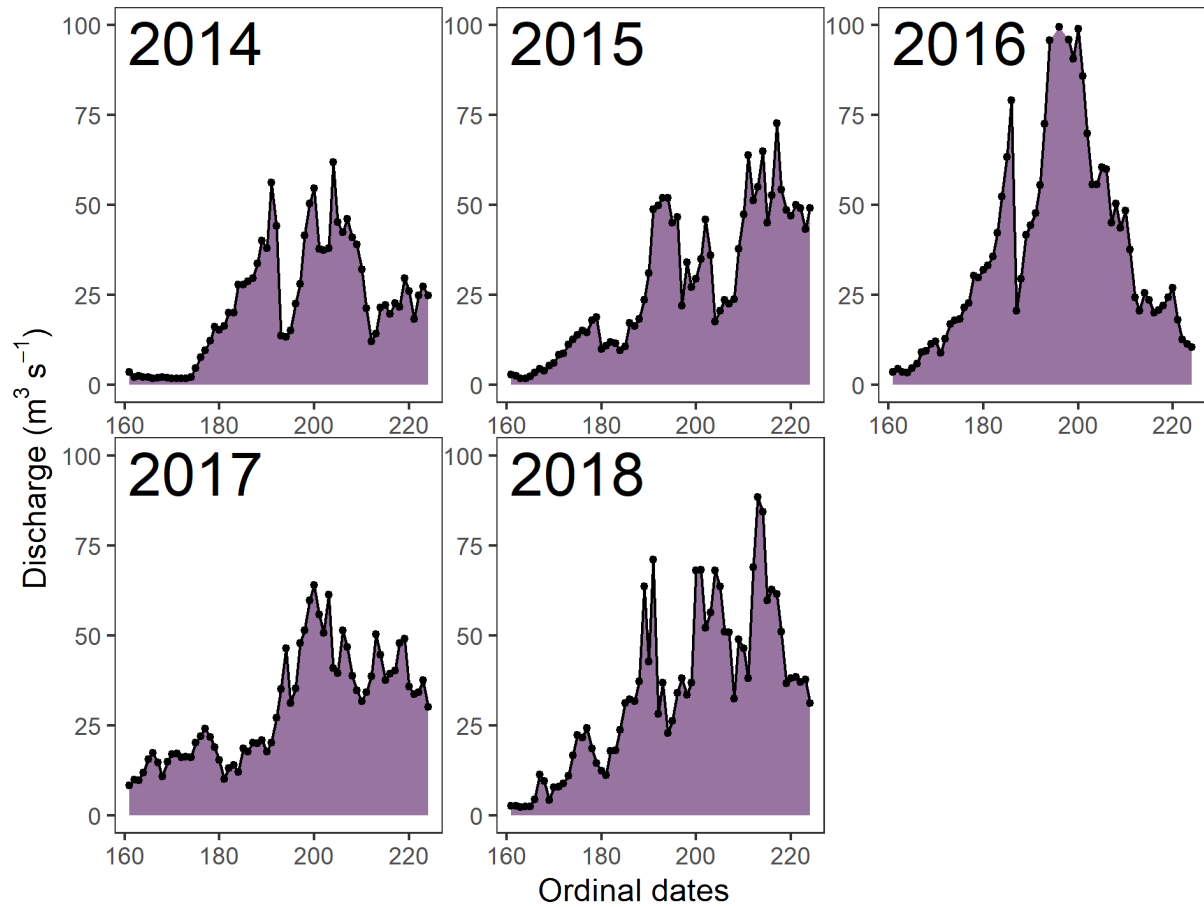


Figure S8.1. Averaged daily discharge in Kongsfjorden as a function of ordinal dates.

Supplementary information S9

Details on zooplankton species included in the calculation of the biomass density estimates

Table S9.1 List of the zooplankton species known to be selected as prey by black-legged kittiwakes (Vihtakari et al. 2018) and included in the biomass calculation.

Species Names	Class	Order
<i>Themisto abyssorum</i>	Malacostraca	Amphipoda
<i>Themisto libellula</i>	Malacostraca	Amphipoda
Amphipod spp.	Malacostraca	Amphipoda
<i>Thysanoessa inermis</i>	Malacostraca	Euphausiacea
<i>Thysanoessa longicaudata</i>	Malacostraca	Euphausiacea
<i>Thysanoessa raschii</i>	Malacostraca	Euphausiacea
Euphausiacea spp.	Malacostraca	Euphausiacea
<i>Pandalus borealis</i>	Malacostraca	Decapoda
<i>Clione limacina</i>	Gastropoda	Gymnosomata
<i>Limacina helicina</i>	Gastropoda	Thecosomata
Polychaeta	Polychaeta	Phyllodocida
<i>Eukrohnia hamata</i>	Sagittoidea	Phragmophora
<i>Parasagitta elegans</i>	Sagittoidea	Aphragmorhora

Supplementary information S10

Yearly distribution of biomass density estimates

The depth-averaged biomass (B) of a zooplankton species s in a multiplankton sampler cast was calculated as the weighted mean:

$$B_s = \frac{\sum b_{si}d_i}{\sum d_i}$$

Where b_{si} is the biomass of the species at depth interval i , d_i tow distance of depth interval i in meters, and data summed from $i = 1$ to $i = n$ (number of nets at the station).

The biomass values (B_s) were then summed for species listed in Table S9.1 and used as replicates shown as green dots in figure S10.1. The index values were simple averages of replicate station values. The functions used for the calculus can be found from GitHub: https://github.com/MikkoVihtakari/MarineDatabase/blob/master/R/summarise_zooplankton_data.R

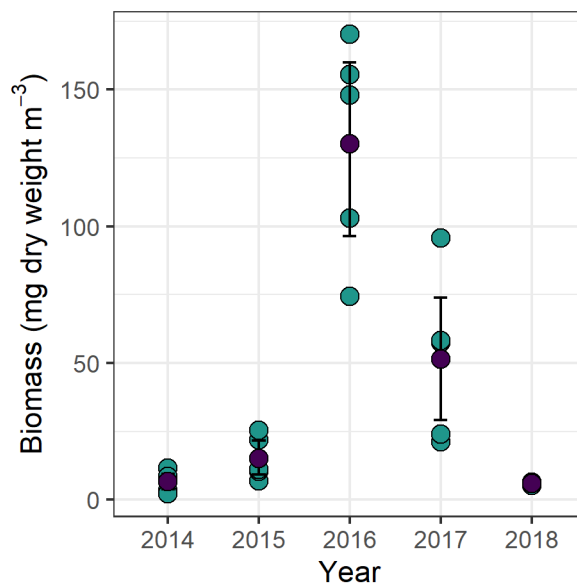


Figure S10.1. Annual distribution of biomass density estimates (mg dry mass m⁻³) for the five stations in Kongsfjorden. Means and 95% confidence intervals were calculated by bootstrapping along 999 iterations using the HMISC (Harrell et al. 2020) and GGPLOT2 package (Wickham 2016). Green dots indicate replicate station values and purple dots averaged biomass index values.

Supplementary information S11

Testing the interaction between breeding stages and zooplankton biomass or glacier discharge on the probability of glacier front use

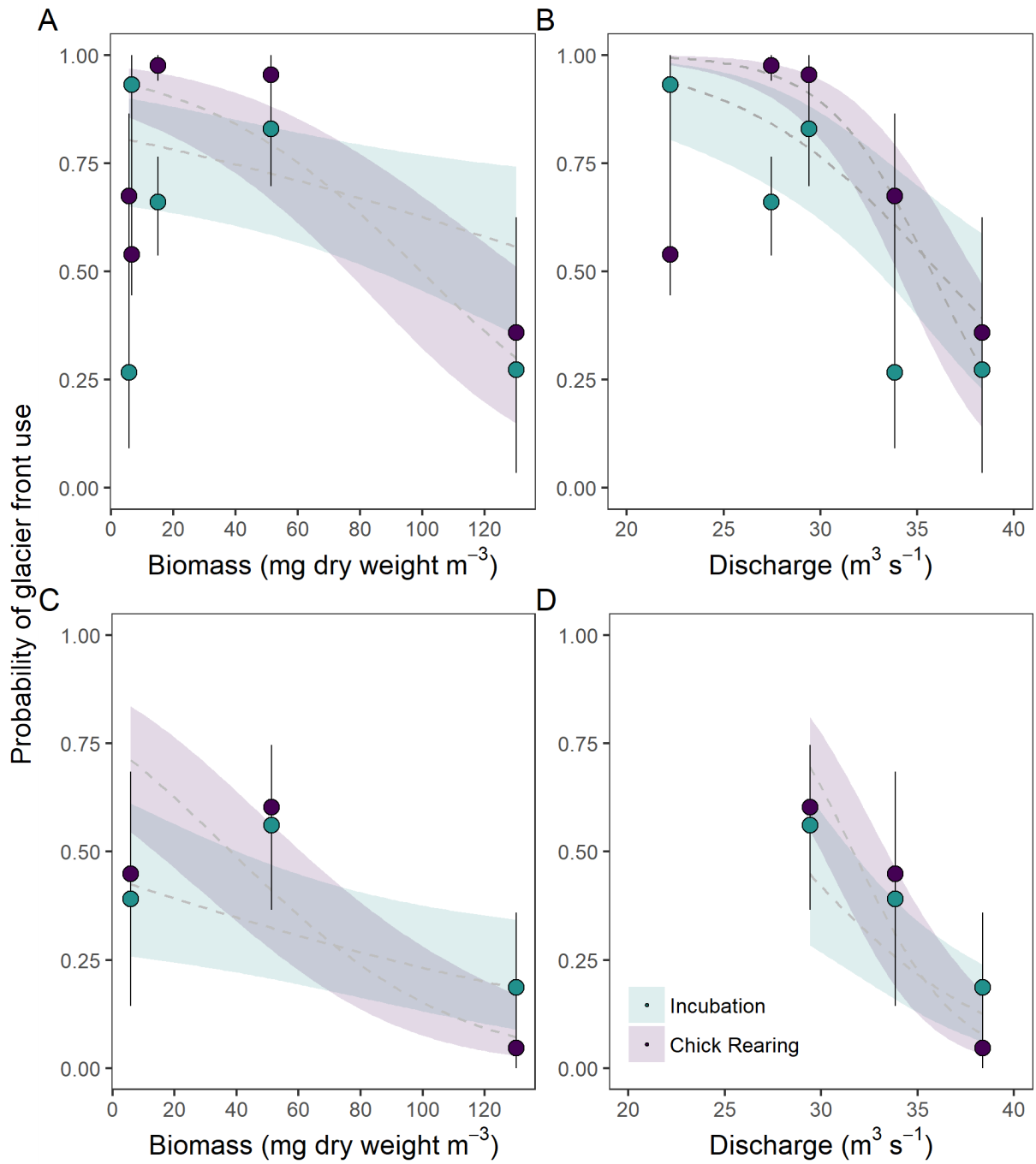


Figure S11.1. Binomial generalized linear mixed models (using the individual identity as a random effect) testing the interaction between breeding stages (*i.e.*, incubation and chick rearing) and the plankton biomass (A, C) or glacier discharge (B, D) on the probability to use glacier fronts by kittiwakes. Panels A and B represent the Ossian Sarsfjellet colony results, and C and D represent those for the Observasjonsholmen colony. Symbols represent the proportion (and associated 95% CI) of individual foraging trips overlapping at least one front's area.

Supplementary information S12

Effect of GPS on foraging behaviour

The GPSs were distributed in random order in the chick-rearing period of 2017. This design lets us explore the effect of a GPS's weight on kittiwake foraging behaviour. A total of 205 trips from 48 individuals were collected.

