

MAXIME GEOFFROY

**COMPORTEMENT DES AGGRÉGATIONS DE MORUES
ARCTIQUES (*BOREOGADUS SAIDA*) DANS LE GOLFE
D'AMUNDSEN (MER DE BEAUFORT)**

Mémoire présenté
à la Faculté des études supérieures de l'Université Laval
dans le cadre du programme de maîtrise en biologie
pour l'obtention du grade de Maître ès sciences (M.Sc.)

DÉPARTEMENT DE BIOLOGIE
FACULTÉ DES SCIENCES ET DE GÉNIE
UNIVERSITÉ LAVAL
QUÉBEC

2011

Résumé

Au cours de l'Étude sur le chenal de séparation circumpolaire («Circumpolar Flaw Lead System Study», CFL) en 2007-2008, d'importantes agrégations hivernales de morues arctiques ont été détectées par l'échosondeur EK-60 du brise-glace de recherche NGCC *Amundsen* dans le Golfe d'Amundsen. La biomasse de ces agrégations a été calculée sur une période de dix mois et a atteint un maximum de 0.732 kg m^{-2} en février. Les agrégations ont uniquement été observées pendant la saison d'englacement, de décembre à avril. La distribution verticale de la morue arctique était alors reliée à la température et à la distribution de ses proies. Les morues préféraient généralement les eaux relativement chaudes ($>0^{\circ}\text{C}$) de la couche Atlantique en hiver, mais une fraction des individus formant les agrégations les plus denses suivait occasionnellement le zooplancton jusque dans l'halocline Pacifique plus froide (-1.6 à 0°C). De plus, des migrations verticales journalières précisément synchronisées avec l'augmentation de la photopériode ont été observées parmi les agrégations. Au cours de l'hiver, les morues arctiques migrèrent progressivement vers des zones plus profondes (de 220 à 550 m de profondeur) en réponse à l'augmentation de l'intensité lumineuse, possiblement afin d'éviter les prédateurs visuels tels que le phoque annelé. La comparaison du Golfe d'Amundsen avec la Baie de Franklin démontre l'importance écologique de la séquestration de la morue arctique dans des baies relativement peu profondes en hiver. Ce mécanisme permet aux mammifères marins d'avoir accès à des concentrations élevées de proies, et ce à des profondeurs facilement accessibles.

Abstract

During the Circumpolar Flaw Lead System Study (CFL, 2007-2008), large aggregations of Arctic cod were detected in winter in the Amundsen Gulf using the EK-60 echosounder of the CCGS *Amundsen* research icebreaker. Biomass estimated over ten months reached a maximum of 0.732 kg m^{-2} in February. Aggregations were encountered only in the presence of an ice cover from December to April. The vertical extent of the aggregations was dictated by temperature and zooplankton prey distribution. In winter, Arctic cod generally occupied the relatively warm deep Atlantic Layer ($>0^{\circ}\text{C}$), but a fraction of the densest aggregations occasionally followed zooplankton prey up into the cold Pacific Halocline (-1.6 to 0°C). The diel vertical migration of Arctic cod was precisely synchronized with the seasonally increasing photoperiod. Throughout winter, Arctic cod aggregations migrated to progressively deeper regions (from 220 to 550 m bottom depths) in response to increasing light intensity, presumably to avoid predation by visual predators such as the ringed seal. Comparing Amundsen Gulf and Franklin Bay indicates that the entrapment of Arctic cod in relatively shallow embayments in winter is an important mechanism to provide marine mammal predators with dense concentrations of their main prey within their diving range.

Avant-propos

Le chapitre principal de ce mémoire est rédigé sous forme d'article scientifique et a été soumis pour publication dans une édition spéciale du journal «Polar Biology» dédiée à l'Étude sur le chenal de séparation circumpolaire («Circumpolar Flaw Lead System Study», CFL). J'ai effectué en totalité l'analyse des données acoustiques et j'ai rédigé la version initiale du manuscrit. Celui-ci a par la suite bénéficié des judicieux ajustements et commentaires de Dominique Robert et de Louis Fortier alors que Gérald Darnis a effectué les analyses reliées aux proies zooplanctoniques. Ceux-ci sont donc co-auteurs du manuscrit.

J'ai toujours eu un attrait pour l'Arctique et le nord en général. Étudier la biologie marine me semblait, et me semble encore plus maintenant, un excellent moyen de pénétrer et d'aider à protéger cet univers fascinant. Je remercie donc mon directeur, Louis Fortier, pour ses conseils, pour avoir cru en moi malgré mon inexpérience en biologie et pour m'avoir donné accès aux fabuleux paysages de l'Océan Arctique. Lors de notre rencontre initiale, il m'avait mentionné être à la recherche d'un étudiant pouvant travailler à partir de données acoustiques et que sous sa direction il serait possible d'acquérir les connaissances liées au domaine. Je crois maintenant pouvoir dire que le défi est relevé.

La réalisation de ce projet a été possible grâce à la participation de nombreuses personnes. Je remercie particulièrement Dominique Robert pour m'avoir conseillé à plusieurs reprises et plus précisément pour m'avoir guidé à travers le processus stimulant mais laborieux de la rédaction scientifique. Merci également à Delphine Benoit et Yvan Simard pour leurs conseils concernant le traitement et l'analyse des données acoustiques. Le succès de la collecte de ces données est principalement dû au travail de Pascal Massot et Luc Michaud, respectivement technicien et coordonateur des équipements scientifiques pour le NGCC *Amundsen*. Je remercie l'équipage de la Garde Côtière canadienne, sans qui il aurait été impossible de mener à bien de telles missions océanographiques, ainsi que les anciens et actuels membres du «laboratoire Fortier» côtoyés au cours des dernières années et qui ont participé d'une manière ou d'une autre au succès de ce projet. Plusieurs personnes ont contribué à la réussite de la mission CFL et je tiens à remercier les équipes d'Yves Gratton

et de Tim N. Papakyriakou respectivement pour les données physiques et d'intensité lumineuse. Finalement, je remercie ma pétillante Sophie pour ses commentaires avisés au cours de la rédaction de ce manuscrit et les membres de ma famille pour leur support et leurs encouragements. J'ai la chance d'être entouré de proches qui ont toujours cru en moi et ne se sont jamais gênés pour me le laisser savoir.

Pour terminer, je remercie Québec-Océan pour l'aide financière qui m'a été octroyée tout au long de ma maîtrise. J'ai de plus eu l'opportunité de suivre un cours d'été en bioacoustique marine à l'Université de Washington grâce au support financier d'ArcticNet et du Fonds Québécois de la Recherche sur la Nature et les Technologies (FQRNT). Une partie des frais reliés à mon transport dans l'Arctique a été assumée par des fonds provenant du Programme de Formation Scientifique dans le Nord (PFSN) du Ministère des Affaires Indiennes et du Nord du Canada.

À la mémoire de mon frère Alexandre

"One who furrows the sea enters into a union with happiness - the world belongs to him, and he reaps without sowing, for the sea is a field of hope."

- Inscription russe, Svalbard 1869

Table des matières

Résumé.....	i
Abstract	ii
Avant-propos.....	iii
Table des matières	vii
Liste des tableaux	ix
Liste des figures	ix
Introduction générale.....	1
1.1 L'Océan Arctique.....	1
1.1.1 Caractéristiques physiques et géographiques	1
1.1.2 Caractéristiques environnementales	3
1.2 La morue arctique.....	3
1.2.1 Cycle de vie	3
1.2.2 Nourriture et prédation	4
1.2.3 Distribution et habitat.....	5
1.3 L'hydroacoustique: un outil efficace pour l'étude des organismes marins	7
1.4 Impacts des changements climatiques sur l'écosystème arctique.....	8
1.5 Objectifs de recherche	11
The aggregation of Arctic cod (<i>Boreogadus saida</i>) in the deep Atlantic layer of ice-covered Amundsen Gulf (Beaufort Sea) in winter	13
2.1 Introduction	13
2.2 Materials and methods.....	14
2.2.1 Study area	14
2.2.2 Environmental variables.....	16
2.2.3 Mesozooplankton biomass	16
2.2.4 Hydroacoustic sampling	17
2.2.5 Hydroacoustic data analysis	17
2.2.6 Target strength analysis.....	18
2.3 Results	20
2.3.1 Water masses.....	20
2.3.2 Sea ice concentration and fish aggregations.....	21
2.3.3 Distribution and migrations of fish and mesozooplankton.....	21
2.3.4 TS analysis.....	30
2.4 Discussion.....	31
2.4.1 Winter aggregations of Arctic cod in the Amundsen Gulf.....	31
2.4.2 The vertical distribution of Arctic cod in relation to zooplankton prey and temperature	33

2.4.3 Sea ice, light, and the winter aggregation of Arctic cod	34
2.4.4 Conclusion.....	36
Conclusions générales	38
Bibliographie.....	41

Liste des tableaux

Table 1. Settings of the EK60 echosounder and parameters used for the echo-integration of the acoustic signal with the Canadian Hydroacoustic Data Analysis Tool 2 (CH2) software	17
Table 2. Parameters of the EchoView® Single-Echo-Detection (SED) algorithm used for the TS analysis. Method 2 was used and the beam compensation model was set to Simrad LOBE.....	19
Table 3. Mean dry weight ($\text{mg m}^{-3} \pm$ standard error) of large (>1 mm) mesozooplankton in each water mass of the Amundsen Gulf during summer (1 May 2008 to 30 July 2008) and winter (1 December 2007 to 30 April 2008)	21

Liste des figures

- Figure 1.** Courants de l'Océan Arctique (AMAP 1998) 2
- Figure 2.** Morues arctiques entre deux couches de glace (photo: Shawn Harper) 6
- Figure 3.** Probabilité relative de survenance de la morue arctique (fishbase.org)..... 6
- Figure 4.** $\Delta MVBS_{[120-38 \text{ kHz}]}$ des cellules d'échointégration de 13 agrégations hivernales .. 8
- Figure 5.** Bathymetric map of Amundsen Gulf in southeastern Beaufort Sea. Blue dots indicate the position of the one-hour acoustic sub-samples selected for analysis during winter (1 December 2007 to 30 April 2008). Red dots represent sub-samples from the rest of the year. Dot size is proportional to vertically integrated Arctic cod biomass (kg m^{-2}). 15
- Figure 6.** Time-depth section of salinity (a) and temperature (b) along the track of the CCGS *Amundsen* in the Amundsen Gulf from 18 October 2007 to 4 August 2008. The grey area represents sea bottom. 22
- Figure 7.** Vertically integrated biomass of Arctic cod (solid line, ● symbols) and weekly total ice concentration (dashed line, × symbols) along the track of the CCGS *Amundsen* in the Amundsen Gulf from 18 October 2007 to 4 August 2008 23
- Figure 8.** Time-depth section of large (>1 mm) mesozooplankton biomass (a) and Arctic cod biomass (b) along the track of the CCGS *Amundsen* in the Amundsen Gulf from 18 October 2007 to 4 August 2008. The -1.4°C isotherm indicates the boundary between the upper and lower layers of the Pacific Halocline. The 0°C isotherm separates the Pacific Halocline and the Atlantic layer. The grey area represents sea bottom. 25
- Figure 9.** Expansion plot of Arctic cod biomass in the Temperature-Salinity diagram for each of the 13 aggregations observed in winter along the track of the CCGS *Amundsen* in the Amundsen Gulf. Bubble size is proportional to biomass (kg m^{-3}) averaged over one hour using a 3-m vertical resolution..... 26
- Figure 10.** Continuous unedited raw echograms (Sv in dB) of Arctic cod aggregations (38 kHz) through winter (2 December 2007 to 1 May 1 2008) along the track of the CCGS *Amundsen* in the Amundsen Gulf. The red line indicates surface PAR and the black line sea bottom. Note breaks in the time axis due to gaps in the acoustic record, as well as variations in the PAR scale due to increasing intensity throughout winter. Vertical lines in the echogram correspond to noise during icebreaking and to echoes from diverse profiling instruments deployed from the ship. 27
- Figure 11.** Integrated Arctic cod biomass related to bottom depth from 21 October 2007 to 22 July 2008 (a); and distribution of mean integrated Arctic cod biomass related to 50 m bottom depth ranges for the same period (b)..... 28

Figure 12. Depth of Arctic cod aggregations denser than 0.015 kg m^{-2} as a function of date in the Amundsen Gulf in winter 29

Figure 13. Bottom depth at locations where Arctic cod aggregations denser than 0.015 kg m^{-2} were observed as a function of surface PAR in the Amundsen Gulf in winter 29

Figure 14. The frequency distribution of the target strength (TS in dB) of individual fish in the Amundsen Gulf (a) and in Franklin Bay (b). Target strengths weaker than -65 dB were excluded from the analysis 31

Introduction générale

1.1 L'Océan Arctique

1.1.1 Caractéristiques physiques et géographiques

Dû au couvert de glace le recouvrant en quasi-totalité une partie de l'année, l'Océan Arctique n'a été exploré qu'assez récemment. La première véritable mission océanographique y a été réalisée de 1893 à 1896 et permit de prouver qu'un océan recouvrait les hautes latitudes de notre planète (Nansen 1897). De nos jours, cette région est de plus en plus accessible lors de missions océanographiques utilisant navires et équipements scientifiques de pointe. Néanmoins, une partie significative de la bathymétrie de cet océan reste à cartographier et les revendications territoriales des nations côtières sont une source perpétuelle de conflits politiques. Plus particulièrement, la gestion des eaux du Passage du Nord-Ouest représente un enjeu politique majeur pour le Canada puisque le trafic maritime y sera intensifié à court terme (Peterson et al. 2008). Le Golfe d'Amundsen étant l'un des deux points de sortie occidentaux possibles de ce passage, cette intensification y affectera inévitablement l'écosystème marin. Ces effets seront vraisemblablement accentués par la diminution du couvert de glace et le réchauffement des masses d'eau de la région (IPCC 2007).

Avec une superficie de 14 056 000 km² et une profondeur moyenne estimée à 1117 m (Pickard 1990), l'Océan Arctique est petit et peu profond comparativement aux autres océans. Cette situation est principalement due aux plateaux continentaux qui représentent 53% de sa superficie (Jakobsson et al. 2004). En mars, la banquise recouvre en quasi-totalité l'océan et les mers intra- et inter-continentales l'entourant. Ce couvert de glace fond en majeure partie au cours de l'été pour atteindre un minimum en septembre et la glace subsistant à cette fonte devient une glace dite pluriannuelle. Celle-ci atteint environ trois mètres d'épaisseur à la fin de l'hiver (en dehors des crêtes de pression) et a une très faible salinité (McBean et al. 2005).

L'importante présence de continents autour de l'Océan Arctique limite les échanges avec les océans Pacifique et Atlantique. Les eaux pacifiques relativement chaudes et riches en

nutriments pénètrent dans l'Océan Arctique par l'étroit et peu profond détroit de Béring. Cette circulation s'effectue à sens unique dû à une limitation géostrophique, les eaux du Pacifique étant moins denses que celles de l'Atlantique (Aagaard et Carmack 1989). Le volume d'eau pacifique traversant le détroit est plus important en été puisque les vents nordiques hivernaux ralentissent les principaux courants, pour une moyenne annuelle de 0.8 Sv^1 (Fig. 1). Il y a donc significativement moins d'eau pacifique pénétrant l'Océan Arctique que d'eau atlantique, le volume annuel moyen de transport de cette dernière à travers le détroit de Fram et le plateau de la mer de Barents étant de 8 Sv (Fig. 1).