We tested whether the GPS's relative mass (% of bird mass) was modulating the distance travelled by the birds in their foraging trip. A positive relationship would indicate that birds would increase the distance flown with a heavier GPS. A negative relationship would imply that the bird remains close to the colony (and thus the fjord and associated glacier fronts) with heavier devices.

We used a mixed model with a Gaussian error structure, using the maximum distance flown per trip (km) as a function of the GPS's relative mass (%). Since the distribution of maximum distances was highly skewed, we log-transformed the variable to meet the assumption of homoscedasticity. We furthermore controlled for the sex of the bird and used the bird ID as a random factor. Models were compared using Akaike's information criterion (AIC). We used the R package NLME (Pinheiro et al. 2020) to perform the regressions and the package AICCMODAVG (Mazerolle 2020) for the AIC calculation.

Table S12.1. Estimates and approximate confidence intervals for the mixed models testing the effect of GPS relative mass (%) and sex on the (log-transformed) maximum distance flown by kittiwakes per trip. AIC estimates are based on models using the maximum likelihood (ML) procedure and model estimates by the restricted maximum likelihood (REML). 95% confidence intervals (in parentheses) for all estimates are also shown.

Model	AIC	Δ AIC	sex (male)	GPS mass	sex \times GPS mass
null	505.76	0.00	-	-	-
GPS	506.98	1.22	-	2.6 (-18.7:24.0)	-
sex (male)	507.66	1.91	-10.6 (-43.2:22.0)	-	-
sex + GPS	508.82	3.07	-10.4 (-43.5:22.8)	2.1 (-19.4:23.7)	-
sex \times GPS	509.93	4.17	-65.9 (-223.7:91.9)	-5.3 (-35.4:24.7)	15.7 (-27.9:59.2)

These results suggest that the GPS's relative mass is not modulating the distance flown by the birds in their foraging trips (95% confidence interval of the predictor's estimate overlaps zero). It also indicates that the space used by the birds is likely not driven by the tracking device's weight.

Supplementary information S13

Distribution of raw tracks for the five monitored colonies

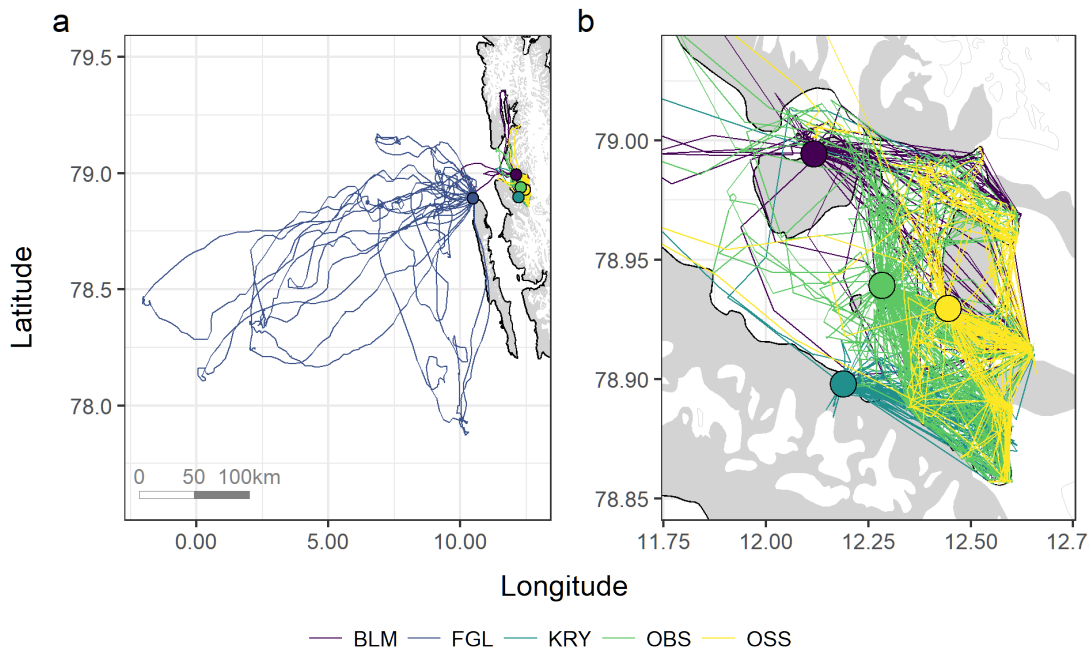


Figure S13.1. Delineated tracks (lines) mapped from a) the whole study area and b) Kongsfjorden area of the five colonies (circles) monitored during chick rearing in 2017 *i.e.* Blomstrand (BLM; purple), Fuglehuken (FGL; dark blue), Krykkjefjellet (KRY; cyan), Observasjonsholmen (OBS; green) and Ossian Sarsfjellet (OSS; yellow).

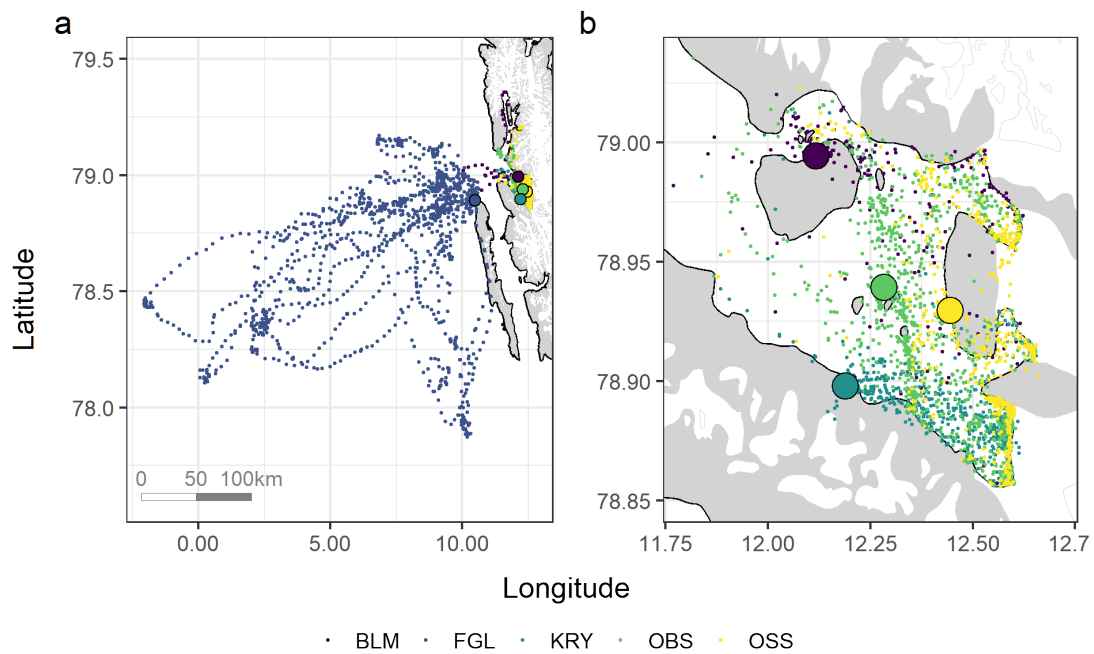


Figure S13.2. Distributions of GPS locations (small circles) from a) the whole study area and b) Kongsfjorden area of the five colonies (large circles) monitored during chick rearing in 2017 *i.e.* Blomstrand (BLM; purple), Fuglehuken (FGL; dark blue), Krykkjefjellet (KRY; cyan), Observasjonsholmen (OBS; green) and Ossian Sarsfjellet (OSS; yellow).

Supplementary information S14

Home range sampling details using the autocorrelated kernel density estimator (AKDE)

In total, three different models have been tested for each individual, with both their isotropic (*i.e.*, movement process independent of directions) and anisotropic (*i.e.*, movement process dependent of directions) versions: (1) the IID, as assumed by conventional KDE, (2) the Ornstein-Uhlenbeck (OU: featuring positional autocorrelation timescale), and (3) the OU-Foraging processes (OUF: featuring both velocity and positional autocorrelation timescale; OUF: if velocity and positional autocorrelation timescale are considered identical). The differences between models are shown in figure S14.1. Table S14.1 shows how many individuals per colony have been fitted with these models after model selection (*i.e.*, based on Akaike's Information Criterion with correction for small sample sizes (AICc)).

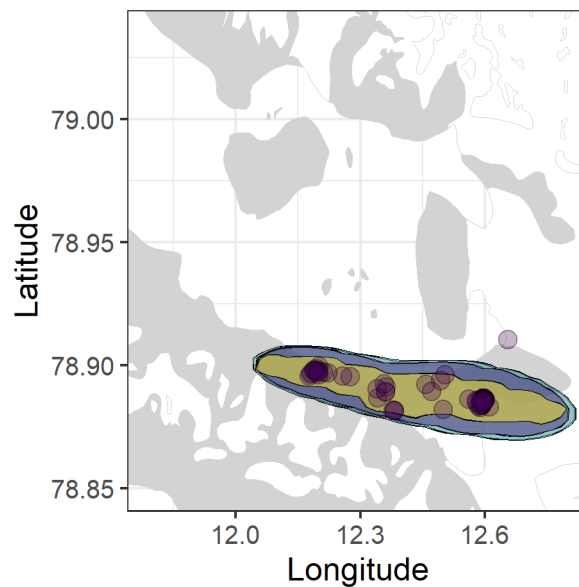


Figure S14.1. Three models outputs for one chick-rearing individual from Krykkjefjellet in 2017. The green area corresponds to the OU model, the blue area to the OUF model and the yellow area to the IID model. GPS locations are also displayed (see Methods for details).

Due to the low number of individuals sampled in some of the colonies (Table 3), we assessed the representativeness of each colony-level UD estimates using the bootstrap approach described in Lascelles et al. (2016) and implemented via the TRACK2KBA package (Beal et al. 2020). Briefly, the approach consists of monitoring core range (*i.e.*, 50% isopleth) distribution changes as a function of each colony's sample size. This was achieved by calculating a colony-level inclusion index, which is computed using an iterative process: (1) by randomly

selecting a subset of individuals from a colony (“selected individuals”), (2) averaging their individuals’ UD, and (3) calculating the proportion of the trips of the “non-selected” individuals (*i.e.*, inclusion index) that are overlapping the “selected individuals” mean UD. In other words, this inclusion index summarizes to which extent our sample size for each colony accounts for the variability of individual space use. We calculated the inclusion indices for every sample size (*i.e.*, $n_i \dots n_{i-1}$) along 999 iterations. From the bootstrapped dataset, we used a nonlinear model fitted by least squares using the inclusion indices as response and the sample sizes as a predictor to estimate the horizontal asymptote of the function. The representativeness of each colony was then calculated as the average inclusion index (estimated via the nonlinear model) obtained from the maximum sample size (*i.e.*, n_{i-1}) divided by the asymptote. All colonies tracked in Kongsfjorden (Fuglehuken was not evaluated due to the very low sample size) had 84-95% of their core ranges covered by their relative sample sizes of n_{i-1} (Table S14.2, Figure S14.2).

Table S14.1. Model type and associated number of chick-rearing individuals by colonies in Kongsfjorden area in 2017.

Model	OSS	OBS	KRY	BLM	FGL
OU anisotropic	-	1	3	-	-
OUF anisotropic	6	9	4	3	-
OUF isotropic	1	2	1	1	1
Ouf anisotropic	1	1	1	1	-
Ouf isotropic	-	-	-	-	2
Total	8	13	9	5	3

Table S14.2. Colony and respective sample size (number of individuals), the median of the effective sample size (number of points for representing IID), the effective sample size for the colony-level (weighted average) UD, associated asymptote, and % represented by the data of the median core area (50%) (see Methods for details).

Colony	n	Median (range) \widehat{N}_{area}	Weight. Ave. \widehat{N}_{area}	Asymptote	Represent. (%)
OSS	8	22.62 (12.20-39.06)	390.99	0.75	84.37
OBS	13	23.27 (4.66-43.63)	603.62	0.68	87.26
KRY	9	11.48 (6.82-29.37)	230.45	0.70	94.89
BLM	5	13.53 (5.31-32.02)	160.86	0.66	93.10
FLG	3	5.38 (5.13-5.83)	32.67	NA	NA

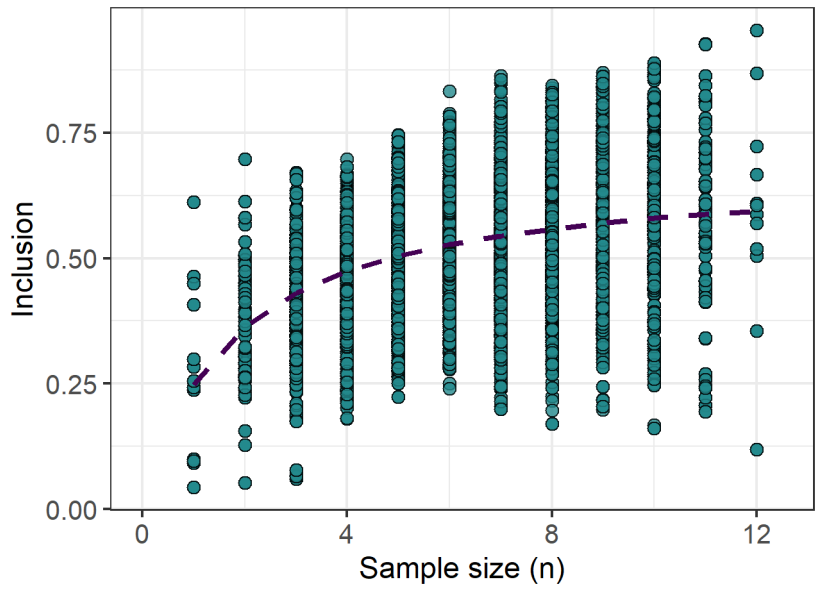


Figure S14.2. Nonlinear model fitted by least squares using the inclusion index as a function of the sample size and associated horizontal asymptote for the Observasjonsholmen colony in Kongsfjorden.

Supplementary information S15

General proportions of glacier front use

For comparison between colonies, we calculated the seasonal average glacier front use per colony using the following steps: (1) we calculated the proportion of trips that used at least one glacier front for each individual tracked in the five colonies, (2) we calculated the colony's average use of glacier fronts using these individual proportions, but weighted values using the number of trips recorded per individual (Figure S15.1). Averages' confidence intervals (95%) were computed by bootstrapping the individuals' proportion and associated weight along 999 iterations using the BOOT package (Canty & Ripley 2020). We reported the 2.5% and 97.5% percentiles.

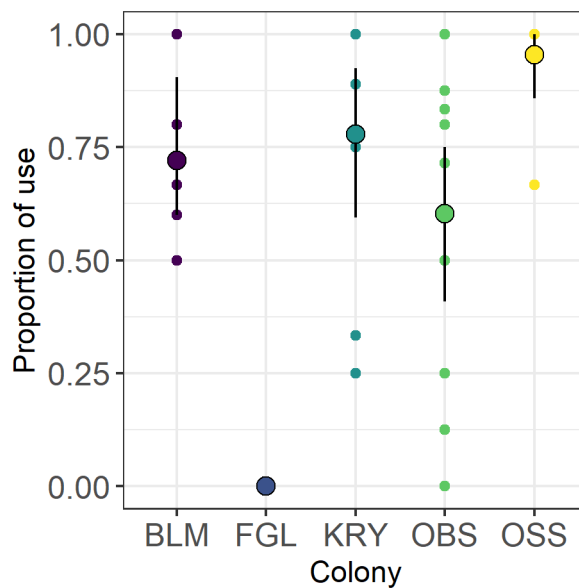


Figure S15.1. The proportion of use (trip binary use averaged per individual, giving a proportion per individual) of glacier fronts in Kongsfjorden and Krossfjorden for the five colonies investigated (*i.e.*, BLM = Blomstrand, FGL = Fuglehuken, KRY = Krykkjefjellet, OBS = Observasjonsholmen and OSS = Ossian Sarsfjellet).

Supplementary information S16

Effect of GPS's relative mass on birds' behavior and weight change

We distributed GPSs in random order in 2017 and 2018, letting us explore the effect of device weight on birds foraging behavior. In total, we collected 130 trips in 2017 and 75 in 2018.

We used a mixed regression model to evaluate whether GPS's relative mass (% bird's mass) was influencing the maximum range at which birds travelled for foraging. We also added the year as a predictor to control for the annual average use of extra-fjord foraging patches. Since environmental conditions differed among sampled years, we added the interaction term between the two predictors for testing whether the effect of GPS's relative mass on birds' foraging behavior was varying between years. Modelling was performed under the Bayesian framework using the RSTANARM package (Goodrich et al. 2020). Please refer to the Methods section of the manuscript for all details about the parameterization.

Table S16.1. Estimates and 95% confidence interval for the two mixed regression models testing the effect of GPS's relative mass and year on the birds' maximum range travelled during their tracking period. Point estimates (mean and associated posterior standard deviation) with 95% posterior uncertainty interval (Post. Int.) of the posterior probability distribution for each model parameter are indicated. Both main effects and interaction models are presented.

Coefficient	Main effect		Interaction	
	Estimate	Post. Int (95%)	Estimate	Post. Int (95%)
Intercept	2.4	0.9 to 3.8	1.6	-1.1 to 4.4
GPS	-0.1	-0.5 to 0.3	0.1	-0.7 to 0.9
Year (2018)	1.0	0.3 to 1.8	2.0	-1.2 to 5.1
GPS × Year (2018)			-0.3	-1.1 to 0.6

We then used a linear mixed model to evaluate whether the GPS's relative mass was modulating the relative body mass change of birds during their tracking period (see *Methods* for details on variables). As in the previous model, the year and interaction term were also included.

Table S16.2. Estimates and 95% confidence interval for the two linear mixed regression models testing the effect of GPS's relative mass and year on the birds' relative body mass change during their tracking period. Point estimates (mean and associated posterior standard deviation) with 95% posterior uncertainty interval (Post. Int.) of the posterior probability distribution for each model parameter are indicated. Both main effects and interaction models are presented.

Coefficient	Main effect		Interaction	
	Estimate	Post. Int (95%)	Estimate	Post. Int (95%)
Intercept	-8.9	-14.3 to -3.5	-2.0	-11.6 to 7.6
GPS	0.3	-1.1 to 1.7	-1.7	-4.4 to 1.0
Year (2018)	6.5	3.5 to 9.6	-2.6	-13.7 to 8.5
GPS × Year (2018)			2.6	-0.4 to 5.7

Overall, we detected no effect of the GPS's relative mass on either birds' maximum range or their relative body mass change during their tracking periods (*i.e.*, 95% confidence intervals of relevant estimates overlap zero).

Supplementary information S17

Interannual variation in individual body condition

We used a mixed modelling approach to investigate whether individual body conditions were consistent over years (see Methods for details on how body conditions were calculated). In addition to year, the colony was also added as a predictor. We fitted individual identity as a random intercept to account for the non-independence of repeated individual measurements. Again, modelling was performed under the Bayesian framework using the RSTANARM package (Goodrich et al. 2020). Please refer to the Methods section of the manuscript for all details about the parameterization.

In 2017, body condition of individuals breeding in Kongsfjorden was higher than in both 2016 (mean = 31.2, 95%PI = 15.5 to 47.0) and 2018 (mean = 35.9, 95%PI = 18.7 to 53.5), while the body conditions observed in 2016 and 2018 were not significantly different (mean = 4.7, 95%PI = -11.1 to 20.5) (Figure S17.1).

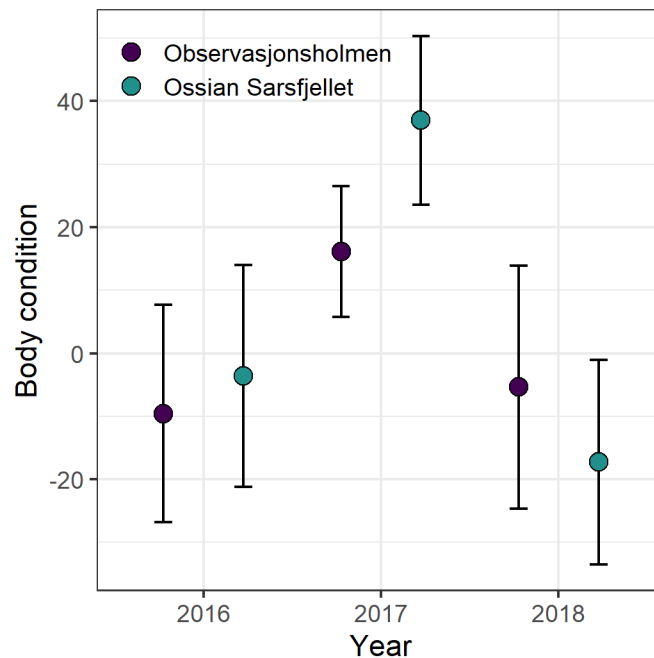


Figure S17.1. Interannual variation in individual body condition for each colony (Observasjonsholmen: purple, Ossian Sarsfjellet: green) between 2016 and 2018.

Supplementary information S18

Temporal distribution of birds foraging trips

We used a generalized linear mixed model with binomial distribution to test whether the time (*i.e.*, hour; distribution shown in Figure S18.1.) of departure to foraging trip affected the probability of using extra-fjord foraging areas. Foraging areas were here coded as binary, where 0 was assigned to trips where birds remained inside fjord boundaries to forage and 1 to trips where birds flew out of the fjord. We added year and colony as predictors, and the individual identity was fitted as a random intercept.

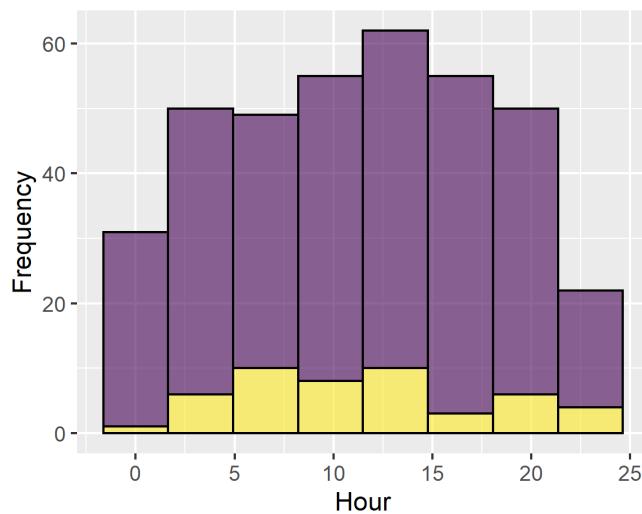


Figure S18.1. Frequencies of time of day (hour) when kittiwakes left the colony to forage (purple = intra-fjord; yellow = extra-fjord foraging trips).

Table S18.1. Binomial generalized mixed model testing the effect of the time (hour) of departure to foraging trip on the probability of performing extra-fjord foraging trips. The colony (using 2016 as reference level) and the year were also included as fixed effects and the individual ID as random effect. Model estimates (log-odds) and associated 95% confidence intervals are indicated.