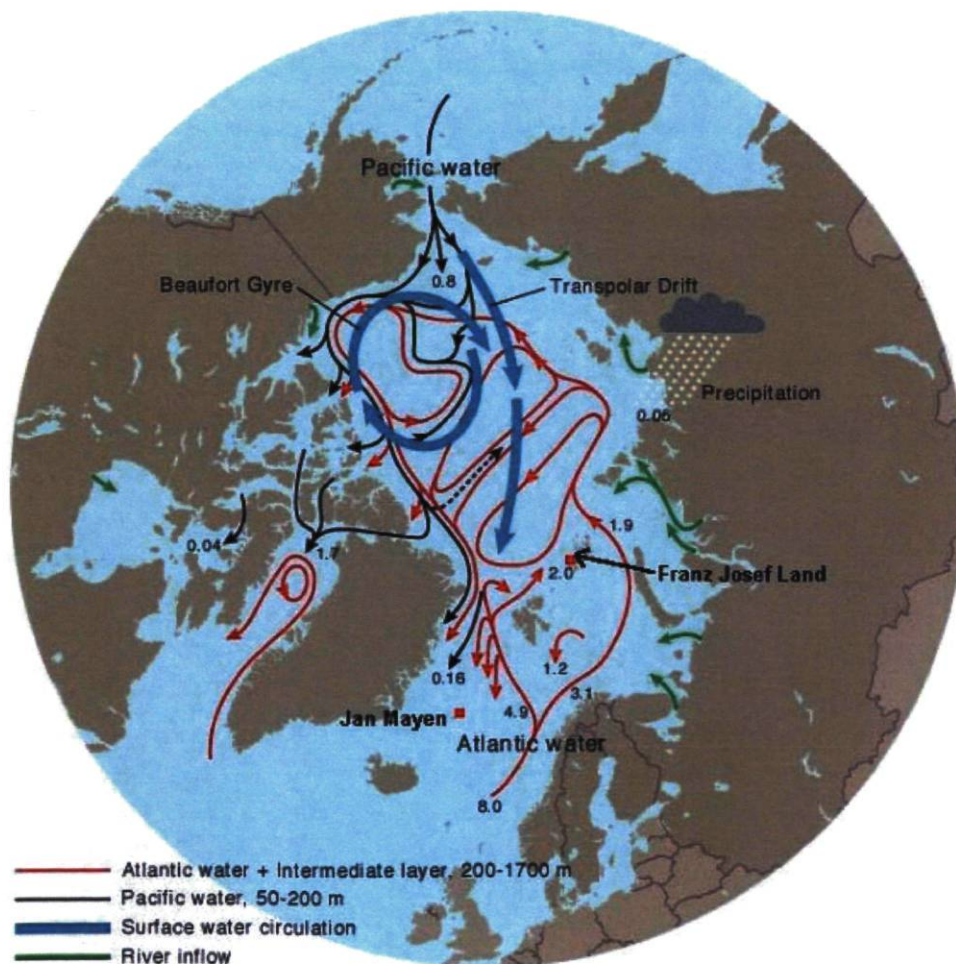


Figure 1. Courants de l'Océan Arctique (AMAP 1998)

¹ Un Sverdrup (Sv) équivaut à $10^6 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$.

D'importants fleuves débouchent dans l'Océan Arctique, principalement du côté eurasien, et un volume moyen annuel de 0.13 Sv d'eau douce y est ainsi rejeté. Ce phénomène explique en partie la superposition d'une couche de mélange peu salée en surface, sur une profondeur d'environ 50 m. Ces eaux de surface suivent deux principaux courants: la gyre de Beaufort, ayant une circulation anti-cyclonique au dessus de la mer du même nom, et la dérive transpolaire qui expulse une partie de la banquise par le détroit de Fram (AMAP 1998). Finalement, une couche d'eau profonde ayant une longue période de résidence est retrouvée dans les principaux bassins (> 1000 m) canadiens et eurasiens de l'Océan Arctique (Aagard et Carmack 1989).

1.1.2 Caractéristiques environnementales

Les conditions environnementales extrêmes de l'Océan Arctique y limitent la propagation d'espèces provenant de zones plus tempérées. Cependant, quantité d'organismes spécialisés ont su s'adapter à ce milieu unique. L'alternance entre des périodes d'ensoleillement constant (soleil de minuit) et nul (nuit polaire) ainsi que la présence d'un couvert de glace n'allouent que de courtes périodes propices aux floraisons phytoplanctoniques. Celles-ci surviennent principalement au printemps, lorsque la dislocation de la banquise laisse pénétrer la lumière et permet l'exploitation des nutriments accumulés au cours de l'hiver (Loeng et al. 2005). Pendant ces floraisons, plusieurs espèces de zooplancton migrent dans la couche de surface afin de brouter, de se reproduire et, pour certaines, d'accumuler des réserves lipidiques leur permettant de survivre le reste de l'année. Les poissons, en particulier la morue arctique (*Boreogadus saida*), adaptent alors leur comportement migratoire à celui de leurs proies zooplanctoniques et de leurs prédateurs visuels (Benoit et al. 2010). Ces périodes de floraison ont donc un immense impact sur la faune marine et sur le réseau trophique arctique en général.

1.2 La morue arctique

1.2.1 Cycle de vie

La morue arctique est un petit gadidé d'au plus 30 cm et ayant une espérance de vie d'environ 7 ans (Bradstreet et al. 1986). L'espèce est itéropare (Hop et al. 1995) et le frai a

lieu sous la banquise au cours de l'hiver. Les œufs ont un diamètre variant entre 1,5 et 1,9 mm et sont parmi les plus gros produits par des gadidés. Ils flottent sous le couvert de glace et se trouvent ainsi protégés des prédateurs (Rass 1968; Scott et Scott 1988). La saison d'éclosion dans la mer de Beaufort varie de janvier à juin (Bouchard et Fortier 2011) et la taille à l'éclosion de 3,5 à 6,5 mm (Bouchard 2007). La transition du stade larvaire au stade juvénile s'effectue au bout de trois à quatre mois, soit aux environs du mois d'août, lorsqu'elles atteignent une taille variant entre 27 et 35 mm (Rass 1968; Ponomarenko 2000). La croissance maximale s'effectue au cours de la deuxième année (Lowry et Frost, 1981) et la maturité sexuelle est atteinte entre la deuxième et la troisième année. Il s'agit donc d'un cycle biologique rapide (stratégie r), caractérisé par une maturation sexuelle précoce et un court cycle de vie, et ce contrairement à d'autres espèces de poissons arctiques qui ont souvent un cycle biologique lent (stratégie K) (Craig et al. 1982 ; Crawford et Jorgenson 1993).

1.2.2 Nourriture et prédation

La morue arctique présente une grande adaptabilité à tous les milieux arctiques (Lowry et Frost 1981). Son régime alimentaire varie largement en fonction de l'emplacement spatiotemporel, de la taille de l'individu et de son agrégation ou non en bancs. Aux stades larvaire et juvénile, la base de l'alimentation est composée de nauplii, de copépodites et d'œufs de copépodes et la taille des proies augmente avec la taille des individus (Ponomarenko 1967; Michaud et al. 1996). Dans la mer de Beaufort, les morues adultes se nourrissent principalement d'organismes planctoniques pélagiques et de crustacés épibenthiques. Les proies les plus fréquemment retrouvées lors d'analyses des contenus stomacaux sont différents types de copépodes à haute densité énergétique tels que *Calanus hyperboreus* et *C. glacialis* (Benoit et al. 2010). Les morues de plus grande taille s'alimentent aussi de certaines espèces d'amphipodes gammarides (e.g. *Apherusa glacialis*) et de crevettes (*Eualus fabricii* et *Eualus gaimardii*) (Lowry et Frost 1981). Les autres proies retrouvées en quantité moins significative sont différentes espèces d'amphipodes hypérides (e.g. *Themisto libellula*), de mysidacés et d'euphausides (Bohn et McElroy 1976; Lowry et Frost 1981; Welch et al. 1992; Hop et al. 1997).

La morue arctique est l'une des espèces fourragères les plus importantes de l'écosystème arctique et compte parmi ses prédateurs la plupart des mammifères et oiseaux marins de la région. Il s'agit plus particulièrement du phoque annelé (*Phoca hispida*), du phoque du Groenland (*Phoca groenlandicus*), du phoque barbu (*Erignathus barbatus*), du narval (*Monodon monoceros*), du béluga (*Delphinapterus leucas*) pour les mammifères et du guillemot de Brünnich (*Uria lomvia*), du guillemot à miroir (*Cepphus grylle*), du fulmar boréal (*Fulmar glacialis*) et de la mouette tridactyle (*Rissa tridactylu*) pour ce qui est des oiseaux (Welch et al. 1992). Il arrive qu'en été, près des côtes, certaines agrégations soient poussées en eaux peu profondes par un groupe de prédateurs, notamment de bélugas (Welch et al. 1993).

1.2.3 Distribution et habitat

La distribution de la morue arctique est associée à la présence de glace de mer (Bradstreet et al. 1986; Lønne et Gulliksen 1989; Gradinger et Bluhm 2004) et celle-ci est fréquemment aperçue dans les trous, crevasses et autres anfractuosités du couvert de glace (Fig. 2) où elle se cache afin d'échapper à la prédation. Sa distribution est circumpolaire (Fig. 3) et l'espèce a été observée jusqu'au 88° parallèle nordique, laissant présumer une présence jusqu'au pôle (Andriyashev 1964; Lowry et Frost 1981). Après l'éclosion, les larves restent dans la couche de surface où elles se déplacent de façon passive compte tenu de leur faible capacité natatoire avant la résorption du sac vitellin. Elles migrent en profondeur au cours de l'automne suivant la distribution saisonnière de leurs proies (Ponomarenko 1967; Hop et al. 1995).

Le déploiement de filets pélagiques permet une capture efficace des jeunes stades de morues, mais les individus de plus grande taille évitent facilement ces appareils. Conséquemment, peu de données sont disponibles concernant la distribution et les patrons de migration des morues arctiques adultes. L'utilisation d'un échosondeur représente donc une alternative efficace pour l'étude des individus matures et a permis d'observer différentes stratégies comportementales: la formation en bancs près de la surface, l'agrégation dans les couches mésopélagiques et la dispersion individuelle (Bradstreet et al. 1986; Crawford et Jorgenson 1993; Hop et al. 1997; Benoit et al. 2008).



Figure 2. Morues arctiques entre deux couches de glace (photo: Shawn Harper)

Dans l'Arctique canadien, certains bancs et agrégations peuvent atteindre une biomasse de plusieurs tonnes (Hobson et Welch 1992; Crawford et Jorgenson 1993; Welch et al. 1993; Crawford et Jorgenson 1996; Benoit et al. 2008). Les bancs ont été observés en eaux peu profondes et près des côtes (plateaux continentaux) en été, de juillet à septembre (Welch et al. 1993). Certaines études suggèrent que la morue arctique se déplace vers le large et s'agrège en eaux plus profondes (talus continentaux) en hiver (Craig et al. 1982), ce qui a été observé dans la Baie de Franklin, au sud du Golfe d'Amundsen, de décembre à mai (Benoit et al. 2008).

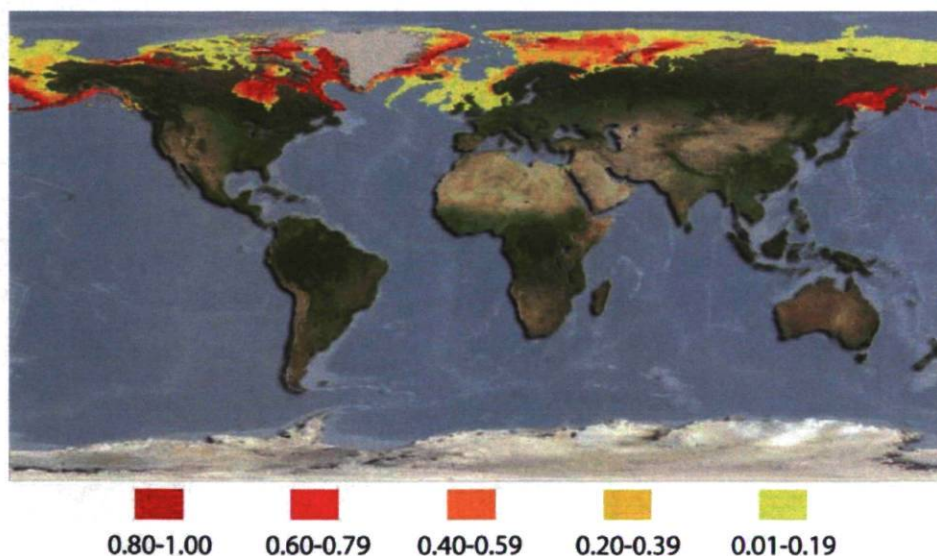


Figure 3. Probabilité relative de survenance de la morue arctique (fishbase.org)

La distribution de la morue arctique près des côtes en été est associée à une couche de transition riche en nutriments entre une masse d'eau peu profonde (faible salinité, température élevée) et une masse d'eau profonde (forte salinité, basse température) (Moulton et Tarbox 1987). La morue arctique se distribue dans une gamme de températures variant entre $-1,4^{\circ}\text{C}$ et $3,6^{\circ}\text{C}$ (Scott et Scott 1988; Benoit et al. 2008) et cherche à s'agréger dans les couches d'eau les plus chaudes en hiver (Benoit et al. 2008). Une certaine proportion des individus à l'intérieur de ces agrégations, semblant correspondre aux individus de plus petite taille, effectue un cycle nyctéméral de migrations verticales. Ceux-ci migrent vers le haut de la colonne d'eau sur une distance d'environ 50 m au crépuscule pour redescendre à l'aube (Benoit et al. 2010). Les causes du comportement agrégatif hivernal sont discutées au prochain chapitre.

1.3 L'hydroacoustique: un outil efficace pour l'étude des organismes marins

L'utilisation d'un échosondeur (hydroacoustique active) pour la détection des poissons a été rapportée pour la première fois par Kimura (1929). Depuis cette époque, les méthodes et instruments ne cessent d'évoluer et de nos jours cette technique non-invasive est largement utilisée en biologie marine. L'hydroacoustique permet d'estimer l'abondance, d'étudier les migrations saisonnières et journalières, la distribution et la formation en bancs d'une espèce dans une zone donnée (Misund 1997). Cet outil permet également d'observer la ségrégation de taille et d'espèce à l'intérieur d'une agrégation (Doray et al. 2006) et les relations prédateur-proie (Bertrand et al. 2004).