Model	Log-Odds	Conf. Int (95%)
Hour	0.01	-0.04 to 0.07
Colony	0.74	-0.02 to 1.56
Year 2017	-1.34	-2.65 to -0.26
Year 2018	1.40	0.62 to 2.29

Time (hour) of departure to foraging trip did not modulate the probability of using extra-fjord foraging patches in kittiwakes breeding in Kongsfjorden (*i.e.*, 95% confidence interval of the predictor estimate overlapped zero; Table S18.1.). This suggests that prey availability was not differing in time between patches inside and outside the fjord.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Ainley DG, Ford RG, Brown ED, Suryan RM, Irons DB (2003) Prey resources, competition, and geographic structure of Kittiwake colonies in Prince William Sound. *Ecology* 84:709–723.
- Ainley DG, Ribic CA, Ballard G, Heath S, Gaffney I, Karl BJ, Barton KJ, Wilson PR, Webb S (2004) Geographic structure of Adélie penguin populations: Overlap in colony-specific foraging areas. *Ecol Monogr* 74:159–178.
- AMAP (2019) AMAP Climate Change Update 2019: An Update to Key Findings of Snow, Water, Ice and Permafrost in the Arctic (SWIPA) 2017. Oslo, Norway.
- AMAP (2017) Snow, Water, Ice and Permafrost in the Arctic (SWIPA) 2017. Oslo, Norway.
- Ameijeiras-Alonso J, Crujeiras RM, Rodríguez-Casal A (2021) Multimode: An r package for mode assessment. *J Stat Softw* 97:1–32.
- Anderson MJ (2006) Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. *Biometrics* 62:245–253.
- Anderson MJ, Walsh DCI (2013) PERMANOVA, ANOSIM, and the Mantel test in the face of heterogeneous dispersions: What null hypothesis are you testing? *Ecol Monogr* 83:557–574.
- De Andrés E, Slater DA, Straneo F, Otero J, Das S, Navarro F (2020) Surface emergence of glacial plumes determined by fjord stratification. *Cryosph* 14:1951–1969.
- Anker-Nilssen T, Barrett R, Christensen-Dalsgaard S, Dehnhard N, Descamps S, Systad GH, Moe B, Reiertsen TK, Bustnes JO, Erikstad K-E, Follestad A, Hanssen SA, Langset M, Lorentsen S-H, Lorentzen E, Strøm H (2020) Key-site monitoring in Norway 2018, including Svalbard and Jan Mayen.
- Arimitsu ML, Piatt JF, Madison EN, Conaway JS, Hillgruber N (2012) Oceanographic gradients and seabird prey community dynamics in glacial fjords. *Fish Oceanogr* 21:148–169.
- Arimitsu ML, Piatt JF, Mueter F (2016) Influence of glacier runoff on ecosystem structure in Gulf of Alaska fjords. *Mar Ecol Prog Ser* 560:19–40.
- Ashmole NP (1963) The regulation of numbers of tropical oceanic birds. *Ibis (Lond 1859)* 103b:458–473.

- Aubry LM, Koons DN, Monnat And JY, Emmanuelle C (2009) Consequences of recruitment decisions and heterogeneity on age-specific breeding success in a long-lived seabird. *Ecology* 90:2491–2502.
- Baduini CL, Hyrenbach KD (2003) Biogeography of procellariiform foraging strategies: Does ocean productivity influence provisioning? *Mar Ornithol* 31:101–112.
- Ballard G, Dugger KM, Nur N, Ainley DG (2010) Foraging strategies of Adélie penguins: Adjusting body condition to cope with environmental variability. *Mar Ecol Prog Ser* 405:287–302.
- Barton K (2019) MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.43.15. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>.
- Basedow SL, Eiane K, Tverberg V, Spindler M (2004) Advection of zooplankton in an Arctic fjord (Kongsfjorden, Svalbard). *Estuar Coast Shelf Sci* 60:113–124.
- Beal M, Oppel S, Handley J, Pearmain L, Morera-Pujol V, Miller M, Taylor P, Lascelles B, Dias M (2020) BirdLifeInternational/track2kba: First Release (Version 0.5.0). Zenodo. <http://doi.org/10.5281/zenodo.3823902>.
- Benjamini Y, Hochberg Y (1995) Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *J R Stat Soc Ser B* 57:289–300.
- Benoit-Bird KJ, Battaile BC, Heppell SA, Hoover B, Irons D, Jones N, Kuletz KJ, Nordstrom CA, Paredes R, Suryan RM, Waluk CM, Trites AW (2013) Prey patch patterns predict habitat use by top marine predators with diverse foraging strategies. *PLoS One* 8:e53348.
- Bernstein RA, Gobbel M (1979) Partitioning of space in communities of ants. *J Anim Ecol* 48:931–942.
- Bertrand A, Grados D, Colas F, Bertrand S, Capet X, Chaigneau A, Vargas G, Mousseigne A, Fablet R (2014) Broad impacts of fine-scale dynamics on seascape structure from zooplankton to seabirds. *Nat Commun* 5:5239.
- Bertrand P, Bêty J, Yoccoz NG, Fortin M-J, Strøm H, Steen H, Kohler J, Harris SM, Patrick SC, Chastel O, Blévin P, Hop H, Moholdt G, Maton J, Descamps S (2021a) Fine-scale spatial segregation in a pelagic seabird driven by differential use of tidewater glacier fronts. *Sci Rep* 11:22109.
- Bertrand P, Strøm H, Bêty J, Steen H, Kohler J, Vihtakari M, Van Pelt W, Yoccoz NG, Hop H, Harris SM, Patrick SC, Assmy P, Wold A, Duarte P, Moholdt G, Descamps S (2021b) Feeding at the front line: Interannual variation in the use of glacier fronts by foraging black-legged kittiwakes. *Mar Ecol Prog Ser* 677:197–208.
- Beszczynska-Möller A, Fahrbach E, Schauer U, Hansen E (2012) Variability in Atlantic

- water temperature and transport at the entrance to the Arctic Ocean, 1997–2010. *ICES J Mar Sci* 69:852–863.
- Bhatt US, Walker DA, Walsh JE, Carmack EC, Frey KE, Meier WN, Moore SE, Parmentier FJW, Post E, Romanovsky VE, Simpson WR (2014) Implications of arctic sea ice decline for the earth system. *Annu Rev Environ Resour* 39:57–89.
- Bhattacharyya A (1946) On a measure of divergence between two multinomial populations. *Indian J Stat* 7:401–406.
- Bhattacharyya A (1943) On a measure of divergence between two statistical populations defined by their probability distribution. *Bull Calcutta Math Soc* 35:99–109.
- Bivand RS, Pebesma E, Gomez-Rubio V (2013) *Applied spatial data analysis with R*, Second edition. Springer, NY.
- Bolnick DI, Yang LH, Fordyce JA, Davis JM, Svanbäck R (2002) Measuring individual-level resource specialization. *Ecology* 83:2936–2941.
- Bolton M, Conolly G, Carroll M, Wakefield ED, Caldow R (2019) A review of the occurrence of inter-colony segregation of seabird foraging areas and the implications for marine environmental impact assessment. *Ibis (Lond 1859)* 161:241–259.
- Bost CA, Cotté C, Bailleul F, Chérel Y, Charrassin JB, Guinet C, Ainley DG, Weimerskirch H (2009) The importance of oceanographic fronts to marine birds and mammals of the southern oceans. *J Mar Syst* 78:363–376.
- Brown MJF, Gordon DM (2000) How resources and encounters affect the distribution of foraging activity in a seed-harvesting ant. *Behav Ecol Sociobiol* 47:195–203.
- Burnham KP, Anderson DR (2002) *Model selection and multimodel inference*. Springer, New York.
- Burr ZM, Varpe Ø, Anker-Nilssen T, Erikstad KE, Descamps S, Barrett RT, Bech C, Christensen-Dalsgaard S, Lorentsen SH, Moe B, Reiertsen TK, Strøm H (2016) Later at higher latitudes: Large-scale variability in seabird breeding timing and synchronicity. *Ecosphere* 7:e01283.
- Cairns DK (1989) The regulation of seabird colony size: a hinterland model. *Am Nat* 134:141–146.
- Calabrese JM, Fleming CH, Gurarie E (2016) Ctm: an R package for analyzing animal relocation data as a continuous-time stochastic process. *Methods Ecol Evol* 7:1124–1132.
- Canty A, Ripley B (2020) *Boot: Bootstrap R (S-Plus) Functions*. R package version 1.3-25.

- Carneiro APB, Manica A, Clay TA, Silk JRD, King M, Phillips RA (2016) Consistency in migration strategies and habitat preferences of brown skuas over two winters, a decade apart. *Mar Ecol Prog Ser* 553:267–281.
- Carroll D, Sutherland DA, Hudson B, Moon T, Catania GA, Shroyer EL, Nash JD, Bartholomaeus TC, Felikson D, Stearns LA, Noel BPY, van den Broeke MR (2016) The impact of glacier geometry on meltwater plume structure and submarine melt in Greenland fjords. *Geophys Res Lett* 43:9739–9748.
- Carroll D, Sutherland DA, Shroyer EL, Nash JD, Catania GA, Stearns LA (2015) Modeling turbulent subglacial meltwater plumes: Implications for fjord-scale buoyancy-driven circulation. *J Phys Oceanogr* 45:2169–2185.
- Cauvy-Fraunié S, Dangles O (2019) A global synthesis of biodiversity responses to glacier retreat. *Nat Ecol Evol* 3:1675–1685.
- Cecere JG, Bondi S, Podofilini S, Imperio S, Griggio M, Fulco E, Curcio A, Ménard D, Mellone U, Saino N, Serra L, Sarà M, Rubolini D (2018) Spatial segregation of home ranges between neighbouring colonies in a diurnal raptor. *Sci Rep* 8:11762.
- Charnov EL (1976) Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theor Popul Biol* 9:129–136.
- Chaurand T, Weimerskirch H (1994) The Regular Alternation of Short and Long Foraging Trips in the Blue Petrel *Halobaena caerulea*: A Previously Undescribed Strategy of Food Provisioning in a Pelagic Seabird. *J Anim Ecol* 63:275.
- Christensen-Dalsgaard S, May R, Lorentsen SH (2018) Taking a trip to the shelf: Behavioral decisions are mediated by the proximity to foraging habitats in the black-legged kittiwake. *Ecol Evol* 8:866–878.
- Clutton-Brock TH (1988) *Reproductive Success: Studies of Individual Variation in Contrasting Breeding Systems*. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Cottier F, Tverberg V, Inall M, Svendsen H, Nilsen F, Griffiths C (2005) Water mass modification in an Arctic fjord through cross-shelf exchange: The seasonal hydrography of Kongsfjorden, Svalbard. *J Geophys Res Ocean* 110:C12005.
- Cottier FR, Nilsen F, Enall ME, Gerland S, Tverberg V, Svendsen H (2007) Wintertime warming of an Arctic shelf in response to large-scale atmospheric circulation. *Geophys Res Lett* 34:L10607.
- Coulson JC (2009) Sexing black-legged kittiwakes by measurement. *Ringing Migr* 24:233–239.
- Coulson JC (2011) *The kittiwake*. T. & A.D Poyser, London.