L'utilisation de méthodes hydroacoustiques est particulièrement utile dans l'Arctique afin d'étudier poissons (e.g. Hjellvik et al. 2004) et zooplancton (e.g. Dale et Kaartvet 2000) difficilement accessibles sous le couvert de glace. Plusieurs études ont utilisé l'hydroacoustique afin d'étudier la distribution de la morue arctique. Moulton et Tarbox (1987) ont étudié les bancs estivaux au dessus des plateaux continentaux de la mer de Beaufort à l'aide de cet outil alors que Crawford et Jorgenson (1993) l'on utilisé afin d'établir une relation entre la distribution de l'espèce et la présence de glace. Finalement, Benoit et al. (2008) rapportent la présence d'immenses bancs hivernaux de morues

arctiques détectés à l'aide d'un échosondeur. Dans la présente étude, l'utilisation d'un échosondeur multifréquence a permis d'évaluer les zones d'agrégation de l'espèce pendant l'hiver, sous le couvert de glace, tout en minimisant les impacts humains sur l'écosystème.

La présente étude est basée sur une analyse multifréquence (Madureira et al. 1993) afin de distinguer la morue arctique du zooplancton et autres organismes présents dans la colonne d'eau. Pour ce faire, le signal hydroacoustique des agrégations a été comparé à deux fréquences (120 et 38 kHz). À 120 kHz, l'écho des petits organismes tels que le zooplancton est élevé comparativement à l'écho obtenu à une fréquence de 38 kHz. Au contraire, l'écho des poissons ayant une vessie natatoire est similaire aux deux fréquences. La différence d'intensité des échos ($\Delta MVBS = MVBS\ 120\ kHz - MVBS\ 38\ kHz$) ainsi obtenue peut aider à identifier une espèce donnée. Au cours de la présente étude, $\Delta MVBS$ se trouvait entre -5 et 4 dB (dB référencié à $1\ m^{-1}$) pour les morues formant des agrégations hivernales (Fig. 4). Kang et al. (2002) rapporte un intervalle similaire ($-1\ dB < \Delta MVBS < 4\ dB$) pour le lieu de l'Alaska, un autre gadidé.

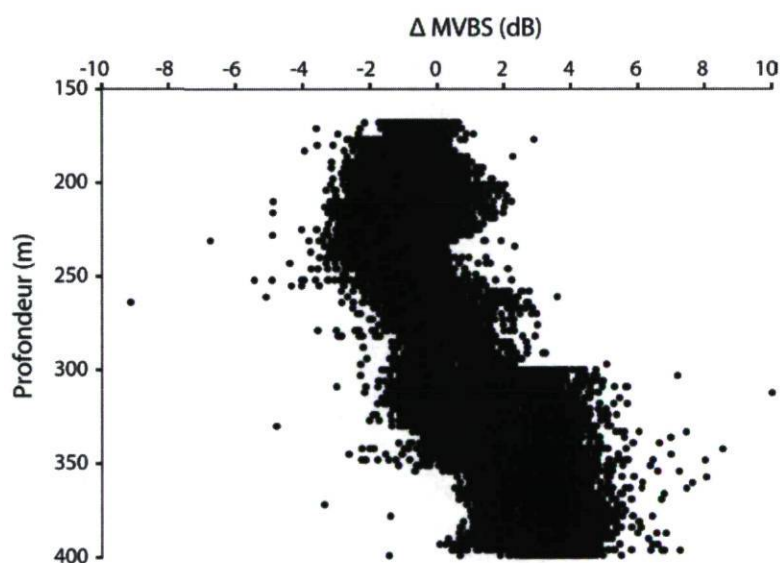


Figure 4. $\Delta MVBS_{[120-38\ kHz]}$ des cellules d'échointégration de 13 agrégations hivernales

1.4 Impacts des changements climatiques sur l'écosystème arctique

Les changements climatiques sont observés à plusieurs niveaux de l'écosystème arctique et ces perturbations sont plus rapides et drastiques dans cette région qu'ailleurs sur la planète

(IPCC 2007). L'atlantification (Polyakov et al. 2005; Dmitrenko et al. 2008) et la pacification (Woodgate et al. 2005; Shimada et al. 2006) des eaux de l'Océan Arctique ont pour effet d'élever la température moyenne de celles-ci. De plus, l'augmentation des précipitations dans le bassin versant de l'Océan Arctique accroît le débit moyen des nombreux fleuves l'alimentant (Peterson et al. 2006). Une hausse de l'apport en nutriments, mais aussi de la stratification, est conséquemment observée (Peterson et al. 2006; Tremblay et Gagnon 2009). Finalement, la réduction rapide de l'épaisseur et de l'étendue du couvert de glace rend l'écosystème particulièrement vulnérable à l'invasion d'espèces provenant de zones plus tempérées (IPCC 2007).

Des anomalies positives de température de la couche Atlantique pouvant atteindre 1°C ont été observées en 1993 (Polyakov et al. 2005) et cette tendance est à la hausse depuis (Dmitrenko et al. 2008). Le réchauffement et l'augmentation du débit des eaux d'origine pacifique pénétrant par le détroit de Béring accentuent ce réchauffement. Puisqu'elle est moins dense que la couche Atlantique, cette masse d'eau plus chaude élève la température et accélère la rotation des eaux de surface, contribuant par le fait même à la réduction de la banquise (Shimada et al. 2006, Polyakov et al. 2010). La réponse de la morue arctique face au réchauffement de son environnement est incertaine mais la croissance larvaire et le recrutement devraient être particulièrement affectés (Loeng et al. 2005). Dans un environnement non-limité en nourriture, une élévation de la température augmente le taux de croissance des larves de poisson (Anderson 1988) et permet donc à plus d'individus d'atteindre l'âge adulte (Bouchard 2007). Cependant, au dessus d'un certain seuil de température des taux élevés de mortalité et de malformation sont observés chez les larves (Anderson 1988; Graham et Hop 1995). De plus, la majorité des espèces se développent près de leur température optimale de croissance larvaire et dans un environnement limité en nourriture, où une augmentation de la température mène parfois à une réduction du taux de croissance (Anderson 1988).

Les précipitations plus importantes dans le bassin arctique et la fonte des glaciers résultent en un apport anormalement élevé en eau douce dans l'Océan Arctique. Une intensification de l'Oscillation Arctique, un important vortex polaire, serait une des principales causes de cette anomalie (voir Jakobsson et al. 2004 pour une description exhaustive du phénomène).

En 1997, le surplus en eau douce était estimé à 1649 km³ par année (Peterson et al. 2006). Il n'y a pour l'instant aucune certitude quant à l'effet global à long terme de ce phénomène sur la production primaire et sur le réseau trophique en général. Certaines études suggèrent une augmentation de la production due aux sources accrues de nutriments provenant des grands fleuves et à une pénétration plus importante de la lumière suite à la réduction du couvert de glace (Lavoie et al. 2010). D'autres prédisent plutôt une stratification plus marquée et donc d'une diminution de la production primaire due à une raréfaction des épisodes de remontée des eaux (Cai et al. 2010). Quoi qu'il en soit, la modification des périodes de floraison phytoplanctonique aura des répercussions sur la dynamique du zooplancton et sur la morue arctique qui s'en nourrit. Une floraison précoce pourrait résulter en un décalage («mismatch») entre l'éclosion des larves de morue et l'apparition des proies zooplanctoniques et donc diminuer le taux de survie des jeunes stades (Fortier et al. 1995; Edwards et Richardson 2004; Bouchard 2007). La morue arctique étant très adaptée aux conditions particulières de l'Arctique, il pourrait lui être impossible de s'acclimater aux changements dans la phénologie de cet écosystème.

L'étendue de la banquise arctique a diminué à un taux moyen de 70 000 km² par année depuis 1979 (Barber et al. 2007) et un minimum historique a été enregistré en septembre 2007 (Stroeve et al. 2008). L'atteinte de ce minimum pourrait signifier un point de non-retour puisque la reprise observée par la suite provient de mesures satellitaires erronées quant à l'état de détérioration de la glace pluriannuelle (Barber et al. 2009). Certaines études prédisent conséquemment une disparition totale de la banquise estivale dès 2030 (Stroeve et al. 2008) ou 2040 (Holland et al. 2006). Quoique moins marquée que durant l'été, la diminution du couvert de glace hivernal a aussi été observée (Parkinson et Cavalleri 2008). L'épaisseur de la glace pluriannuelle a de plus diminuée d'environ 40% en 30 ans (Liu et al. 2004). Ces changements drastiques auront fort probablement des effets sur le cycle de vie et la distribution de la morue arctique. Tel que mentionné précédemment, l'espèce passe une partie de son existence à l'intérieur de la banquise et fraie en hiver. La période du frai est donc directement reliée au couvert de glace et, en plus de diminuer le nombre d'endroits propices à la ponte, une période d'englacement plus courte pourrait augmenter l'exposition des œufs et des jeunes stades aux prédateurs (Bouchard 2007).

Les espèces spécialisées de l'écosystème arctique sont en compétition de plus en plus marquée avec des espèces généralistes remontant des zones subarctiques suivant l'augmentation de la température. Dans la Baie d'Hudson, le régime alimentaire des guillemots de Brünnich (*Uria lomvia*) était basé sur la morue arctique au début des années 1980 alors qu'il était principalement composé de capelan (*Mallotus villosus*) en 2002 (Gaston et al. 2003). Cette étude suggère un changement dans la population des poissons de la Baie d'Hudson en réponse à la réduction du couvert de glace, changement qui pourrait s'étendre à d'autres zones de l'Océan Arctique. Un recul de la limite sud de distribution de la morue arctique est donc anticipé (Loeng et al. 2005).

1.5 Objectifs de recherche

Cette étude s'inscrit dans le cadre du projet multidisciplinaire CFL réalisé au cours de l'année polaire internationale (API) en 2007-2008. La mission de ce projet d'envergure était d'investiguer l'importance et les effets des changements climatiques sur les composantes physiques, biogéochimiques et biologiques des systèmes marins des polynies côtières de l'hémisphère nord. Ces polynies sont particulièrement sensibles aux variations physiques de l'atmosphère et de l'océan et offrent donc un laboratoire unique pour l'étude des changements de l'écosystème marin arctique (Barber et al. 2010).

L'analyse des contenus stomacaux des prédateurs de la morue arctique démontre qu'elle constitue leur source d'énergie la plus importante. Les individus dispersés ne pouvant fournir la biomasse nécessaire aux divers prédateurs marins, le flux énergétique de l'écosystème arctique passe donc par les bancs et les agrégations en profondeur de morues arctiques (Welch et al. 1992). La problématique réside dans le fait de localiser et de quantifier ces agrégations, particulièrement en hiver. L'objectif général de mon projet de recherche vise donc à résoudre cette problématique par l'analyse des données hydroacoustiques acquises lors de la mission CFL.

L'hypothèse de départ de l'étude était que d'importantes agrégations mono-spécifiques de morues arctiques se forment dans le Golfe d'Amundsen en hiver. Les individus les

constituant se déplaceraient par advection, ce qui expliquerait les agrégations observées dans la Baie de Franklin, au sud du Golfe d'Amundsen, en 2003-2004 (Benoit et al. 2008). Ces immenses agrégations avaient une biomasse moyenne de 113 g m^{-3} , soit environ 4 poissons m^{-3} , et provenaient du nord-ouest (Benoit et al. 2008). Les agrégations du Golfe d'Amundsen devraient donc avoir des caractéristiques similaires.

Afin de vérifier cette hypothèse, le premier objectif spécifique était de vérifier que la morue arctique formait des agrégations hivernales mono-spécifiques dans la zone d'étude. Pour ce faire, les caractéristiques des agrégations rencontrées ont été comparées à celles des agrégations de la Baie de Franklin. Par la suite, une estimation de la biomasse de morue arctique rencontrée tout au long de l'année (d'octobre à août) a permis d'atteindre le second objectif, soit d'évaluer la distribution spatio-temporelle de l'espèce dans le Golfe d'Amundsen. Finalement, le troisième et dernier objectif consistait à vérifier l'existence de relations entre la distribution de la morue arctique et diverses variables environnementales, telles que le couvert de glace, l'origine des masses d'eau, la bathymétrie, la distribution des proies et l'intensité lumineuse.

The aggregation of Arctic cod (*Boreogadus saida*) in the deep Atlantic layer of ice-covered Amundsen Gulf (Beaufort Sea) in winter

2.1 Introduction

The Arctic cod (*Boreogadus saida*, Lepechin, 1773) is considered a central element of the Arctic marine ecosystem that transfers up to 75% of the energy from lower trophic levels to top predators (Bradstreet et al. 1986; Welch et al. 1992; Crawford and Jorgenson 1996;). It is characterized by a circumpolar distribution and strongly dominates the fish assemblage in the Beaufort Sea (Craig et al. 1982).

Despite a scarcity of direct observations linked to the inherent difficulty of sampling fish under the ice cover (Mueller et al. 2006), the existence of large aggregations of Arctic cod in winter has been inferred from the stomach content and energy requirements of marine mammals and birds (e.g. Welch et al. 1992). Based on the continuous operation of an echosounder from an icebreaker at a single 230-m deep location and the validation of echoes by net sampling, Benoit et al. (2008) confirmed the build-up over winter of large aggregations of Arctic cod in Franklin Bay (Amundsen Gulf). In their conceptual model to explain entrapment in Franklin Bay, Benoit et al. (2008) hypothesized that Arctic cod in the Amundsen Gulf occupy the deeper part of the Pacific Halocline (PH) to avoid seal predation and/or the extreme cold (-1.4 to -1.6°C) temperatures prevailing in the upper PH and the Polar Mixed Layer (PML). As a consequence, the SSE circulation in the deep PH entrains cod into Franklin Bay where they accumulate at the head of the deep canyon. This conceptual model of winter accumulation in coastal embayments points to the potential importance of the deep and relatively warm waters of the Amundsen Gulf as an aggregation zone and winter refuge for Arctic cod (Benoit et al. 2008).

As part of the International Polar Year (2007–2009), the Circum-Polar Flaw Lead System Study provided a unique opportunity to map the winter distribution of fish in the Amundsen Gulf. In the present study, we relate the distribution, migrations and aggregation of Arctic cod over the course of almost a year to abiotic (ice cover,

bathymetry, water masses, light) and biotic (prey density and vertical distribution) factors. In particular, we test the central assumption of the entrapment model of Benoit et al. (2008) that Arctic cod occupy the deep PH in the Amundsen Gulf in winter.

2.2 Materials and methods

2.2.1 Study area

Amundsen Gulf spans an area of approximately 60 000 km² in southeastern Beaufort Sea (Fig. 5). Three water masses co-occur in the region: the Polar-Mixed Layer (PML), the intermediate Pacific Halocline (PH) and the Atlantic Layer (AL) found in the deeper basins of the Gulf. Landfast ice reaches a maximum thickness of 2 m in March. The ice breakup in May coincides with the opening of the Cape Bathurst Polynya in the western portion of Amundsen Gulf (Carmack and Macdonald 2002; Barber et al. 2010). The Gulf is usually free of ice by mid-July until landfast ice starts forming in October. The area is entirely ice-covered by December (Barber and Hanesiak 2004).

Under the influence of the anticyclonic Beaufort Gyre, surface waters generally flow into the Amundsen Gulf along south Banks Island and out of the Gulf along Cape Bathurst (Lanos 2009; Barber et al. 2010). Currents reverse below the surface to form the cyclonic Beaufort Undercurrent that carries water of Pacific and Atlantic origin eastward along the south continental margin and westward along the northern slope respectively (Aagaard 1984; Kulikov et al. 1998). Deep currents (>200 m) are variable and strongly associated with bottom topography, becoming progressively weaker moving away from the shelf (Ingram et al. 2008).