- Coulson JC, Macdonald A (1962) Recent changes in the habits of the Kittiwake. *Br Birds* 55:171–177.
- Coulson JC, White E (1958) Observations on the breeding kittiwake. *Bird Study* 5:74–83.
- Cowton T, Slater D, Sole A, Goldberg D, Nienow P (2015) Modeling the impact of glacial runoff on fjord circulation and submarine melt rate using a new subgrid-scale parameterization for glacial plumes. *J Geophys Res Ocean* 120:796–812.
- Cox SL, Miller PI, Embling CB, Scales KL, Bicknell AWJ, Hosegood PJ, Morgan G, Ingram SN, Votier SC (2016) Seabird diving behaviour reveals the functional significance of shelf-sea fronts as foraging hotspots. *R Soc Open Sci* 3:160317.
- Csapó HK, Grabowski M, Węśławski JM (2021) Coming home - Boreal ecosystem claims Atlantic sector of the Arctic. *Sci Total Environ* 771:144817.
- Dalpadado P, Hop H, Rønning J, Pavlov V, Sperfeld E, Buchholz F, Rey A, Wold A (2016) Distribution and abundance of euphausiids and pelagic amphipods in Kongsfjorden, Isfjorden and Rijpfjorden (Svalbard) and changes in their relative importance as key prey in a warming marine ecosystem. *Polar Biol* 39:1765–1784.
- Dalpadado P, Ingvaldsen RB, Stige LC, Bogstad B, Knutsen T, Ottersen G, Ellertsen B (2012) Climate effects on Barents Sea ecosystem dynamics. *ICES J Mar Sci* 69:1303–1316.
- Danchin É, Giraldeau L-A, Cézilly F (2005) *Écologie comportementale*. Dunod (ed) Paris.
- Daunt F, Benvenuti S, Harris MP, Antonia LD, Elston DA, Wanless S (2002) Foraging strategies of the black-legged kittiwake *Rissa tridactyla* at a North Sea colony: Evidence for a maximum foraging range. *Mar Ecol Prog Ser* 245:239–247.
- Dawo B, Kalko EKV, Dietz M (2013) Spatial organization reflects the social organization in Bechstein's bats. *Ann Zool Fennici* 50:356–370.
- Dean B, Kirk H, Fayet A, Shoji A, Freeman R, Leonard K, Perrins CM, Guilford T (2015) Simultaneous multi-colony tracking of a pelagic seabird reveals cross-colony utilization of a shared foraging area. *Mar Ecol Prog Ser* 538:239–248.
- Dehnhard N, Achurch H, Clarke J, Michel LN, Southwell C, Sumner MD, Eens M, Emmerson L (2020) High inter-and intraspecific niche overlap among three sympatrically breeding, closely related seabird species: Generalist foraging as an adaptation to a highly variable environment? *J Anim Ecol* 89:104–119.
- Descamps S, Aars J, Fuglei E, Kovacs KM, Lydersen C, Pavlova O, Pedersen Å, Ravolainen V, Strøm H (2017) Climate change impacts on wildlife in a High Arctic archipelago – Svalbard, Norway. *Glob Chang Biol* 23:490–502.

- Descamps S, Ramírez F (2021) Species and spatial variation in the effects of sea ice on Arctic seabird populations. *Divers Distrib* 27:2204–2217.
- Descamps S, Strøm H (2021) As the Arctic becomes boreal: ongoing shifts in a high-Arctic seabird community. *Ecology* 102:e03485.
- Dragańska-Deja K, Błaszczuk M, Deja K, Wesławski JM, Rodak J (2020) Tidewater glaciers as feeding spots for the Black-legged kittiwake (*Rissa tridactyla*): A citizen science approach. *Polish Polar Res* 41:69–93.
- Du X, Peterson W, Higgins LO (2015) Interannual variations in phytoplankton community structure in the northern California Current during the upwelling seasons of 2001 – 2010. *Mar Ecol Prog Ser* 519:75–87.
- Durazo R, Harrison NM, Hill AE (1998) Seabird observations at a tidal mixing front in the Irish Sea. *Estuar Coast Shelf Sci* 47:153–164.
- Elliott KH, Gaston AJ (2015) Diel vertical migration of prey and light availability constrain foraging in an Arctic seabird. *Mar Biol* 162:1739–1748.
- Elliott KH, O'Reilly KM, Hatch SA, Gaston AJ, Hare JF, Anderson WG (2014) The prudent parent meets old age: A high stress response in very old seabirds supports the terminal restraint hypothesis. *Horm Behav* 66:828–837.
- Elliott KH, Woo KJ, Gaston AJ, Benvenuti S, Dall'Antonia L, Davoren GK (2009) Central-place foraging in an arctic seabird provides evidence for storer-ashmole's halo. *Auk* 126:613–625.
- 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* 79:1781–1788.
- Evanno G, Regnaut S, Goudet J (2005) Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Mol Ecol* 14:2611–2620.
- Everett A, Kohler J, Sundfjord A, Kovacs KM, Torsvik T, Pramanik A, Boehme L, Lydersen C (2018) Subglacial discharge plume behaviour revealed by CTD-instrumented ringed seals. *Sci Rep* 8:13467.
- Fauchald P (2009) Spatial interaction between seabirds and prey: Review and synthesis. *Mar Ecol Prog Ser* 391:139–151.
- Fauchald P, Erikstad KE, Skarsfjord H (2000) Scale-Dependent Predator-Prey Interactions: The Hierarchical Spatial Distribution of Seabirds and Prey. *Ecology* 81:773.
- Fayet AL, Clucas G V., Anker-Nilssen T, Syposz M, Hansen ES (2021) Local prey shortages drive foraging costs and breeding success in a declining seabird, the Atlantic puffin. *J Anim Ecol* 90:1152–1164.

- Fieberg J, Kochanny CO (2005) Quantifying home-range overlap: The importance of the utilization distribution. *J Wildl Manage* 69:1346–1359.
- Fleming CH, Calabrese JM (2017) A new kernel density estimator for accurate home-range and species-range area estimation. *Methods Ecol Evol* 8:571–579.
- Fleming CH, Calabrese JM (2020) Ctm: Continuous-time movement modeling. R package version 0.5.10. <https://cran.r-project.org/package=ctmm>.
- Fleming CH, Calabrese JM, Mueller T, Olson KA, Leimgruber P, Fagan WF (2014) From fine-scale foraging to home ranges: A semivariance approach to identifying movement modes across spatiotemporal scales. *Am Nat* 183:E154–67.
- Fleming CH, Fagan WF, Mueller T, Olson KA, Leimgruber P, Calabrese JM (2015) Rigorous home range estimation with movement data: a new autocorrelated kernel density estimator. *Ecology* 96:1182–1188.
- Fleming CH, Noonan MJ, Medici EP, Calabrese JM (2019) Overcoming the challenge of small effective sample sizes in home-range estimation. *Methods Ecol Evol* 10:1679–1689.
- Fossheim M, Primicerio R, Johannesen E, Ingvaldsen RB, Aschan MM, Dolgov A V. (2015) Recent warming leads to a rapid borealization of fish communities in the Arctic. *Nat Clim Chang* 5:673–677.
- Frederiksen M, Harris MP, Wanless S (2005) Inter-population variation in demographic parameters: A neglected subject? *Oikos* 111:209–214.
- Fretwell SD, Lucas HLJ (1969) On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical development. *Acta Biotheor* 19:16–36.
- Fryxell JM, Doucet CM (1991) Provisioning time and central-place foraging in beavers. *Can J Zool* 69:1308–1313.
- Furness RW, Tasker ML (2000) Seabird-fishery interactions: Quantifying the sensitivity of seabirds to reductions in sandeel abundance, and identification of key areas for sensitive seabirds in the North Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 202:253–264.
- Geoffroy M, Berge J, Majaneva S, Johnsen G, Langbehn TJ, Cottier F, Mogstad AA, Zolich A, Last K (2018) Increased occurrence of the jellyfish *Periphylla periphylla* in the European high Arctic. *Polar Biol* 41:2615–2619.
- Geyman EC, J. J. van Pelt W, Maloof AC, Aas HF, Kohler J (2022) Historical glacier change on Svalbard predicts doubling of mass loss by 2100. *Nature* 601:374–379.
- Golet GH, Irons DB, Costa DP (2000) Energy costs of chick rearing in Black-legged Kittiwakes (*Rissa tridactyla*). *Can J Zool* 78:982–991.

- Goodrich B, Gabry J, Ali I, Brilleman S (2020) Rstanarm: Bayesian applied regression modeling via Stan. R package version 2.21.1 <https://mc-stan.org/rstanarm>.
- Goslee SC, Urban DL (2007) The ecodist package for dissimilarity-based analysis of ecological data. *J Stat Softw* 22:1–19.
- Goutte A, Angelier F, Bech C, Clément-chastel C, Omo GD, Gabrielsen GW, Lendvai ÁZ, Moe B, Noreen E, Pinaud D, Tartu S, Chastel O (2014) Annual variation in the timing of breeding , pre-breeding foraging areas and corticosterone levels in an Arctic population of black-legged kittiwakes. *Mar Ecol Prog Ser* 496:233–247.
- Granadeiro JP, Nunes M, Silva MC, Furness RW (1998) Flexible foraging strategy of Cory's shearwater, *Calonectris diomedea*, during the chick-rearing period. *Anim Behav* 56:1169–1176.
- Grémillet D, Dell'Omo G, Ryan PG, Peters G, Ropert-Coudert Y, Weeks SJ (2004) Offshore diplomacy, or how seabirds mitigate intra-specific competition: A case study based on GPS tracking of Cape gannets from neighbouring colonies. *Mar Ecol Prog Ser* 268:265–279.
- Grémillet D, Fort J, Amélineau F, Zakharova E, Le Bot T, Sala E, Gavrilov M (2015) Arctic warming: Nonlinear impacts of sea-ice and glacier melt on seabird foraging. *Glob Chang Biol* 21:1116–1123.
- Griffin AS, West SA (2003) Kin discrimination and the benefit of helping in cooperatively breeding vertebrates. *Science* 302:1089402.
- Halbach L, Vihtakari M, Duarte P, Everett A, Granskog MA, Hop H, Kauko HM, Kristiansen S, Myhre PI, Pavlov AK, Pramanik A, Tatarek A, Torsvik T, Wiktor JM, Wold A, Wulff A, Steen H, Assmy P (2019) Tidewater glaciers and bedrock characteristics control the phytoplankton growth environment in a fjord in the Arctic. *Front Mar Sci* 6:254.
- Hall P, York M (2001) On the calibration of silverman's test for multimodality. *Stat Sin* 11:515–536.
- Hamilton CD, Kovacs KM, Ims RA, Aars J, Lydersen C (2017) An Arctic predator–prey system in flux: climate change impacts on coastal space use by polar bears and ringed seals. *J Anim Ecol* 86:1054–1064.
- Hamilton CD, Lydersen C, Ims RA, Kovacs KM (2016) Coastal habitat use by ringed seals *Pusa hispida* following a regional sea-ice collapse: Importance of glacial refugia in a changing Arctic. *Mar Ecol Prog Ser* 545:261–277.
- Hamilton CD, Lydersen C, Ims RA, Kovacs KM (2015) Predictions replaced by facts: A keystone species' behavioural responses to declining arctic sea-ice. *Biol Lett* 11:20150803.

- Hamilton CD, Vacqu -Garcia J, Kovacs KM, Ims RA, Kohler J, Lydersen C (2019) Contrasting changes in space use induced by climate change in two Arctic marine mammal species. *Biol Lett* 15:20180834.
- Haney J (1986) Seabird segregation at Gulf Stream frontal eddies. *Mar Ecol Prog Ser* 28:279–285.
- Harrell FEJ, Dupont C, Others (2020) Hmisc: Harrell Miscellaneous. R package version 4.4-1. <https://CRAN.R-project.org/package=Hmisc>.
- Harris SM, Descamps S, Sneddon LU, Bertrand P, Chastel O, Patrick SC (2020a) Personality predicts foraging site fidelity and trip repeatability in a marine predator. *J Anim Ecol* 89:68–79.
- Harris SM, Descamps S, Sneddon LU, Cairo M, Bertrand P, Patrick SC (2020b) Personality-specific carry-over effects on breeding. *Proc R Soc B Biol Sci* 287:20202381.
- Hartig F (2020) Residual diagnostics for hierarchical (multi-level/mixed) regression models. R package version 0.3.3.0. <https://CRAN.R-project.org/package=DHARMA>.
- Hartley CH, Fisher J (1936) The Marine Foods of Birds in an Inland Fjord Region in West Spitsbergen : Part 2. Birds. *J Anim Ecol* 5:370–389.
- Hatch SA, Roberts BD, Fadely BS (1993) Adult survival of Black-legged Kittiwakes *Rissa tridactyla* in a Pacific colony. *Ibis (Lond 1859)* 135:247–254.
- Hatch SA, Robertson GJ, Baird PH (2020) Black-legged Kittiwake (*Rissa tridactyla*), version 1.0. In *Birds of the World* (S. M. Billerman, Editor). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA.
- Hazen EL, Suryan RM, Santora JA, Bograd SJ, Watanuki Y, Wilson RP (2013) Scales and mechanisms of marine hotspot formation. *Mar Ecol Prog Ser* 487:177–183.
- Hegseth EN, Assmy P, Wiktor JJ, Kristiansen S, Leu E, Tverberg V, Gabrielsen TM, Skogseth R, Cottier F (2019) Phytoplankton seasonal dynamics in Kongsfjorden, Svalbard and the adjacent shelf. In: *The ecosystem of Kongsfjorden, Svalbard. Advances in polar ecology* 2. Hop H, Wiencke C (eds) Springer, Cham, p 173–227
- Helfenstein F, Tirard C, Danchin E, Wagner RH (2004) Low frequency of extra-pair paternity and high frequency of adoption in black-legged kittiwakes. *Condor* 106:149–155.
- Hop H, Gjos ter H (2013) Polar cod (*Boreogadus saida*) and capelin (*Mallotus villosus*) as key species in marine food webs of the Arctic and the Barents Sea. *Mar Biol Res* 9:878–894.
- Hop H, Pearson T, Hegseth EN, Kovacs KM, Wiencke C, Kwasniewski S, Eiane K, Mehlum

- F, Gulliksen B, Wlodarska-Kowalczyk M, Lydersen C, Weslawski JM, Cochrane S, Gabrielsen GW, Leakey RJG, Lønne OJ, Zajaczkowski M, Falk-Petersen S, Kendall M, Wängberg SÅ, Bischof K, Voronkov AY, Kovaltchouk NA, Wiktor J, Poltermann M, Di Prisco G, Papucci C, Gerland S (2002) The marine ecosystem of Kongsfjorden, Svalbard. *Polar Res* 21:167–208.
- Hop H, Wold A, Vihtakari M, Daase M, Kwasniewski S, Gluchowska M, Lischka S, Buchholz F, Falk-Petersen S (2019) Zooplankton in Kongsfjorden (1996–2016) in relation to climate change. In: *The ecosystem of Kongsfjorden, Svalbard. Advances in polar ecology 2*. Hop H, Wiencke C (eds) Springer, Cham, p 229–300
- Hopwood MJ, Carroll D, Browning TJ, Meire L, Mortensen J, Krisch S, Achterberg EP (2018) Non-linear response of summertime marine productivity to increased meltwater discharge around Greenland. *Nat Commun* 9:3256.
- Hopwood MJ, Carroll D, Dunse T, Hodson A, Holding JM, Iriarte JL, Ribeiro S, Achterberg EP, Cantoni C, Carlson DF, Chierici M, Clarke JS, Cozzi S, Fransson A, Juul-Pedersen T, Winding MS, Meire L (2020) Review Article: How does glacier discharge affect marine biogeochemistry and primary production in the Arctic? *Cryosph Discuss* 14:1347–1383.
- How P, Benn DI, Hulton NRJ, Hubbard B, Luckman A, Sevestre H, Pelt WJJV, Lindbäck K, Kohler J, Boot W (2017) Rapidly changing subglacial hydrological pathways at a tidewater glacier revealed through simultaneous observations of water pressure, supraglacial lakes, meltwater plumes and surface velocities. *Cryosphere* 11:2691–2710.
- Humphreys EM, Wanless S, Bryant DM (2006) Stage-dependent foraging in breeding black-legged kittiwakes *Rissa tridactyla*: Distinguishing behavioural responses to intrinsic and extrinsic factors. *J Avian Biol* 37:436–446.
- Hunt GL, Mehlum F, Russell RW, Irons D, Decker MB, Becker PH (1999) Physical processes, prey abundance, and the foraging ecology of seabirds. In: *Adams, N.J. & Slotow, R.H. (eds) Proc. 22 Int. Ornithol. Congr., Durban. BirdLife South Africa, Johannesburg, p 2040-2056*. p 2040–2056
- Hunt GL, Schneider DC (1987) Scale-dependent processes in the physical and biological environment of marine birds. In: *Seabirds: feeding ecology and role in marine ecosystems*. p 7–41
- Hutchings JA (2021) A primer of life histories: ecology, evolution, and application. Oxford University Press.
- Hyrenbach KD, Veit RR, Weimerskirch H, Hunt Jr. GL (2006) Seabird associations with mesoscale eddies: The subtropical Indian Ocean. *Mar Ecol Prog Ser* 324:271–279.
- IPCC (2014) Climate Change 2014: Synthesis Report. Geneva, Switzerland.

- Irons DB (1998) Foraging area fidelity of individual seabirds in relation to tidal cycles and flock feeding. *Ecology* 79:647–655.
- Jacobs SR, Elliott K, Guigueno MF, Gaston AJ, Redman P, Speakman JR, Weber JM (2012) Determining seabird body condition using nonlethal measures. *Physiol Biochem Zool* 85:85–95.
- Jakobsson M, Mayer L, Coakley B, Dowdeswell JA, Forbes S, Fridman B, Hodnesdal H, Noormets R, Pedersen R, Rebesco M, Schenke HW, Zarayskaya Y, Accettella D, Armstrong A, Anderson RM, Bienhoff P, Camerlenghi A, Church I, Edwards M, Gardner J V., Hall JK, Hell B, Hestvik O, Kristoffersen Y, Marcussen C, Mohammad R, Mosher D, Nghiem S V., Pedrosa MT, Travaglini PG, Weatherall P (2012) The International Bathymetric Chart of the Arctic Ocean (IBCAO) Version 3.0. *Geophys Res Lett* 39:L12609.
- Jakubas D, Wojczulanis-Jakubas K, Iliszko LM, Kidawa D, Boehnke R, Błachowiak-Samołyk K, Stempniewicz L (2020) Flexibility of little auks foraging in various oceanographic features in a changing Arctic. *Sci Rep* 10:8283.
- Jenkins SH (2018) A size-distance relation in food selection by beavers. *Ecology* 61:740–746.
- Jodice PGR, Roby DD, Suryan RM, Irons DB, Kaufman AM, Turco KR, Visser GH (2003) Variation in energy expenditure among black-legged kittiwakes: Effects of activity-specific metabolic rates and activity budgets. *Physiol Biochem Zool* 76:375–388.
- Jodice PGR, Roby DD, Suryan RM, Irons DB, Turco KR, Brown ED, Thedinga JF, Visser GH (2006) Increased energy expenditure by a seabird in response to higher food abundance. *Mar Ecol Prog Ser* 306:283–293.
- Jurasinski G, Koebisch F, Guenther A, Beetz S (2014) Flux: Flux rate calculation from dynamic closed chamber measurements. R package version 0.3-0. <https://CRAN.R-project.org/package=flux>.
- Kacelnik A (1984) Central Place Foraging in Starlings (*Sturnus vulgaris*). I. Patch Residence Time. *J Anim Ecol* 53:283–299.
- Kacelnik A, Houston AI, Schmid-Hempel P (1986) Central-place foraging in honey bees: the effect of travel time and nectar flow on crop filling. *Behav Ecol Sociobiol* 19:19–24.
- Knutsen T, Wiebe PH, Gjøsæter H, Ingvaldsen RB, Lien G (2017) High Latitude Epipelagic and Mesopelagic Scattering Layers—A Reference for Future Arctic Ecosystem Change. *Front Mar Sci* 4:00334.
- Kohler J, James TD, Murray T, Nuth C, Brandt O, Barrand NE, Aas HF, Luckman A (2007) Acceleration in thinning rate on western Svalbard glaciers. *Geophys Res Lett* 34:L18502.

- König M, Nuth C, Kohler J, Moholdt G, Pettersson R (2013) A digital glacier database for Svalbard. In: *Global Land Ice Measurements from Space: satellite multispectral imaging of glaciers*. Berlin
- Kortsch S, Primicerio R, Fossheim M, Dolgov A V, Aschan M, Kortsch S (2015) Climate change alters the structure of arctic marine food webs due to poleward shifts of boreal generalists. *Proc R Soc B* 282:20151546.
- Kotzerka J, Garthe S, Hatch SA (2010) GPS tracking devices reveal foraging strategies of Black-legged Kittiwakes. *J Ornithol* 151:459–467.
- Kovacs KM, Lydersen C, Overland JE, Moore SE (2011) Impacts of changing sea-ice conditions on Arctic marine mammals. *Mar Biodivers* 41:181–194.
- Laidre KL, Moon T, Hauser DDW, McGovern R, Heide-Jørgensen MP, Dietz R, Hudson B (2016) Use of glacial fronts by narwhals (*Monodon monoceros*) in West Greenland. *Biol Lett* 12:20160457.
- Laidre KL, Stern H, Kovacs KM, Lowry L, Moore SE, Regehr E V., Ferguson SH, Wiig Ø, Boveng P, Angliss RP, Born EW, Litovka D, Quakenbush L, Lydersen C, Vongraven D, Ugarte F (2015) Arctic marine mammal population status, sea ice habitat loss, and conservation recommendations for the 21st century. *Conserv Biol* 29:724–737.
- Lascelles BG, Taylor PR, Miller MGR, Dias MP, Opper S, Torres L, Hedd A, Le Corre M, Phillips RA, Shaffer SA, Weimerskirch H, Small C (2016) Applying global criteria to tracking data to define important areas for marine conservation. *Divers Distrib* 22:422–431.
- LeBlanc M, Geoffroy M, Bouchard C, Gauthier S, Majewski A, Reist JD, Fortier L (2020) Pelagic production and the recruitment of juvenile polar cod *Boreogadus saida* in Canadian Arctic seas. *Polar Biol* 43:1043–1054.
- Legendre P, Lapointe F-J, Casgrain P (1994) Modeling brain evolution from behavior: A permutational regression approach. *Evolution (N Y)* 48:1487–1499.
- Leu E, Søreide JE, Hessen DO, Falk-Petersen S, Berge J (2011) Consequences of changing sea-ice cover for primary and secondary producers in the European Arctic shelf seas: Timing, quantity, and quality. *Prog Oceanogr* 90:18–32.
- Levin SA (1992) The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73:1943–1967.
- Lewis KM, Van Dijken GL, Arrigo KR (2020) Changes in phytoplankton concentration now drive increased Arctic Ocean primary production. *Science (80-)* 369:198–202.
- Lewis S, Sherratt TN, Hamer KC, Wanless S (2001) Evidence of intra-specific competition for food in a pelagic seabird. *Nature* 412:816–819.