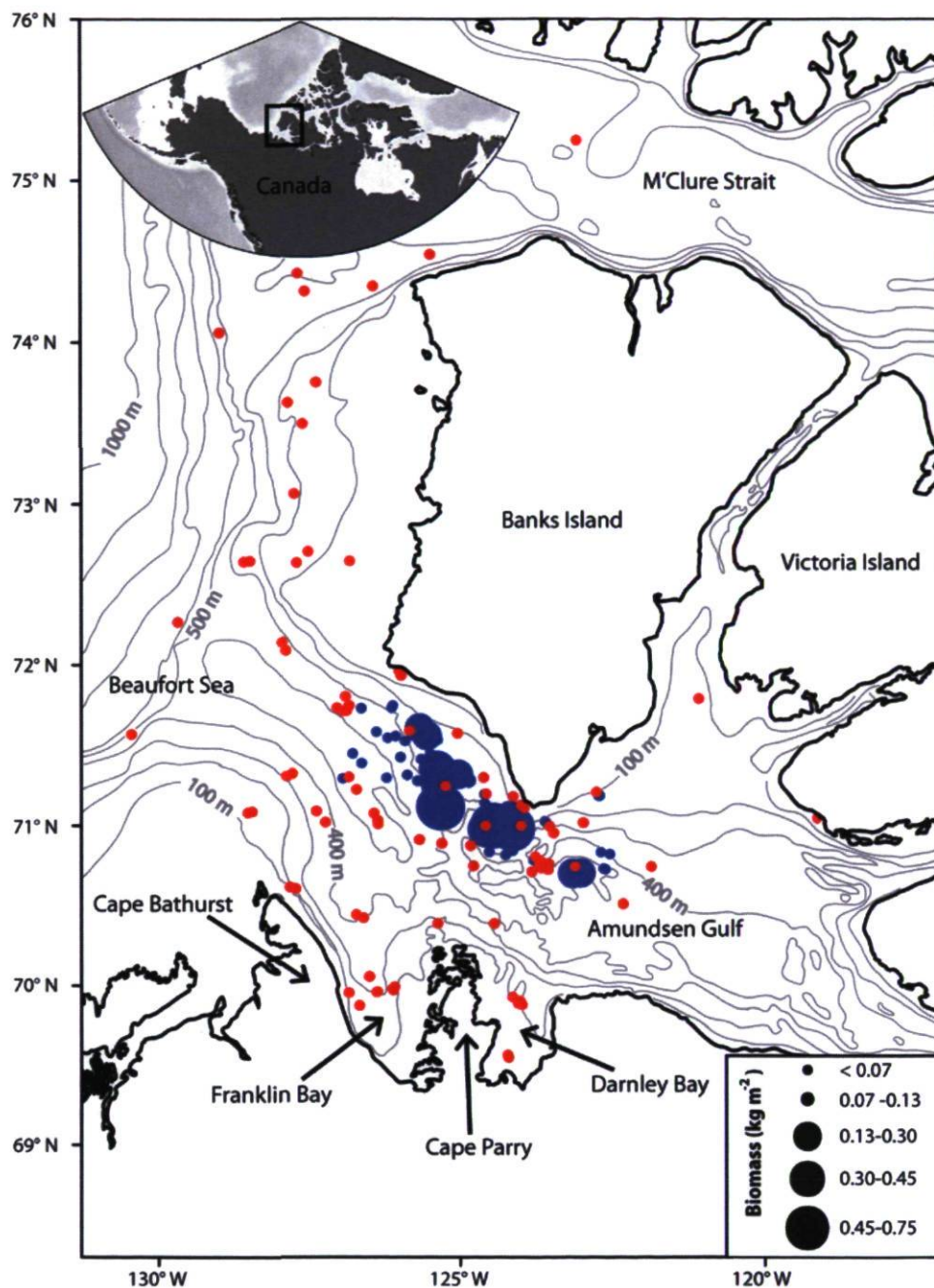


Figure 5. Bathymetric map of Amundsen Gulf in southeastern Beaufort Sea. Blue dots indicate the position of the one-hour acoustic sub-samples selected for analysis during winter (1 December 2007 to 30 April 2008). Red dots represent sub-samples from the rest of the year. Dot size is proportional to vertically integrated Arctic cod biomass (kg m^{-2})

2.2.2 Environmental variables

A CTD-rosette system (Seabird Electronics SBE-911 plus[®]) was regularly deployed (up to 24 times a day) from the CCGS *Amundsen* to record temperature and salinity from 10 m above the bottom to the surface in ice-free waters. From November 5 to June 22, CTD casts were deployed through the internal moon pool of the ship to prevent damage from the ice and extended to 8 m under the surface (ship draft). Temperature and salinity data were used to identify water masses, as well as to determine the coefficient of absorption (α) and speed of sound (c) used in acoustic calculations (Francois and Garrison 1982). The closest cast in time was selected to calibrate acoustic profiles.

A Kipp & Zonnen PARLite[®] sensor fixed on top of the wheelhouse measured surface incident Photosynthetically Active Radiation (PAR) over the entire study period. The PAR data were used to determine the day/night cycle. Weekly ice coverage data for the Amundsen Gulf were retrieved from the Canadian Ice Service website (www.ec.gc.ca).

2.2.3 Mesozooplankton biomass

The vertical co-distribution of Arctic cod and of its mesozooplankton prey was assessed at 40 stations. A 0.50 m² multinet sampler (Hydrobios[®]), fitted with nine nets of 200 μ m mesh size, was deployed down to 10 m above the bottom and retrieved at 0.5 m s⁻¹ with nets opening and closing in succession at pre-selected depths. The lower and upper 60 m of the water column were each divided in three 20-m strata, and the rest of the water column was divided in three equal depth strata. Upon retrieval, macrozooplankton organisms (e.g. large amphipods, medusae) were removed from the samples. A quarter of each sample was sieved through a 1-mm mesh and rinsed with filtered sea water. The retained organisms were carefully blotted with absorbing material to remove as much water as possible prior to freezing at -20°C. In the laboratory, samples were desiccated at 60°C for 48 h prior to weighing on a microbalance ($\pm 1\mu$ g). Only the large size fraction (>1 mm) was considered in this study as Arctic cod feed primarily on the late stages of large calanoid copepods (Benoit et al. 2010).

2.2.4 Hydroacoustic sampling

From 18 October 2007 to 4 August 2008 Arctic cod biomass was estimated on an opportunistic basis along the course of the ship. Hydroacoustic data were recorded using a Simrad EK60[®] two-frequency (38 and 120 kHz) split-beam echosounder which was operated quasi-continuously throughout the CFL program. The 7° transducers were hull-mounted in oil-filled arctic wells protected by a 2.5 cm thick acoustically transparent polycarbonate plate. The acoustic signal was recorded using the ER60 2.0.0 software. Ping interval varied from 1 to 2 s, and the pulse duration was set at 1024 μ s. The standard sphere method (Foote et al. 1987) was used to calibrate the system prior to the ship departure from its home port of Quebec City (Table 1).

Table 1. Settings of the EK60 echosounder and parameters used for the echo-integration of the acoustic signal with the Canadian Hydroacoustic Data Analysis Tool 2 (CH2) software

	Hydroacoustic specifications	Acoustic frequencies	
		38 kHz	120 kHz
Settings of the EK60	2-way-beam-angle (dB)	-20.67	-21.16
	S _v transducer gain (dB)	24.48	22.68
	Installation depth of transducer (m)	6.8	6.8
CH2 echo-integration	TVT ¹ threshold parameter C (dB)	-130	-135
	TVT ¹ threshold parameter A	1	1
	Blanking range (m)	6	3

¹ Time Varied Treshold: $TVT=A(20\log(R)+2\alpha R)+C$, where R is the range

2.2.5 Hydroacoustic data analysis

Breaking ice results in severe background noise. Therefore, only the acoustic sequences recorded while the ship was on station were considered. Following Benoit et al. (2008), the acoustic time series was sub-sampled by extracting one hour at each station and one hour every second day when the ship remained on station for longer than 48 hours, corresponding to a total of 185 segments. When available, the 12h00-13h00 (Local Time, LT) interval corresponding to maximum incident PAR was selected to minimize potential aliasing due to Arctic cod diel vertical migrations (DVM).

The EK60 raw files were converted to the international standard hydroacoustic (HAC) format (Simard et al. 1997). These HAC files were thereafter edited with the Canadian Hydroacoustic data analysis tool 2 (CH2) 2.3.7.0 software (Simard et al. 2000) to (1) remove interferences from other acoustic devices and undesirable echoes from transducer ringing and deployed instruments, (2) correct bottom detection, and (3) insert a time-varied threshold. Echo-integration was performed at both frequencies for each sub-sampled hour (Table 1).

The difference in mean volume-backscattering strength (Δ MVBS) between two acoustic frequencies allows discriminating pelagic fish from smaller organisms (Madureira et al. 1993; Kang et al. 2002; Simard et al. 2002). We calculated the Δ MVBS between the 120 kHz and 38 kHz frequencies for each echo-integration cell in 13 aggregations corresponding to peaks in integrated biomass. Δ MVBS ranged between -5 and 4 dB (dB referenced to 1 m^{-1}) for 94.2% of the cells. The resulting range was used to distinguish fish from zooplankton. A conversion factor $TS_w = -29.59 \text{ dB kg}^{-1}$ (Benoit et al. 2008) for the 38 kHz frequency was applied to each cell that matched the Δ MVBS range. Biomass at depth (B , kg m^{-3}) was estimated using:

$$B = 10^{\left(\frac{S_v}{10} - \frac{TS_w}{10}\right)} \quad (1)$$

where S_v is the echo-integration volume scattering strength. Biomass was then integrated over the water column (B_z , kg m^{-2}). Results were averaged over each one-hour segment to estimate the integrated Arctic cod biomass at this exact time and location.

The depth of echo-integration cells was set to three meters (Benoit et al. 2008) and the period to one minute. Time-varied gain (TVG) profiles were based on the actual sound speed and absorption coefficients for each frequency. The S_v threshold for echo-integration was set at -80 dB to minimise possible contributions from zooplankton (e.g. Kang et al. 2002).

2.2.6 Target strength analysis

Because the CFL program was conducted into the dense pack ice of the flaw lead polynya, fish could not be trawled to validate the hydroacoustic data. To palliate the lack of direct validation, an *in situ* target strength (TS) analysis was conducted on several single targets located at the top of aggregations to obtain the mean acoustic signature of individual fish (TS_N) for comparison with earlier studies of Arctic cod. Six one-hour segments comprising a significant number of single targets were analyzed using Echoview[®] 4.80. To avoid any DVM-related bias, one nighttime (~05h00, LT) and one daytime (~12h00, LT) one-hour periods were analyzed on each of three selected dates (4 and 28 January and 12 February, 2008). TS analysis was conducted on the 38 kHz signal known to be optimal for fish detection (Simmonds and MacLennan 2005). The Echoview[®] single-echo detection (SED) algorithm for split-beam echosounders (method 2) was used to isolate single targets and calculate the TS. Hydroacoustic parameters (Table 2) were defined using an iteration method as described in Parker-Stetter et al. (2009). A -65 dB TS threshold prevented the detection of zooplankton as single targets (Rudstam et al. 2009). For TS analysis, cells must contain between 20 and 50 targets (Higginbottom et al. 2009; Parker-Stetter et al. 2009). TS analysis cells were consequently set to 20 m for a period of 100 pings.

Table 2. Parameters of the EchoView[®] Single-Echo-Detection (SED) algorithm used for the TS analysis. Method 2 was used and the beam compensation model was set to Simrad LOBE

Hydroacoustics parameters	Values
TS Treshold (dB)	-65.00
Pulse length determination level (dB)	6.00
Minimum normalized pulse length	0.80
Maximum normalized pulse length	1.40
Maximum beam compensation (dB)	3.00
Maximum standard deviation of minor-axis angles (degrees)	2.00
Maximum standard deviation of major-axis angles (degrees)	2.00

The dimensionless Sawada coefficient (N_v) is a common diagnostic tool to identify cells in which fish density is too high to single out individual targets for TS analysis (Sawada et al.

1993; Ona and Barange 1999). N_v was calculated following Parker-Stetter et al. (2009) and cells where N_v exceeded 0.04 were excluded from the TS analysis following Sawada et al. (1993). Echograms remained nearly constant since the ship maintained position over the selected 1-h sub-samples. For each file analyzed, N_v coefficients for all cells of a given layer were therefore averaged to define the maximum depth up to which TS analysis was possible. TS values used for N_v calculations cannot be derived from the actual dataset (Ona and Barange 1999). Measures of Arctic cod collected with trammel nets in Franklin Bay in 2003-2004 were thus used to approximate TS, based on the following TS to target length (L_T , in cm) relationship (Crawford and Jorgenson 1993):

$$TS_N = 21.8 \log(L_T) - 72.7 \quad (2)$$

A second TS analysis using the same method and parameters was conducted on the nighttime and daytime hydroacoustic signal from net-validated Arctic cod aggregations in Franklin Bay (5 and 19 January and 6 February, 2004) recorded by Benoit et al. (2008) using the same instrument. Both analyses were carried out on targets at equivalent depths and were then compared to verify if similar-sized fish formed the winter aggregations observed in Franklin Bay (2003-2004) and in the Amundsen Gulf (2007-2008).

2.3 Results

2.3.1 Water masses

From mid-December to late April, the Pacific Mixed Layer (PML) in the top 60 m of the water column was delimited by the -1.6°C isotherm (Fig. 6). A rapid warming of the PML up to 0.5°C was observed from early May to August while salinity decreased (<31). The intermediate Pacific Halocline (PH) extended from about 60 to 200 m with temperatures ranging from -1.6 to 0°C and salinities from 32 to 34.6. The lower part of the PH was warmer and presented a stronger temperature gradient than the upper part. The deep Atlantic Layer (AL, $T > 0^\circ\text{C}$; $S > 34.6$) was observed throughout the year in the deep basins of Amundsen Gulf from ~ 200 m to the bottom (Fig. 6).

2.3.2 Sea ice concentration and fish aggregations

Total ice concentration in the Amundsen Gulf was low in early autumn and increased rapidly through November until the ice cover fully consolidated in early December (Fig. 7). The first fish aggregation was observed immediately after the consolidation of the ice cover. The last shoal was detected just before ice breakup in the last week of April. No significant relationship was found between ice thickness and integrated fish biomass.

From 7 December to 26 April, ten dense aggregations of fish including 13 integrated peaks in biomass were recorded along the course of the ship (Fig. 7). The maximum integrated biomass of the three aggregations detected in February and March was twice as high as that of any aggregation during the remainder of the winter. Maximum integrated biomass was estimated at 0.732 kg m^{-2} on 9 February and a maximum density of $2.731 \times 10^{-2} \text{ kg m}^{-3}$ was recorded on February 28. The integrated biomass of the other seven aggregations observed at the beginning and at the end of the winter remained under 0.360 kg m^{-2} .

2.3.3 Distribution and migrations of fish and mesozooplankton

The biomass of mesozooplankton $>1 \text{ mm}$ was greater in the surface PML in summer (May to July) and in the deep AL in winter (December to April) (Table 3). Zooplankton organisms migrated upwards around mid-April and remained in the surface layer until the end of the survey in July (Fig. 8a).