- Li H, Reynolds JF (1995) On Definition and Quantification of Heterogeneity. *Oikos* 73:280.
- Lindbäck K, Kohler J, Pettersson R, Nuth C, Langley K, Messerli A, Vallot D, Matsuoka K, Brandt O (2018) Subglacial topography, ice thickness, and bathymetry of Kongsfjorden, northwestern Svalbard. *Earth Syst Sci Data* 10:1769–1781.
- Lydersen C, Assmy P, Falk-Petersen S, Kohler J, Kovacs KM, Reigstad M, Steen H, Strøm H, Sundfjord A, Varpe Ø, Walczowski W, Weslawski JM, Zajaczkowski M (2014) The importance of tidewater glaciers for marine mammals and seabirds in Svalbard, Norway. *J Mar Syst* 129:452–471.
- MacArthur RH, Pianka ER (1966) On optimal use of a patchy environment. *Am Nat* 100:603–609.
- Markman S, Pinshow B, Wright J, Kotler BP (2004) Food patch use by parent birds: To gather food for themselves or for their chicks? *J Anim Ecol* 73:747–755.
- Masello JF, Mundry R, Poisbleau M, Demongin L, Voigt CC, Wikelski M, Quillfeldt P (2010) Diving seabirds share foraging space and time within and among species. *Ecosphere* 1:1–28.
- Matthews JNS, Altman DG, Campbell MJ, Royston P (1990) Analysis of serial measurements in medical research. *Br Med J* 300:230–235.
- Mazerolle MJ (2020) AICcmodavg: Model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c). R package version 2.3-1. URL: <https://cran.r-project.org/package=AICcmodavg>.
- McLaren PL, Renaud WE (1982) Seabird concentrations in late summer along the coasts of Devon and Ellesmere Islands, N.W.T. *Arctic* 35:112–117.
- Mehlum F, Gabrielsen GW (1993) The diet of High-Arctic seabirds in coastal and ice-covered , pelagic areas near the Svalbard archipelago. *Polar Res* 12:1–20.
- Meire L, Mortensen J, Meire P, Juul-Pedersen T, Sejr MK, Rysgaard S, Nygaard R, Huybrechts P, Meysman FJR (2017) Marine-terminating glaciers sustain high productivity in Greenland fjords. *Glob Chang Biol* 23:5344–5357.
- Moe B, Langseth I, Fyhn M, Gabrielsen GW, Bech C (2002) Changes in body condition in breeding kittiwakes *Rissa tridactyla*. *J Avian Biol* 33:225–234.
- Mortensen J, Bendtsen J, Motyka RJ, Lennert K, Truffer M, Fahnestock M, Rysgaard S (2013) On the seasonal freshwater stratification in the proximity of fast-flowing tidewater outlet glaciers in a sub-Arctic sill fjord. *J Geophys Res Ocean* 118:1382–1395.
- Morton B, Sir Geoffrey Taylor F, Turner J (1956) Turbulent gravitational convection from maintained and instantaneous sources. *Proc R Soc London Ser A Math Phys Sci* 234:1–

23.

- Murphy ME (1996) Nutrition and metabolism. In: *C. Carey, editor. Avian energetics and nutritional ecology. Chapman and Hall, New York, New York, USA.* p 31–60
- Muth C, Oravecz Z, Gabry J (2018) User-friendly Bayesian regression modeling: A tutorial with rstanarm and shinystan. *Quant Methods Psychol* 14:99–119.
- Nathan R, Getz WM, Revilla E, Holyoak M, Kadmon R, Saltz D, Smouse PE (2008) A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proc Natl Acad Sci* 105:19052–19059.
- Navarro J, González-Solís J (2009) Environmental determinants of foraging strategies in Cory's shearwaters *Calonectris diomedea*. *Mar Ecol Prog Ser* 378:259–267.
- Newton I (1989) *Lifetime Reproduction in Birds*. Academic Press, Toronto.
- Nishizawa B, Kanna N, Abe Y, Ohashi Y, Sakakibara D, Asaji I, Sugiyama S, Yamaguchi A, Watanuki Y (2020) Contrasting assemblages of seabirds in the subglacial meltwater plume and oceanic water of Bowdoin Fjord, northwestern Greenland. *ICES J Mar Sci* 77:711–720.
- Noël B, Jakobs CL, van Pelt WJJ, Lhermitte S, Wouters B, Kohler J, Hagen JO, Luks B, Reijmer CH, van de Berg WJ, van den Broeke MR (2020) Low elevation of Svalbard glaciers drives high mass loss variability. *Nat Commun* 11:4597.
- Noonan MJ, Tucker MA, Fleming CH, Akre TS, Alberts SC, Ali AH, Altmann J, Antunes PC, Belant JL, Beyer D, Blaum N, Böhning-Gaese K, Cullen L, de Paula RC, Dekker J, Drescher-Lehman J, Farwig N, Fichtel C, Fischer C, Ford AT, Goheen JR, Janssen R, Jeltsch F, Kauffman M, Kappeler PM, Koch F, LaPoint S, Markham AC, Medici EP, Morato RG, Nathan R, Oliveira-Santos LGR, Olson KA, Patterson BD, Paviolo A, Ramalho EE, Rösner S, Schabo DG, Selva N, Sergiel A, Xavier da Silva M, Spiegel O, Thompson P, Ullmann W, Zięba F, Zwijacz-Kozica T, Fagan WF, Mueller T, Calabrese JM (2019) A comprehensive analysis of autocorrelation and bias in home range estimation. *Ecol Monogr* 89:e01344.
- Nordstrom CA, Battaile BC, Cotté C, Trites AW (2013) Foraging habitats of lactating northern fur seals are structured by thermocline depths and submesoscale fronts in the eastern Bering Sea. *Deep Res Part II Top Stud Oceanogr* 88–89:78–96.
- Oksanen J, Blanchet G, Friendly M, Roeland K, Legendre P, McGlenn D, Minchin PR, O'hara B, Simpson GL, Solymos P, Stevens HH, Szoecs E, Wagner H (2019) *Vegan: Community Ecology Package*.
- Orians GH, Pearson NE (1979) On the theory of central place foraging. In: *Horn, D.J., Mitchell, R.D., Stairs, G.R. (Eds.), Analysis of Ecological Systems*. The Ohio State University Press, Columbus, p 154–177

- Orlova EL, Boitsov VD, Dolgov A V., Rudneva GB, Nesterova VN (2005) The relationship between plankton, capelin, and cod under different temperature conditions. *ICES J Mar Sci* 62:1281–1292.
- Paredes R, Harding AMA, Irons DB, Roby DD, Suryan RM, Orben RA, Renner H, Young R, Kitaysky A (2012) Proximity to multiple foraging habitats enhances seabirds' resilience to local food shortages. *Mar Ecol Prog Ser* 471:253–269.
- Paredes R, Orben RA, Suryan RM, Irons DB, Roby DD, Harding AMA, Young RC, Benoit-Bird K, Ladd C, Renner H, Heppell S, Phillips RA, Kitaysky A (2014) Foraging responses of black-legged kittiwakes to prolonged food-shortages around colonies on the Bering Sea shelf. *PLoS One* 9:e92520.
- Pavlova O, Gerland S, Hop H (2019) Changes in sea-ice extent and thickness in Kongsfjorden, Svalbard (2003–2016). In: *The ecosystem of Kongsfjorden, Svalbard. Advances in polar ecology 2*. Hop H, Wiencke C (eds) Springer, p 105–136
- Pebesma E, Bivand RS (2005) Classes and methods for spatial data in R. *R News* 5 (2), <https://cran.r-project.org/doc/Rnews/>.
- van Pelt W, Kohler J (2015) Modelling the long-term mass balance and firn evolution of glaciers around Kongsfjorden, Svalbard. *J Glaciol* 61:731–744.
- van Pelt W, Pohjola V, Pettersson R, Marchenko S, Kohler J, Luks B, Hagen JO, Schuler T V., Dunse T, Noël B, Reijmer C (2019) A long-term dataset of climatic mass balance, snow conditions and runoff in Svalbard (1957-2018). *Cryosph* 13:2259–2280.
- Piatt JF, Wetzel J, Bell K, DeGange AR, Balogh GR, Drew GS, Geernaert T, Ladd C, Byrd GV (2006) Predictable hotspots and foraging habitat of the endangered short-tailed albatross (*Phoebastria albatrus*) in the North Pacific: Implications for conservation. *Deep Res Part II Top Stud Oceanogr* 53:387–398.
- Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Deepayan S, Team RC (2020) *Nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*. R package version 3.1-149. URL: <https://cran.r-project.org/package=nlme>.
- Ponchon A, Grémillet D, Christensen-Dalsgaard S, Erikstad KE, Barrett RT, Reiertsen TK, McCoy KD, Tveraa T, Boulinier T (2014) When things go wrong: Intra-season dynamics of breeding failure in a seabird. *Ecosphere* 5:4.
- Post E, Bhatt US, Bitz CM, Brodie JF, Fulton TL, Hebblewhite M, Kerby J, Kutz SJ, Stirling I, Walker DA (2013) Ecological consequences of sea-ice decline. *Science* (80-) 341:519–525.
- Postel L, Fock H, Hagen W (2000) Biomass and abundance. In: *Harris R, Wiebe P, Lens J, Skjoldal HR, Huntley M (eds) ICES zooplankton methodology manual, Academic Press, San Diego, CA*. Academic, San Diego, p 83–192

- Pramanik A, Kohler J, Lindbäck K, How P, Van Pelt W, Liston G, Schuler T (2020) Hydrology and runoff routing of glacierized drainage basins in the Kongsfjord area, northwest Svalbard. *Cryosph Discuss.*
- Pramanik A, van Pelt W, Kohler J, Schuler T V. (2018) Simulating climatic mass balance, seasonal snow development and associated freshwater runoff in the Kongsfjord basin, Svalbard (1980-2016). *J Glaciol* 64:943–956.
- Pyke GH (1984) Optimal foraging theory: a critical review. *Annu Rev Ecol Syst* Vol 15:523–575.
- R Core Team (2020) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <https://www.R-project.org/>.
- Ramírez F, Tarrow A, Hovinen J, Navarro J, Afán I, Forero MG, Descamps S (2017) Sea ice phenology and primary productivity pulses shape breeding success in Arctic seabirds. *Sci Rep* 7:4500.
- Ramos R, Granadeiro JP, Rodríguez B, Navarro J, Paiva VH, Bécares J, Reyes-González JM, Fagundes I, Ruiz A, Arcos P, González-Solís J, Catry P (2013) Meta-population feeding grounds of cory's shearwater in the subtropical atlantic ocean: Implications for the definition of marine protected areas based on tracking studies. *Divers Distrib* 19:1284–1298.
- Réale D, Garant D, Humphries MM, Bergeron P, Careau V, Montiglio PO (2010) Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 365:4051–4063.
- Renner M, Arimitsu ML, Piatt JF (2012) Structure of marine predator and prey communities along environmental gradients in a glaciated fjord. *Can J Fish Aquat Sci* 69:2029–2045.
- Riotte-Lambert L, Matthiopoulos J (2020) Environmental Predictability as a Cause and Consequence of Animal Movement. *Trends Ecol Evol* 35:163–174.
- Robertson GS, Bolton M, Grecian WJ, Monaghan P (2014) Inter- and intra-year variation in foraging areas of breeding kittiwakes (*Rissa tridactyla*). *Mar Biol* 161:1973–1986.
- Saloranta TM, Svendsen H (2001) Across the Arctic front west of Spitsbergen: High-resolution CTD sections from 1998-2000. *Polar Res* 20:177–184.
- Sapoznikow A, Quintana F (2003) Foraging Behavior and Feeding Locations of Imperial Cormorants and Rock Shags Breeding Sympatrically in Patagonia , Argentina Author (s): Alexandra Sapoznikow and Flavio Quintana Source : Waterbirds : The International Journal of Waterbird Biology , Jun. *Waterbirds* 26:184–191.
- Schild KM, Hawley RL, Chipman JW, Benn DI (2017) Quantifying suspended sediment concentration in subglacial sediment plumes discharging from two svalbard tidewater