Table 3. Mean dry weight ($\text{mg m}^{-3} \pm$ standard error) of large ($>1 \text{ mm}$) mesozooplankton in each water mass of the Amundsen Gulf during summer (1 May 2008 to 30 July 2008) and winter (1 December 2007 to 30 April 2008)

Water masses	Depth (m)	Mesozooplankton biomass (mg m^{-3})	
		Summer (n=18)	Winter (n=19)
PML	0-60	77.1 ± 11.8	12.2 ± 2.7
PH	60-200	24.5 ± 4.4	27.9 ± 3.6
AL	>200	30.1 ± 6.3	46.7 ± 7.1

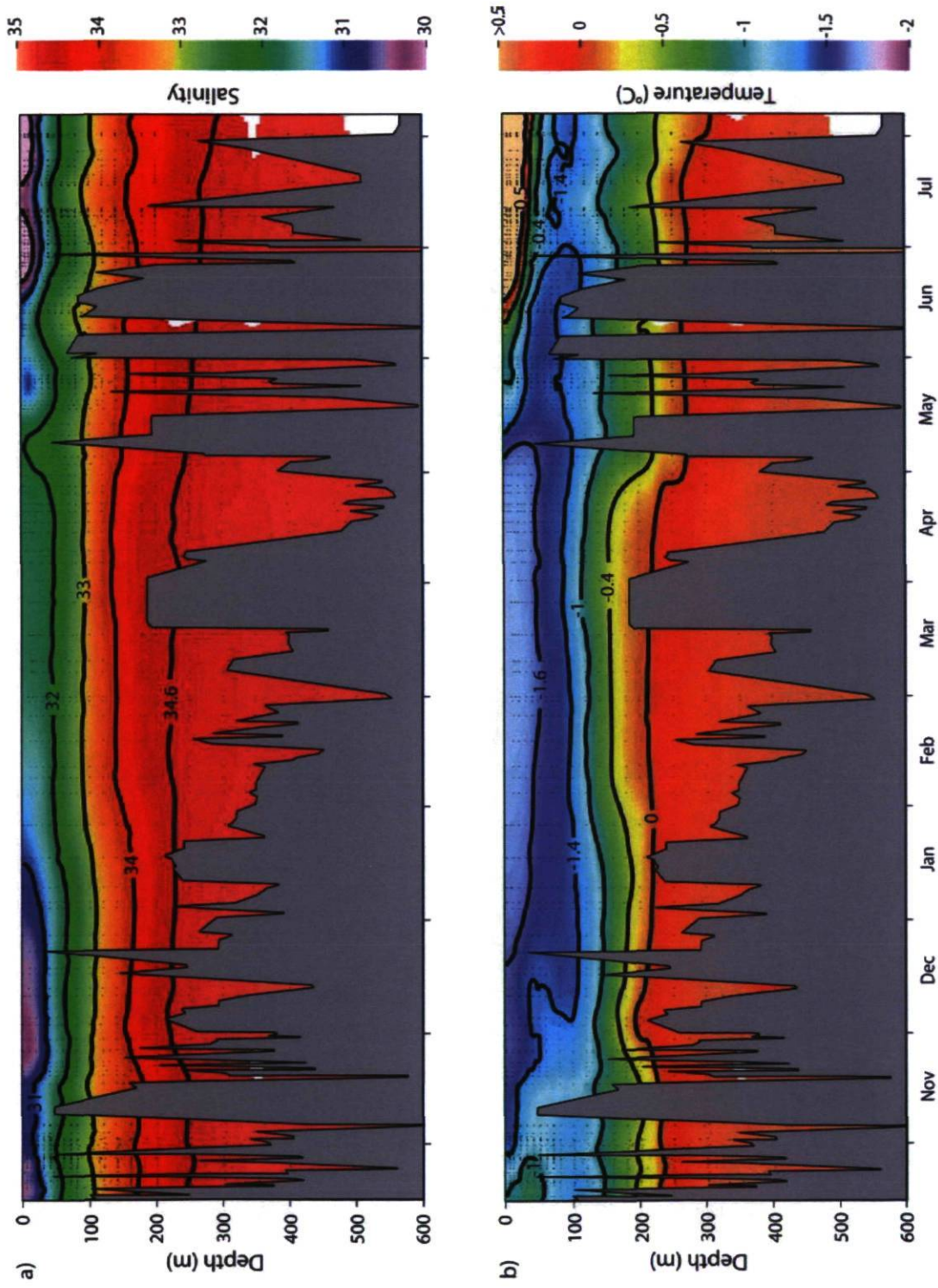


Figure 6. Time-depth section of salinity (a) and temperature (b) along the track of the CCGS *Amundsen* in the Amundsen Gulf from 18 October 2007 to 4 August 2008. The grey area represents sea bottom

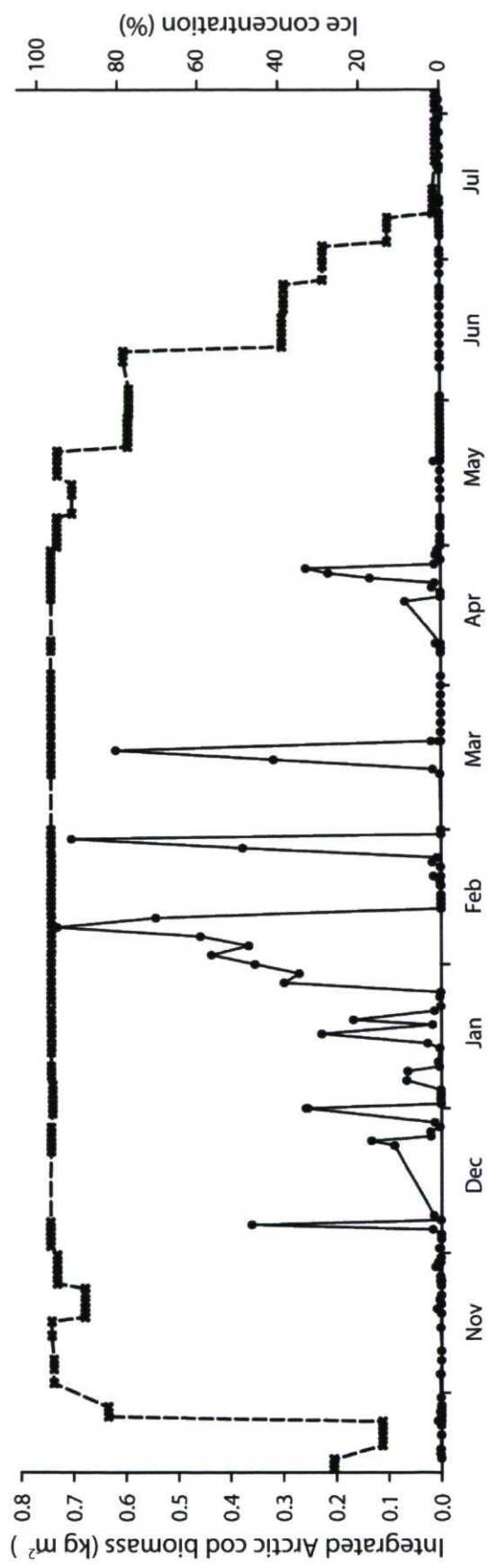


Figure 7. Vertically integrated biomass of Arctic cod (solid line, ● symbols) and weekly total ice concentration (dashed line, × symbols) along the track of the CCGS *Amundsen* in the Amundsen Gulf from 18 October 2007 to 4 August 2008

Winter aggregations of fish were distributed primarily in the relatively warm and salty waters of the deep AL (Fig. 8b and 9). The aggregations extended from the AL into the PH on three occasions: around January 20; in early February coincident with the maximum in integrated biomass; and prior to the dissipation of aggregations at the end of April (Fig. 9). These upward incursions corresponded to the vertical migration of mesozooplankton from the AL into the PH (Fig. 8a).

The upper limit of the fish aggregations deepened in daytime and rose at night (Fig. 10). This diel vertical migration (DVM) pattern was relatively weak and irregular until the end of January. From February onward, the well defined DVM was clearly synchronized with photoperiod.

All fish aggregations (i.e. biomass $>0.015 \text{ kg m}^{-2}$) were detected south of Banks Island, on the northern slope of the Amundsen Gulf (Fig. 5). No aggregation was observed in areas shallower than 221 m (Fig. 11) Fish schools progressively shifted to deeper areas over the winter months (Fig. 12). Over the season, bottom depth at sites where fish aggregations were detected was linearly correlated to maximum PAR at the surface (Fig. 13). The relationship remained significant when the influence of time was removed (time-controlled partial correlation analysis: $\rho=0.39$; $p=0.03$).

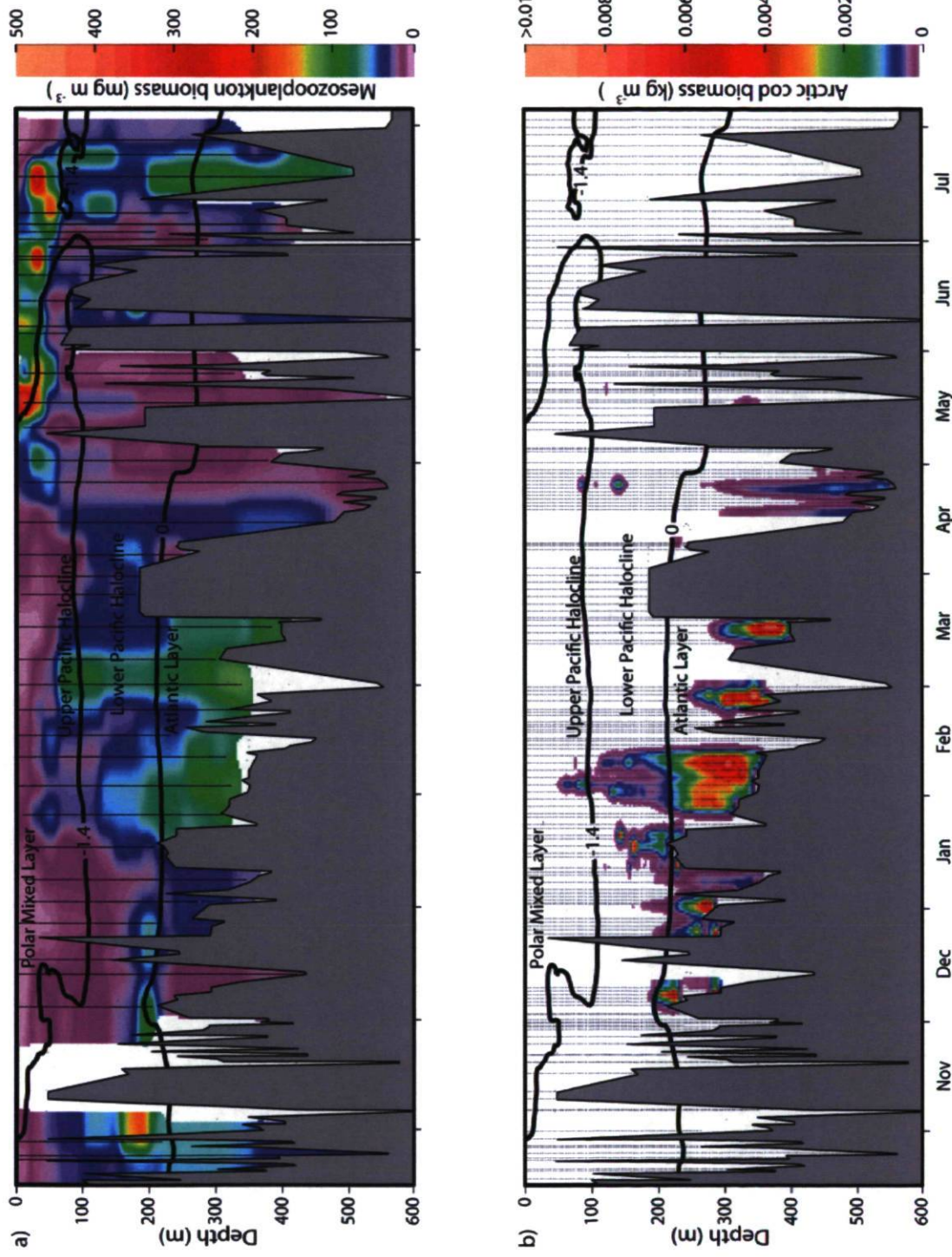


Figure 8. Time-depth section of large (>1 mm) mesozooplankton biomass (a) and Arctic cod biomass (b) along the track of the CCGS Amundsen in the Amundsen Gulf from 18 October 2007 to 4 August 2008. The -1.4°C isotherm indicates the boundary between the upper and lower layers of the Pacific Halocline. The 0°C isotherm separates the Pacific Halocline and the Atlantic layer. The grey area represents sea bottom

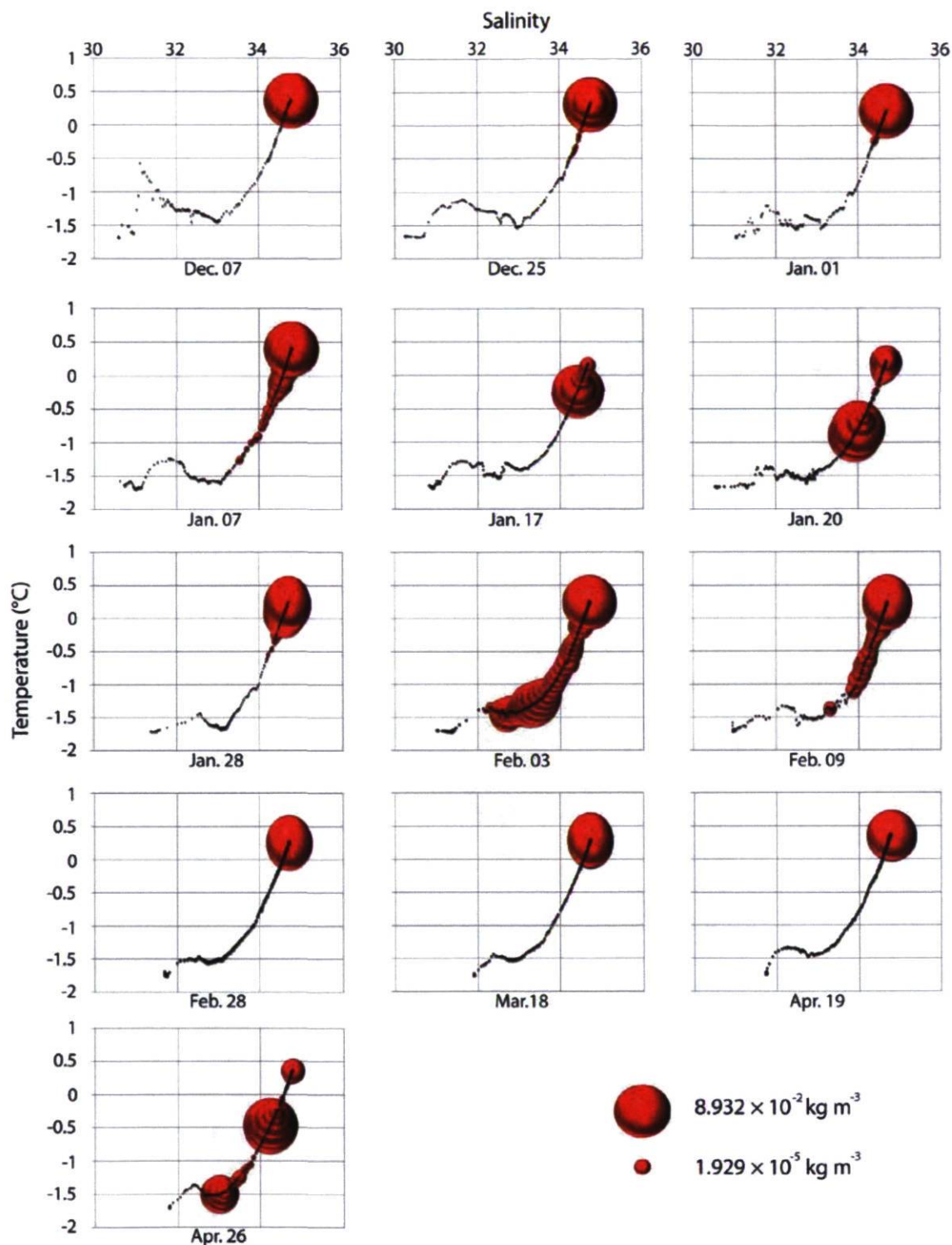


Figure 9. Expansion plot of Arctic cod biomass in the Temperature-Salinity diagram for each of the 13 aggregations observed in winter along the track of the CCGS *Amundsen* in the Amundsen Gulf. Bubble size is proportional to biomass (kg m^{-3}) averaged over one hour using a 3-m vertical resolution