- glaciers using landsat-8 and in situ measurements. *Int J Remote Sens* 38:6865–6881.
- Schneider DC (1990) Seabirds and fronts: a brief overview. *Polar Res* 8:17–21.
- Schoener TW (1979) Generality of the size-distance relation in models of optimal feeding. *Am Nat* 114:902–914.
- Schoener TW (1974) The compression hypothesis and temporal resource partitioning. *Proc Natl Acad Sci* 71:4169–4172.
- Schoener TW (1971) Theory of feeding strategies. *Annu Rev Ecol Syst* 2:369–404.
- Schultner J, Kitaysky AS, Gabrielsen GW, Hatch SA, Bech C (2013) Differential reproductive responses to stress reveal the role of life-history strategies within a species. *Proc R Soc B Biol Sci* 280:8–11.
- Schwanghart W, Kuhn NJ (2010) TopoToolbox: A set of Matlab functions for topographic analysis. *Environ Model Softw* 25:770–781.
- Slater D, Nienow P, Sole A, Cowton TOM, Mottram R, Langen P, Mair D (2017) Spatially distributed runoff at the grounding line of a large Greenlandic tidewater glacier inferred from plume modelling. *J Glaciol* 63:309–323.
- Søreide JE, Leu E, Berge J, Graeve M, Falk-Petersen S (2010) Timing of blooms, algal food quality and *Calanus glacialis* reproduction and growth in a changing Arctic. *Glob Chang Biol* 16:3154–3163.
- Sparrow AD (1999) A heterogeneity of heterogeneities. *Trends Ecol Evol* 14:422–423.
- Stearns S (1976) Life-history tactics: A review of the ideas. *Q Rev Biol* 51:3–47.
- Steen H, Vogedes D, Broms F, Falk-Petersen S, Berge J (2007) Little auks (*Alle alle*) breeding in a High Arctic fjord system: Bimodal foraging strategies as a response to poor food quality? *Polar Res* 26:118–125.
- Stempniewicz L, Darecki M, Trudnowska E, Błachowiak-Samołyk K, Boehnke R, Jakubas D, Keslinka-Nawrot L, Kidawa D, Sagan S, Wojczulanis-Jakubas K (2013) Visual prey availability and distribution of foraging little auks (*Alle alle*) in the shelf waters of West Spitsbergen. *Polar Biol* 36:949–955.
- Stempniewicz L, Goc M, Kidawa D, Urbański J, Hadwiczak M, Zwolicki A (2017) Marine birds and mammals foraging in the rapidly deglaciating Arctic fjord - numbers, distribution and habitat preferences. *Clim Change* 140:533–548.
- Stempniewicz L, Weydmann-Zwolicka A, Strzelewicz A, Goc M, Głuchowska M, Kidawa D, Walczowski W, Węslawski JM, Zwolicki A (2021) Advection of Atlantic water masses influences seabird community foraging in a high-Arctic fjord. *Prog Oceanogr*

193:102549.

- Stott FC (1936) The marine foods of birds in an inland fjord region in West Spitsbergen: Part 1. Plankton and in shore benthos. *J Anim Ecol* 5:356–369.
- Suryan RM, Irons DB, Benson JEB (2000) Prey switching and variable foraging strategies of black-legged kittiwakes and the effect on reproductive success. *Condor* 102:374–384.
- Sutherland WJ, Freckleton RP, Godfray HCJ, Beissinger SR, Benton T, Cameron DD, Carmel Y, Coomes DA, Coulson T, Emmerson MC, Hails RS, Hays GC, Hodgson DJ, Hutchings MJ, Johnson D, Jones JPG, Keeling MJ, Kokko H, Kunin WE, Lambin X, Lewis OT, Malhi Y, Mieszkowska N, Milner-Gulland EJ, Norris K, Phillimore AB, Purves DW, Reid JM, Reuman DC, Thompson K, Travis JMJ, Turnbull LA, Wardle DA, Wiegand T (2013) Identification of 100 fundamental ecological questions. *J Ecol* 101:58–67.
- Svendsen H, Beszczynska-Møller A, Hagen JO, Lefauconnier B, Tverberg V, Gerland S, Børre Ørbæk J, Bischof K, Papucci C, Zajaczkowski M, Azzolini R, Bruland O, Wiencke C (2002) The physical environment of Kongsfjorden–Krossfjorden, an Arctic fjord system in Svalbard. *Polar Res* 21:133–166.
- Thorvaldsen R, Barrett RT, Pedersen T (2015) Black-legged Kittiwake *Rissa tridactyla* adults and chicks share the same diet in the southern Barents Sea. *Mar Ornithol* 43:95–100.
- Trevail AM, Green JA, Sharples J, Polton JA, Arnould JPY, Patrick SC (2019a) Environmental heterogeneity amplifies behavioural response to a temporal cycle. *Oikos* 128:517–528.
- Trevail AM, Green JA, Sharples J, Polton JA, Miller PI, Daunt F, Owen E, Bolton M, Colhoun K, Newton S, Robertson G, Patrick SC (2019b) Environmental heterogeneity decreases reproductive success via effects on foraging behaviour. *Proc R Soc B Biol Sci* 286:20190795.
- Tverberg V, Skogseth R, Cottier F, Sundfjord A, Walczowski W, Inall M, Falck E, Pavlova O, Nilsen F (2019) The Kongsfjorden transect: seasonal and inter-annual variability in hydrography. In: *The ecosystem of Kongsfjorden, Svalbard. Advances in polar ecology* 2. Hop H, Wiencke C (eds) Springer, Cham, p 49–104
- Urbański JA, Stempniewicz L, Węśławski JM, Dragańska-Deja K, Wochna A, Goc M, Iłiszko L (2017) Subglacial discharges create fluctuating foraging hotspots for seabirds in tidewater glacier bays. *Sci Rep* 7:43999.
- Varpe Ø, Tveraa T, Folstad I (2004) State-dependent parental care in the Antarctic petrel: Responses to manipulated chick age during early chick rearing. *Oikos* 106:479–488.
- Vihma T (2014) Effects of Arctic Sea Ice Decline on Weather and Climate: A Review. *Surv Geophys* 35:1175–1214.

- Vihtakari M (2020) PlotSvalbard: PlotSvalbard - Plot research data from Svalbard on maps. R package version 0.9.2. Available at: <https://github.com/MikkoVihtakari/PlotSvalbard>.
- Vihtakari M, Sundfjord A, de Steur L (2019) Barents Sea ocean-current arrows modified from Eriksen et al. (2018). Norwegian Polar Institute and Institute of Marine Research. Available at: <https://github.com/MikkoVihtakari/Barents-Sea-currents>.
- Vihtakari M, Welcker J, Moe B, Chastel O, Tartu S, Hop H, Bech C, Descamps S, Gabrielsen GW (2018) Black-legged kittiwakes as messengers of Atlantification in the Arctic. *Sci Rep* 8:1178.
- Wakefield ED, Bodey TW, Bearhop S, Blackburn J, Colhoun K, Davies R, Dwyer RG, Green JA, Grémillet D, Jackson AL, Jessopp MJ, Kane A, Langston RHW, Lescroël A, Murray S, Le Nuz M, Patrick SC, Péron C, Soanes LM, Wanless S, Votier SC, Hamer KC (2013) Space partitioning without territoriality in gannets. *Science* (80-) 341:68–70.
- Wakefield ED, Phillips RA, Matthiopoulos J (2009) Quantifying habitat use and preferences of pelagic seabirds using individual movement data: A review. *Mar Ecol Prog Ser* 391:165–182.
- Walkusz W, Kwasniewski S, Falk-petersen S, Hop H, Tverberg V, Wieczorek P, Weslawski JM (2009) Seasonal and spatial changes in the zooplankton community of Kongsfjorden, Svalbard. *Polar Res* 28:254–281.
- Walsh PM, Halley DJ, Harris MP, del Nevo A, Sim IMW, Tasker ML (1995) Seabird monitoring handbook for Britain and Ireland. A compilation of methods for survey and monitoring of breeding seabirds. JNCC/RSPB/ITE/Seabird Group.
- Wang M, Overland JE (2009) A sea ice free summer Arctic within 30 years ? *Geophys Res Lett* 36:L07502.
- Wanless S, Frederiksen M, Daunt F, Scott BE, Harris MP (2007) Black-legged kittiwakes as indicators of environmental change in the North Sea: Evidence from long-term studies. *Prog Oceanogr* 72:30–38.
- Wanless S, Harris MP (1993) Use of Mutually Exclusive Foraging Areas by Adjacent Colonies of Blue-Eyed Shags (*Phalacrocorax atriceps*) at South Georgia. *Colon Waterbirds* 16:176–182.
- Ward P, Zahavi A (1973) The importance of certain assemblages of birds as “information-centres” for food-finding. *Ibis* (Lond 1859) 115:517–534.
- Wassmann PF, Slagstad D, Ellingsen I (2019) Advection of mesozooplankton into the northern Svalbard shelf region. *Front Mar Sci* 6:458.
- Weimerskirch H (2007) Are seabirds foraging for unpredictable resources ? *Deep-Sea Res*

Part II 54:211–223.

- Weimerskirch H, Bertrand S, Silva J, Marques JC, Goya E (2010) Use of social information in seabirds : Compass rafts indicate the heading of food patches. *PLoS One* 5:e9928.
- Weimerskirch H, Chastel O, Ackermann L, Chaurand T, Cuenot-Chaillet F, Hindermeier X, Judas J (1994) Alternate long and short foraging trips in pelagic seabird parents. *Anim Behav* 47:472–476.
- Welcker J, Beiersdorf A, Varpe Ø, Steen H (2012) Mass fluctuations suggest different functions of bimodal foraging trips in a central-place forager. *Behav Ecol* 23:1372–1378.
- Welcker J, Steen H, Harding AMA, Gabrielsen GW (2009) Sex-specific provisioning behaviour in a monomorphic seabird with a bimodal foraging strategy. *Ibis (Lond 1859)* 151:502–513.
- Węśławski JM, Pedersen G, Petersen SF, Poraziński K (2000) Entrapment of macroplankton in an Arctic fjord basin, Kongsfjorden, Svalbard. *Oceanologia* 42:57–69.
- Wickham H (2016) *Ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York.
- Wiens JA (1989) Spatial scaling in ecology. *Funct Ecol* 3:385–397.
- Williams GC (1966) Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *Am Nat* 100:687–690.
- Willis KJ, Cottier FR, Kwaśniewski S (2008) Impact of warm water advection on the winter zooplankton community in an Arctic fjord. *Polar Biol* 31:475–481.
- Willis KJ, Cottier FR, Kwasniewski S, Wold A, Falk-Petersen S (2006) The influence of advection on zooplankton community composition in an Arctic fjord (Kongsfjorden, Svalbard). *J Mar Syst* 61:39–54.
- Winner K, Noonan MJ, Fleming CH, Olson KA, Mueller T, Sheldon D, Calabrese JM (2018) Statistical inference for home range overlap. *Methods Ecol Evol* 9:1679–1691.
- Wolf SG, Snyder MA, Sydeman WJ, Doak DF, Croll DA (2010) Predicting population consequences of ocean climate change for an ecosystem sentinel, the seabird Cassin's auklet. *Glob Chang Biol* 16:1923–1935.
- Ydenberg RC (1994) The behavioral ecology of provisioning in birds. *Ecoscience* 1:1–14.
- Ydenberg RC, Davies WE (2010) Resource geometry and provisioning routines. *Behav Ecol* 21:1170–1178.
- Ydenberg RC, Welham CVJ, Schmid-hempel R, Schmid-hempel P, Beauchamp G (1994)

Time and energy constraints and the relationships between currencies in foraging theory. *Behav Ecol* 5:28–34.

Zaccarelli N, Mancinelli G, Bolnick DI (2013) RInSp: an R package for the analysis of individual specialisation in resource use. *Methods Ecol Evol* 4:1018–1023.

Zajaczkowski M, Legezynska J (2001) Estimation of zooplankton mortality caused ny Arctic glacial outflow. *Oceanologia* 43:341–351.

Zuur AF, Ieno EN, Walker N, Saveliev AA, Smith GM (2009) *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer, New York, NY.