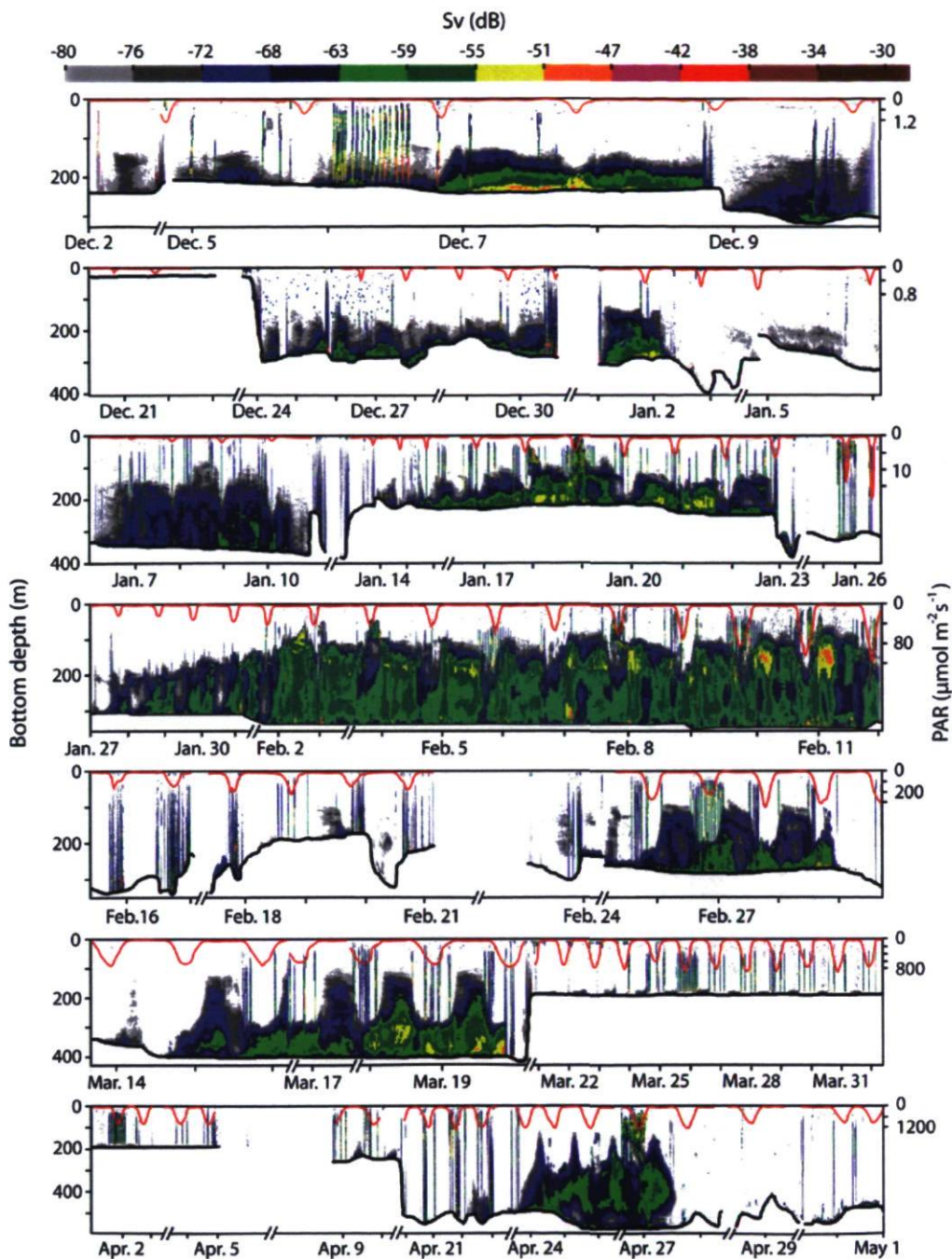


Figure 10. Continuous unedited raw echograms (Sv in dB) of Arctic cod aggregations (38 kHz) through winter (2 December 2007 to 1 May 1 2008) along the track of the CCGS *Amundsen* in the Amundsen Gulf. The red line indicates surface PAR and the black line sea bottom. Note breaks in the time axis due to gaps in the acoustic record, as well as variations in the PAR scale due to increasing intensity throughout winter. Vertical lines in the echogram correspond to noise during icebreaking and to echoes from diverse profiling instruments deployed from the ship

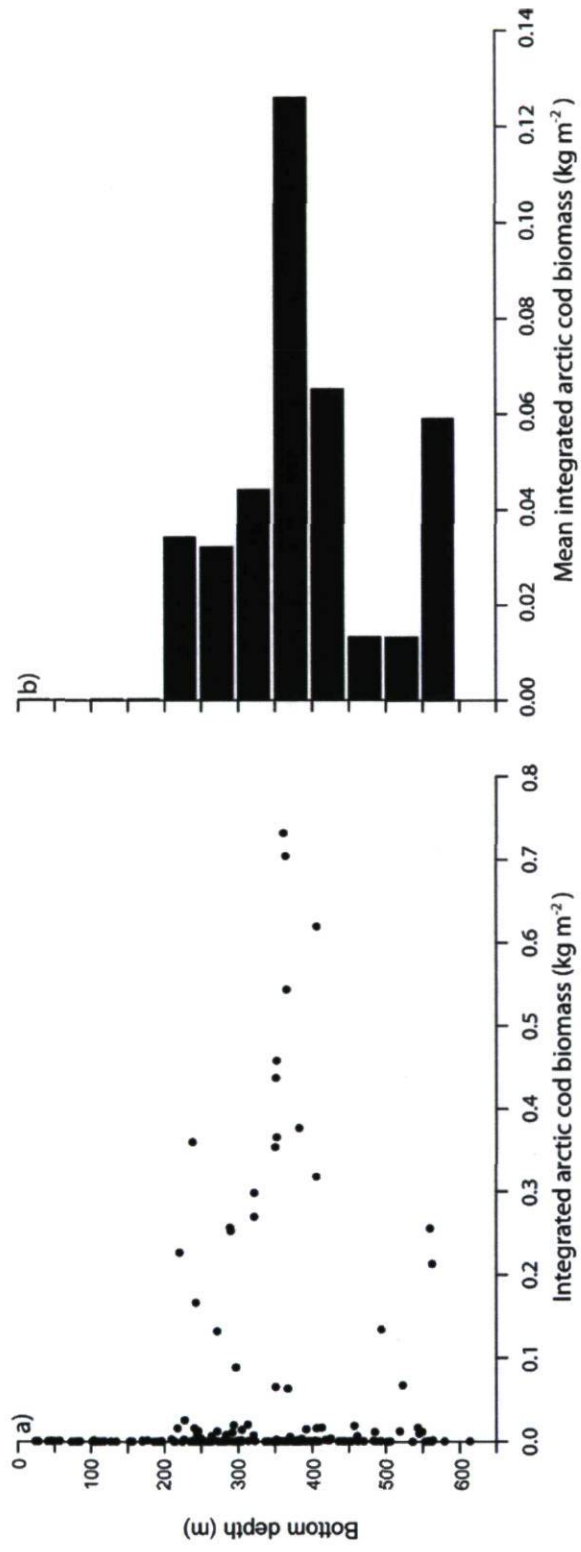


Figure 11. Integrated Arctic cod biomass related to bottom depth from 21 October 2007 to 22 July 2008 (a); and distribution of mean integrated Arctic cod biomass related to 50 m bottom depth ranges for the same period (b)

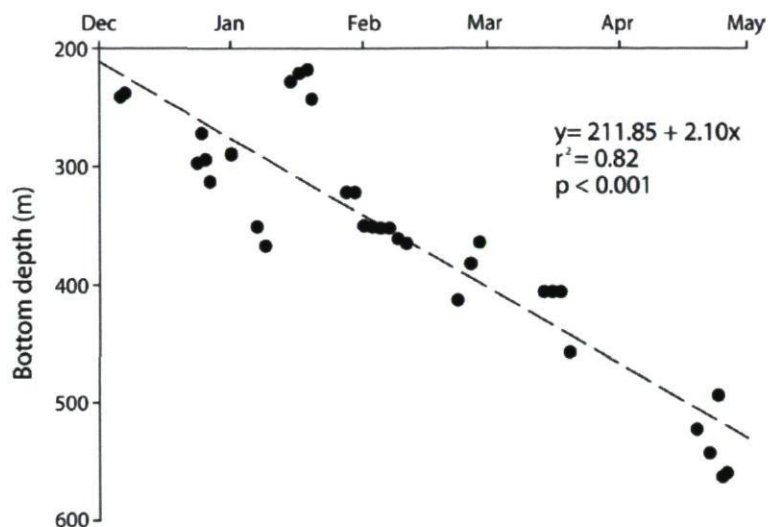


Figure 12. Depth of Arctic cod aggregations denser than 0.015 kg m^{-2} as a function of date in the Amundsen Gulf in winter

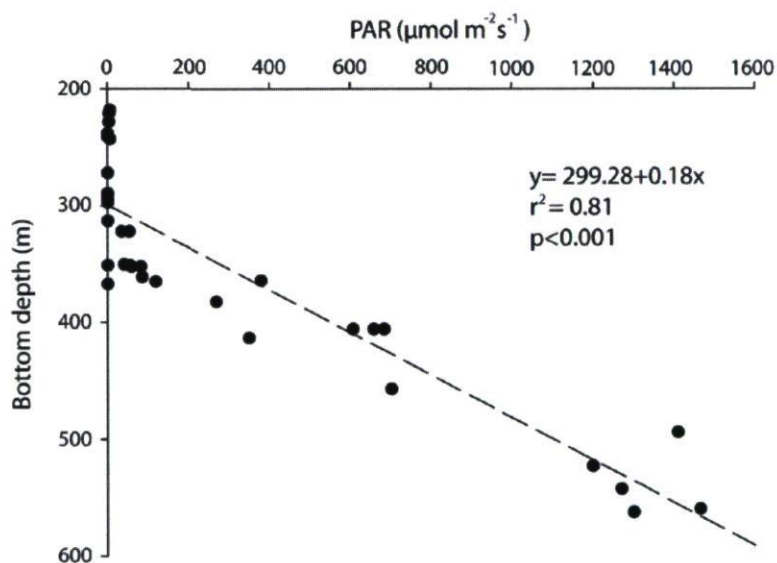


Figure 13. Bottom depth at locations where Arctic cod aggregations denser than 0.015 kg m^{-2} were observed as a function of surface PAR in the Amundsen Gulf in winter

2.3.4 TS analysis

A total of 11 485 single fish targets were detected in the Amundsen Gulf. Individual TS ranged from -38.94 to -64.99 dB and followed a normal distribution (Fig. 14a). Assuming that the fish were Arctic cod, the mean target strength (TS_N) of -53.75 dB corresponded to a length of 7.40 cm (equation 2), and was slightly higher at night (-53.23 dB or 7.82 cm) than in daytime (-54.69 dB or 6.70 cm). TS increased abruptly at $N_v > 0.04$, confirming that individual targets could not be discriminated above this density threshold.

The TS analysis of 9302 single fish validated as Arctic cod by trammel net sampling from a dataset recorded with the same instrument in Franklin Bay in 2003-2004 yielded a similar unimodal distribution (Fig. 14b). The TS_N was -54.07 dB corresponding to a 7.15 cm Arctic cod. TS values varied from -30.38 to -64.96 dB, with means of -53.36 dB at night and -54.54 dB in daytime.

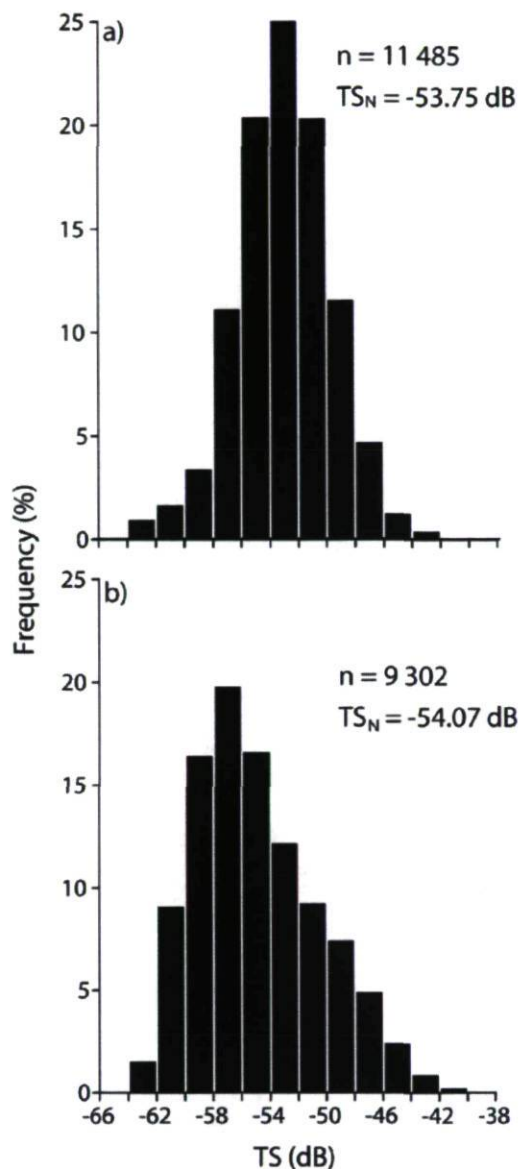


Figure 14. The frequency distribution of the target strength (TS in dB) of individual fish in the Amundsen Gulf (a) and in Franklin Bay (b). Target strengths weaker than -65 dB were excluded from the analysis

2.4 Discussion

2.4.1 Winter aggregations of Arctic cod in the Amundsen Gulf

Arctic cod represents by far the most abundant fish in the southern Beaufort Sea (Craig et al. 1982). Since fish echoes could not be validated directly by net sampling during the CFL program, a TS analysis was conducted to test our assumption that Arctic cod made up the

observed aggregations. TS_N values for the Amundsen Gulf (-53.75 dB; non-validated fish) and Franklin Bay (-54.07 dB; 97.8% Arctic cod) were nearly identical, indicating that the upper layer of the aggregations in the two regions were comprised of similar-sized fish, likely of the same species. These values are also very close to the TS_N of -54.1 dB reported by Crawford and Jorgenson (1993) for Arctic cod. The similar unimodal TS frequency distribution in the Amundsen Gulf and Franklin Bay (Fig. 14) also supported our assumption that Arctic cod made up the aggregations in both regions. Furthermore, the same pattern of progressive build-up of Arctic cod aggregations from December to March and dispersion in April/May reported by Benoit et al. (2008) was observed in the present study. Finally, the seasonal development of DVM in response to the lengthening of the photoperiod detected in the Amundsen Gulf corresponded exactly to that exhibited by Arctic cod in Franklin Bay (Benoit et al. 2010). We conclude that the shoals encountered in the present study consisted of Arctic cod.

Arctic cod grow to a maximum length of ca. 30 cm (Scott and Scott 1988) and the average length of Arctic cod in winter in Franklin Bay was 16.4 cm (Benoit et al. 2008). Thus, the mean length of 7.4 cm estimated for Arctic cod at the top of the aggregations appeared small. In dense aggregations, pelagic fish tend to segregate into different size classes with large individuals typically distributing deeper in the water column than small individuals (Doray et al. 2006). Consistent with this pattern, the upper layer of Arctic cod aggregations in Franklin Bay comprised fish <25 g, while fish 7 to 95 g in weight were sampled in the deep layers (Benoit et al. 2010). Hence, using the average size derived from analysis of TS in the upper layer of the aggregation to calculate overall biomass would underestimate the standing stock of Arctic cod in the Amundsen Gulf. Based on the similarity of the TS frequency distributions in Franklin Bay and the Amundsen Gulf (Fig. 14), it can be assumed that the two populations shared a similar length frequency distribution. Which justifies using the $TS_w = -29.59 \text{ dB kg}^{-1}$ calculated for Franklin Bay by Benoit et al. (2008) to calculate biomass.

Benoit et al. (2008) speculated that the very dense schools of Arctic cod observed at depth in Franklin Bay (on average 11.2 kg m^{-2} from February to April and up to 55 kg m^{-2})

represented either the fringe of an equally dense aggregation widely distributed over Amundsen Gulf, or the local build-up of exceptional densities resulting from the entrapment and progressive concentration of cod at the head of the central canyon of the bay. Arctic cod schools in the Amundsen Gulf in winter were two orders of magnitude less dense (maximum of 0.732 kg m^{-2}) than in Franklin Bay. Thus our observations refute the existence of an immense aggregation of Arctic cod in Amundsen Gulf in winter. They rather confirm the latter interpretation of a progressive local build-up of exceptionally dense shoals in Franklin Bay and, presumably, in other coastal embayments of the Amundsen Gulf where bathymetry and the winter depth-keeping behaviour of Arctic cod interact in a similar way.

2.4.2 The vertical distribution of Arctic cod in relation to zooplankton prey and temperature

Arctic cod in southeastern Beaufort Sea prey primarily on the copepods *Calanus hyperboreus*, *Metridia longa* and *C. glacialis* (Benoit et al. 2010). These are the three species that dominate zooplankton biomass in the AL of the Amundsen Gulf in winter (Darnis et al. 2008, Forest et al. 2011). In general, the winter vertical distribution of Arctic cod coincided with that of its zooplankton prey in the AL of the Amundsen Gulf. A transient anticyclonic eddy from 24 to 31 January (Barber et al. 2010) likely drove the atypical incursion of the mesozooplankton in the PH in late January and early February. Interestingly, some Arctic cod followed their zooplankton prey in the PH during this transient event (Fig. 8). Dense aggregations of fish often result in the competitive exclusion of the smallest individuals (Post et al. 1999). For instance, according to Benoit et al. (2010), foraging interference and a limited prey supply at depth drove the upward redistribution of small Arctic cod at night in Franklin Bay. This suggests that the small fish detected by the TS analysis at the periphery of the Arctic cod aggregations in the Amundsen Gulf were the ones that occasionally pursued zooplankton prey in the PH, while larger fish remained in the deep AL. Small Arctic cod would have been expected to follow the mesozooplankton upward migration observed in early March as well (Fig. 8). Unfortunately, a gap in the hydroacoustic record from March 2 to 12 prevented us from verifying this prediction.

In the Amundsen Gulf, overwintering Arctic cod showed a strong preference for the relatively warm and prey-rich AL and generally avoided the subzero temperatures of the PH and PML. Horizontally, the deep AL does not extend into the relatively shallow Franklin Bay where Arctic cod occupy the lower part of the PH (Benoit et al. 2008). This suggests that the entrainment of Arctic cod into Franklin Bay by the regional circulation forces the fish out of its temperature preferendum. In the Amundsen Gulf, the upper boundary of the AL (~200 m) coincides with the shelf break. Hence, a preference for the AL restricts Arctic cod aggregations to the continental slope and off the shelf in winter.

Arctic cod started to leave the AL in April, and the last aggregation was observed in late April coincident with the onset of the ice breakup (Fig. 7), the sloughing of ice algae (Brown et al. 2011), the development of the phytoplankton bloom (Forest et al. 2011), and the colonization of the PML by zooplankton prey (Fig. 8). The vernal colonization of the surface layer by zooplankton in late April may have signalled the dispersion of Arctic cod aggregations. By the end of winter, prey shortage at depth (Benoit et al. 2010) probably led to the formation of smaller schools (Duffy and Wissel 1988), some of which tracked their zooplankton prey in the colder PH in spring and presumably in the PML during summer. On the *Amundsen*, the upper limit of the detection range of the EK60 is ~13.5 m. As no shoals were detected in summer and fall, we suspect that Arctic cod in these seasons are dispersed primarily above the ~13.5 m detection depth of our instrument, or in areas shallower than the minimum bottom depth of 24 m surveyed during CFL. This interpretation is consistent with previous reports of small schools of Arctic cod in shallow waters of the continental shelf in summer (Welch et al. 1993; Crawford and Jorgenson 1996). As well, recent studies in the western Beaufort Sea have detected shoals of juvenile and adult Arctic cod from August to October both in the PML and the AL (S.L. Parker-Stetter, University of Washington; R. Crawford, Prince William Sound Science Center; unpublished data).

2.4.3 Sea ice, light, and the winter aggregation of Arctic cod

Several studies have shown a strong association between Arctic cod aggregations and sea ice (e.g. Bradstreet et al. 1986; Lønne and Gulliksen 1989; Gradinger and Bluhm 2004). The species is known to spawn in ice-covered regions in winter (Baranenкова et al. 1966; Rass 1968). Craig et al. (1982) reported spawning from late November to February in the offshore Beaufort Sea. In the Amundsen Gulf, Arctic cod were detected in winter only, with aggregations starting to form in early December and proceeding until maximum abundance was reached in February. The winter aggregation process described here was thus likely related to spawning.

The season of Arctic cod aggregation closely matched the ice cover season, with the first school detected in the week after ice cover reached nearly 100% and the last shoal observed one week prior to the onset of the ice breakup (Fig. 7). Given the constraints of multidisciplinary research, we could not repeatedly and systematically survey the whole of Amundsen Gulf throughout the year. Sampling effort was concentrated in the northern Gulf, which may have biased to some extent the spatio-temporal distributions reported here. However, the northern sector of the Gulf was surveyed during the ice-free season without encountering any aggregation (Fig. 5), thus validating the link between the aggregation process and the presence of ice.

In Arctic seas influenced by the freshwater plumes of large rivers such as the Beaufort Sea, Arctic cod eggs are spawned and hatch under the ice during the winter months (see Bouchard and Fortier 2011 for a review). Under-ice spawning is seen as a strategy that protects the buoyant eggs and the larvae from predators and accelerates their development in the brackish (and hence relatively warm) water at the ice-water interface (Graham and Hop 1995; Bouchard and Fortier 2008, 2011). As the photoperiod lengthened and incident PAR intensified from early February to April, the Arctic cod aggregations migrated into progressively deeper areas of the Amundsen Gulf (Fig. 12). The resulting strong correlation between the depth of Arctic cod schools and incident PAR (Fig. 13) could be due in part to the fortuitous fact that increasingly deep areas were surveyed by the ship from February to April (Fig. 8). However, a partial correlation analysis to remove this effect showed that the link between increasing incident PAR and the deepening of the

distribution of Arctic cod schools was real. The ringed seal (*Phoca hispida*) is likely the main predator of Arctic cod in ice-covered seas in winter (Benoit et al. 2010). In the relatively shallow Franklin Bay, the tendency for large Arctic cod with large lipid reserves to remain in the deepest layer (200-230 m) has been interpreted as a strategy to reduce predation by adult ringed seals (Benoit et al. 2010). In the deeper Amundsen Gulf, the deepening of Arctic cod shoals as more light became available to visual predators at depth could reflect the same predator avoidance behaviour. Exceptionally, large adult ringed seals can dive beyond 500 m (Born et al. 2004). But the energy expended is of course proportional to dive depth, while the light available for detecting prey decreases exponentially with depth. Thus, as incident PAR intensified the migration of Arctic cod to regions deeper than 300 m likely reduced predation pressure from ringed seals by increasing forage costs for the predator (Fig. 13). We conclude that, in addition to protection and accelerated development for eggs and larvae, a match between the spawning aggregation process and the ice season provides Arctic cod with a refuge against predation thanks to the drastic reduction of downwelling light by the ice and snow cover. The relatively low density of Arctic cod aggregations and their deep distribution could explain that only 18 ringed seals were detected from 1 December to 30 April by the wildlife observers that monitored marine mammal abundance along the track of the icebreaker (D. Leitch, University of Manitoba, personal communication). Our interpretation of the observed migration of Arctic cod to deeper areas in winter emphasizes the importance of the ice cover for protection against predation during the spawning aggregation. It suggests that the on-going contraction of the ice cover season in Arctic seas could directly impact the reproduction strategy of this key species.

2.4.4 Conclusion

In the Amundsen Gulf in 2007-2008, Arctic cod distribution closely related to the ice cover. First aggregations occurred during the week of pack ice consolidation, while the last school was observed one week prior to its dislocation. Despite this strong association with ice, no link was found between cod biomass and ice cover thickness. This supports the hypothesis that, rather than targeting the attenuation of light radiation, Arctic cod distributes and spawns at depth under the ice cover for the protection of its buoyant eggs

and larvae at the ice-water interface (Bouchard and Fortier 2008; Graham and Hop 1995). While our results shed some light on the distribution of Arctic cod in winter, future studies should focus on its fate after the ice pack breakup for anticipating the response of this key species to climate change and sea ice cover reduction.

Conclusions générales

Cette étude hydroacoustique détaille pour la première fois la distribution hivernale de la morue arctique sur une aussi grande région et montre une biomasse hivernale importante dans le Golfe d'Amundsen. Dans la région, l'espèce forme plusieurs agrégations denses et distinctes sous le couvert de glace pendant la période du frai. Elle préfère alors les eaux atlantiques plus chaudes, où se concentrent généralement les proies zooplanctoniques, à l'halocline Pacifique ou à la couche de mélange. Lorsque la biomasse de zooplancton augmente dans l'halocline Pacifique certains individus à l'intérieur des agrégations, correspondant probablement à ceux de plus petite taille, migrent verticalement afin d'exploiter les proies présentes dans les eaux plus froides. En hiver, la distribution verticale de la morue arctique paraît donc être liée à la distribution du zooplancton ainsi qu'à la température. La totalité des agrégations est observée dans des zones de profondeur correspondant au talus continental. L'utilisation des courants cycloniques dominants le long du talus pourrait permettre à la morue arctique de couvrir de grandes distances à faibles coûts énergétiques. Finalement, la morue arctique effectue des migrations verticales journalières en plus d'une migration vers des zones plus profondes le long du talus au cours de l'hiver en réponse à l'augmentation de l'intensité lumineuse, afin de suivre ses proies zooplanctoniques et pour éviter les prédateurs visuels.

Même si aucune agrégation estivale de morue arctique n'est observée dans le Golfe d'Amundsen dans le cadre de cette étude, il y a lieu de croire que des bancs se forment en surface (<13 m) et au dessus du plateau continental à cette période de l'année. Il peut sembler contradictoire qu'une espèce «photophobe» qui fuit des intensités lumineuses très faibles en hiver soit retrouvée près de la surface en été, à la période du soleil de minuit. Cependant, si tel que suggéré par Moulton et Tarbox (1987) l'espèce migre dans la colonne d'eau à l'été afin de profiter d'une couche riche en nutriments et en proies, il est possible que certains bancs soient poussés près de la surface par des prédateurs marins tels que le béluga (Welch et al. 1993). Ces poissons pourraient alors être désorientés dû à leur incapacité à s'adapter à une luminosité trop élevée. Un phénomène semblable de désorientation liée à une augmentation de la luminosité a été observé par Masuma et al. (2006) chez le thon rouge de l'Atlantique (*Thunnus thynnus*). Il serait donc particulièrement pertinent de suivre

et de documenter le phénomène de scindement en plus petits bancs observé à la fin avril dans le cadre d'une prochaine étude. Pour ce faire, l'utilisation d'un sonar latéral permettrait de détecter les bancs en surface (Trevorrow 2001), ce qui est impossible avec un échosondeur placé sous la coque.

Les valeurs de biomasse de morue arctique calculées à partir de données hydroacoustiques au cours de cette étude sont de simples estimations. Elles ne peuvent en aucun cas être utilisées afin de déterminer avec précision la population du Golfe d'Amundsen. À cette fin, une méthode d'échantillonnage plus méthodique devrait être suivie. Puisque les missions océanographiques réalisées dans l'Arctique sont habituellement de grande envergure et par conséquent multidisciplinaires, il est logiquement compliqué d'établir un plan d'échantillonnage propre à l'hydroacoustique et ce particulièrement en hiver. Une corrélation partielle a été effectuée afin de compenser le biais provenant de l'échantillonnage opportuniste le long du trajet du NGCC *Amundsen*. Cependant, un échantillonnage selon le gradient de profondeur où chaque station a la même probabilité d'être échantillonnée aurait permis des résultats plus précis quant au phénomène de migration en profondeur au cours de l'hiver. Même si réalisée sur une base opportuniste, la présente étude bénéficie de l'importante couverture spatiale du projet CFL 2007-2008.

Mesurer une relation plus précise entre les valeurs de TS et la longueur des individus serait une avenue intéressante pour de futures recherches et permettrait d'améliorer la précision des estimations de biomasse. De plus, il serait intéressant d'élargir l'intervalle de $\Delta MVBS$ utilisé lors de l'analyse des données acoustiques recueillies à l'automne puisque, contrairement aux présents résultats, certaines études rapportent l'observation de bancs de morues arctiques à cette période (e.g. S.L. Parker-Stetter, University of Washington; R. Crawford, Prince William Sound Science Center; données non publiées). En utilisant un intervalle de $\Delta MVBS$ variant entre -10 et 4 dB, ces bancs de faible densité ($<1 \times 10^{-4} \text{ kg m}^{-3}$) pourraient être associés à la morue arctique plutôt qu'au zooplancton (D. Benoit, Université Laval; communication personnelle). Néanmoins, la présente étude révèle clairement certains cycles de migration et tendances comportementales de la morue arctique dans le Golfe d'Amundsen.

Sa distribution étant directement reliée à la température et à la présence de glace de mer, la morue arctique sera grandement affectée par le réchauffement de son habitat et la réduction du couvert de glace. À cela s'ajoutera une augmentation de l'activité anthropique dans l'Océan Arctique due à un accès facilité. Depuis quelques années, un regain d'intérêt envers les réserves d'hydrocarbures de la mer de Beaufort est observé face à la diminution des stocks mondiaux, à la flambée des prix et à une accessibilité accrue. Les ressources de la région sont considérables, de l'ordre de 4 milliards de barils de pétrole et de 8 trillions de pieds cubes de gaz (Wright et al. 2005), et une intensification de l'activité pétrolière est conséquemment anticipée dans la région. Les plates-formes de forage peuvent créer un environnement propice aux agrégations de poissons pélagiques et contribuer à augmenter la biomasse de ces agrégations (Fabi et al. 2004). Cependant, les risques de pollution et de déversements reliés à la navigation et à l'exploitation des hydrocarbures représentent un danger potentiel pour les populations de poissons de la région (Blue et al. 1998).

Étant donné l'importance de la morue arctique dans l'écosystème arctique, il est primordial d'étudier et de documenter son cycle de vie. Les quelques données disponibles concernant la distribution et les migrations des adultes au cours de l'année ne permettent pas d'anticiper avec certitude la réponse de l'espèce face aux changements climatiques. La présente étude améliore donc nos connaissances encore limitées concernant la distribution de la morue arctique dans une région phare de l'Océan Arctique. La pérennité de l'API et le développement d'infrastructures de recherche permanentes dans l'Arctique canadien devraient permettre un suivi quant aux capacités d'adaptation de la morue arctique et de l'écosystème marin qui lui est relié.

Bibliographie

Aagaard K (1984) The Beaufort undercurrent. In: Barnes PW, Schell DM, Reimnitz E (eds) The Alaskan Beaufort Sea: Ecosystems and Environments. Academic Press Inc., New York, pp 47-71

Aagaard K, EC Carmack (1989) The role of sea ice and other fresh water in the Arctic circulation. J Geophys Res 94:14485-14498

AMAP (1998) Assessment report: Arctic pollution issues. Arctic Monitoring and Assessment Programme (AMAP), Oslo, 895 pp

Anderson J (1988) A review of size dependent survival during pre-recruit stages of fishes in relation to recruitment. J Northwest Atl Fish Sci 8:55-66

Andriyashev AP (1964) Fishes of the northern seas of the U.S.S.R. Israel program for scientific translations, Jerusalem

Baranenkova AS, Ponomarenko VP, Khokhlina NS (1966) The distribution, size and growth of the larvae and fry of *Boreogadus saida* (Lep.) in the Barents Sea. Vopr Ikhtiol 6: 498-518. (Fish Mar Serv Transl Ser, No. 4025, 1977, 39 pp)

Barber DG, Asplin MG, Gratton Y, Lukovich JV, Galley RJ, Raddatz RL, Leitch D (2010) The International Polar Year (IPY) Circumpolar Flaw Lead (CFL) System Study: Overview and the physical system. Atmos Ocean 48:225-243

Barber DG, Galley R, Asplin MG, De Abreu R, Warner KA, Pucko M, Gupta M, Prinsenberg S, Julien S (2009) Perennial pack ice in the southern Beaufort Sea was not as it appeared in the summer of 2009. Geophys Res Lett 36: L24501

Barber DG, Hanesiak JM (2004) Meteorological forcing of sea ice concentrations in the Southern Beaufort Sea over the period 1979 to 2000. J Geophys Res 109:C06014

Barber DG, Massom RA, Smith WO, Barber DG (2007) Chapter 1: The role of sea ice in Arctic and Antarctic polynyas. In: Elsevier oceanography series. Elsevier, pp 1-54

Benoit D, Simard Y, Fortier L (2008) Hydroacoustic detection of large winter aggregations of Arctic cod (*Boreogadus saida*) at depth in ice-covered Franklin Bay (Beaufort Sea). J Geophys Res Ocean 113:C06S90

- Benoit D, Simard Y, Gagné J, Geoffroy M, Fortier L (2010) From polar night to midnight sun: photoperiod, seal predation, and the diel vertical migrations of Arctic cod (*Boreogadus saida*) under landfast ice in the Arctic Ocean. *Polar Biol* 33:1505–1520
- Bertrand A, Barbieri MA, Cordova J, Hernandez C, Gomez F, Leiva F (2004) Diel vertical behaviour, predator-prey relationships, and occupation of space by jack mackerel (*Trachurus murphyi*) off Chile. *ICES J Mar Sci* 61:1105-1112
- Blue BG, Sharr S, Seeb JE (1998) Evidence of damage to pink salmon populations inhabiting Prince William Sound, Alaska, two generations after the Exxon Valdez oil spill. *Trans Am Fish Soc* 127:35-43
- Bohn A, McElroy RO (1976) Trace Metals (As, Cd, Cu, Fe, and Zn) in Arctic Cod, *Boreogadus saida*, and selected zooplankton from Strathcona sound, Northern Baffin Island. *J Fish Res Board Can* 33:2836-2840
- Born EW, Teilmann J, Acquarone M, Riget FF (2004) Habitat use of ringed seals (*Phoca hispida*) in the North Water area (North Baffin Bay). *Arctic* 57:129-142
- Bouchard C (2007) Saison d'éclosion, croissance initiale et survie de la morue arctique (*Boreogadus saida*) en mer de Laptev: impact des polynies. Université Laval, Québec, 45 pp
- Bouchard C, Fortier L (2008) Effects of polynyas on the hatching season, early growth and survival of Arctic cod *Boreogadus saida* in the Laptev Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 355:247-256
- Bouchard C, Fortier L (2011) Circum-arctic comparison of the hatching season of Arctic cod (*Boreogadus saida*): a test of the freshwater winter refuge hypothesis. *Prog Oceanogr* DOI: 10.1016/j.pocean.2011.02.008
- Bradstreet MSW, Finley KJ, Sekerak AD, Griffiths WD, Evans CR, Fabijan MF, Stallard HE (1986) Aspects of the biology of Arctic cod *Boreogadus saida* and its importance in Arctic marine food chains. *Can Tech Rep Fish Aquat Sci* 1491:1-193
- Brown TA, Belt ST, Philippe B, Mundy CJ, Massé G, Poulin M, Gosselin M (2011) Temporal and vertical variations of lipid biomarkers during a bottom ice diatom bloom in the Canadian Beaufort Sea: further evidence for the use of the IP25 biomarker as a proxy for spring Arctic sea ice. *Polar Biol* DOI 10.1007/s00300-010-0942-5

- Cai WJ, Chen LQ, Chen BS, Gao ZY, Lee SH, Chen JF, Pierrot D, Sullivan K, Wang YC, Hu XP, Huang WJ, Zhang YH, Xu SQ, Murata A, Grebmeier JM, Jones EP, Zhang HS (2010) Decrease in the CO₂ uptake capacity in an ice-free Arctic Ocean Basin. *Science* 329:556-559
- Carmack EC, Macdonald RW (2002) Oceanography of the Canadian Shelf of the Beaufort Sea : A setting for marine life. *Arctic* 55:29-45
- Craig PC, Griffiths WB, Haldorson L, McElderry H (1982) Ecological studies of Arctic cod (*Boreogadus saida*) in Beaufort Sea coastal waters, Alaska. *Can J Fish Aquat Sci* 39:395-406
- Crawford RE, Jorgenson JK (1993) Schooling behaviour of arctic cod, *Boreogadus saida*, in relation to drifting pack ice. *Environ Biol Fish* 36:345-357
- Crawford RE, Jorgenson JK (1996) Quantitative studies of Arctic cod (*Boreogadus saida*) schools: Important energy stores in the Arctic food web. *Arctic* 49:181-193
- Dale T, Kaartvedt S (2000) Diel patterns in stage-specific vertical migration of *Calanus finmarchicus* in habitats with midnight sun. *ICES J Mar Sci* 57:1800-1818
- Darnis G, Barber DG, Fortier L (2008) Sea ice and the onshore-offshore gradient in pre-winter zooplankton assemblages in southeastern Beaufort Sea. *J Mar Syst* 74: 994-1011
- Dmitrenko IA, Polyakov IV, Kirillov SA, Timokhov LA, Frolov IE, Sokolov VT, Simmons HL, Ivanov VV, Walsh D (2008) Toward a warmer Arctic Ocean: Spreading of the early 21st century Atlantic Water warm anomaly along the Eurasian Basin margins. *J Geophys Res-Ocean* 113:C05023
- Doray M, Josse E, Gervain P, Reynal L, Chantrel J (2006) Acoustic characterisation of pelagic fish aggregations around moored fish aggregating devices in Martinique (Lesser Antilles). *Fish Res* 82:162-175
- Duffy DC, Wissel C (1988) Models of fish school size in relation to environmental productivity. *Ecol Model* 40:201-211
- Edwards M, Richardson AJ (2004) Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature* 430:881-884

- Fabi G, Grati F, Puletti M, Scarcella G (2004) Effects on fish community induced by installation of two gas platforms in the Adriatic Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 273:187-197
- Foote KG, Knudsen HP, Vestnes G, MacLennan DN, Simmonds EJ (1987) Calibration of acoustic instruments for fish density estimation: a practical guide. *ICES Coop Res Rep* 144:1-69
- Forest A, Galindo V, Darnis G, Pineault S, Lalande C, Tremblay JE, Fortier L (2011) Carbon biomass, elemental ratios (C:N) and stable isotopic composition ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) of dominant calanoid copepods during the winter-to-summer transition in the Amundsen Gulf (Arctic Ocean). *J Plankton Res* 33:161-178
- Fortier L, Ponton D, Gilbert M (1995) The match/mismatch hypothesis and the feeding success of fish larvae in ice-covered southeastern Hudson Bay. *Mar Ecol Prog Ser* 120:11-27
- Francois RE, Garrison GR (1982) Sound-absorption based on ocean measurements. Part II: Boric acid contribution and equation for total absorption. *J Acoust Soc Am* 72:1879-1890
- Gaston AJ, Woo K, Hipfner JM (2003) Trends in forage fish populations in northern Hudson Bay since 1981, as determined from the diet of nestling thick-billed murre *Uria lomvia*. *Arctic* 56:227-233
- Gradinger RR, Bluhm BA (2004) In-situ observations on the distribution and behavior of amphipods and Arctic cod (*Boreogadus saida*) under the sea ice of the High Arctic Canada Basin. *Polar Biol* 27:595-603
- Graham M, Hop H (1995) Aspects of reproduction and larval biology of Arctic cod (*Boreogadus saida*). *Arctic* 48:130-135
- Higginbottom I, Woon S, Schneider P (2009) Hydroacoustic data processing for standard stock assessment using Echoview: Technical manual. Myriax software, Hobart, 161 pp
- Hjellvik V, Godo OR, Tjostheim D (2004) Diurnal variation in acoustic densities: why do we see less in the dark? *Can J Fish Aquat Sci* 61:2237-2254
- Hobson K, Welch H (1992) Observations of foraging northern fulmars (*Fulmarus glacialis*) in the Canadian High Arctic. *Arctic* 45:150-153
- Holland MM, Bitz CM, Tremblay B (2006) Future abrupt reductions in the summer Arctic sea ice. *Geophys Res Lett* 33:L23503

Hop H, Graham M, Trudeau VL (1995) Spawning energetics of Arctic cod (*Boreogadus saida*) in relation to seasonal development of the ovary and plasma-sex steroid levels. *Can J Fish Aquat Sci* 52:541-550

Hop H, Welch HE, Crawford RE (1997) Population structure and feeding ecology of Arctic cod (*Boreogadus saida*) schools in the Canadian High Arctic. In: Reynolds J (ed) *Fish ecology in Arctic North America*, Fairbanks. *Am Fish Soc Symp No.* 19, pp 68–80

Ingram RG, Williams WJ, Hardenberg BV, Dawe JT, Carmack EC (2008) Seasonal circulation over the Canadian Beaufort shelf. In: Fortier L, Barber D, Michaud J (eds) *On thin ice: A synthesis of the Canadian Arctic Shelf Exchange Study (CASES)*. Aboriginal Issues Press, Winnipeg, pp 13-35

IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (2007) *Synthesis report: The physical science basis - contribution of working group I to the IPCC fourth assessment report*. Cambridge University Press, Cambridge, 51 pp

Jakobsson M, Grantz A, Kristoffersen Y, Macnab R (2004) Bathymetry and physiography of the Arctic ocean and its constituent seas. In: Stein R, Macdonald RW (eds) *The organic carbon cycle in the Arctic Ocean*. Springer, New-York, pp 1-6

Kang M, Furusawa M, Miyashita K (2002) Effective and accurate use of difference in mean volume backscattering strength to identify fish and plankton. *ICES J Mar Sci* 59:794-804

Kimura K (1929) On the detection of fish groups by an acoustic methods. *J Imp Fish Inst Tokyo* 24:41-51

Kulikov EA, Carmack EC, Macdonald RW (1998) Flow variability at the continental shelf break of the Mackenzie shelf in the Beaufort Sea. *J Geophys Res* 103:12725-12741

Lanos R (2009) *Circulation régionale, masses d'eau, cycles d'évolution et transports entre la mer de Beaufort et le Golfe d'Amundsen*. INRS, Québec, 274 pp

Lavoie D, Denman KL, Macdonald RW (2010) Effects of future climate change on primary productivity and export fluxes in the Beaufort Sea. *J Geophys Res-Ocean* 115:C04018

Liu J, Curry JA, Hu Y (2004) Recent Arctic sea ice variability: Connections to the Arctic Oscillation and the ENSO. *Geophys Res Lett* 31:L09211

Loeng H, Brander K, Carmack E, Denisenko S, Drinkwater K, Hansen B, Kovacs K, Livingston P, McLaughlin F, Sakshaug E (2005) Marine systems. In: Symon C, Arris L, Heal B (eds) Arctic climate impact assessment. Cambridge University press, New York, pp 453-538

Lønne OJ, Gulliksen B (1989) Size, age and diet of Arctic cod, *Boreogadus saida* (Lepechin 1773) in ice covered waters. Polar Biol 9:189-191

Lowry LF, Frost KJ (1981) Distribution, growth, and foods of Arctic cod (*Boreogadus saida*) in the Bering, Chukchi, and Beaufort seas. Can Field-Nat 95:186-191

Madureira LSP, Everson I, Murphy EJ (1993) Interpretation of acoustic data at 2 frequencies to discriminate between Antarctic krill (*Euphausia-superba dana*) and other scatterers. J Plankton Res 15:787-802

Masuma S, Kawamura G, Tezuka N, Koiso M, Namba K (2001) Retinomotor responses of juvenile bluefin tuna *Thunnus thynnus*. Fish Sci 67:228-231

McBean G, Alekseev G, Chen D, Forland E, Fyfe J, Groisman PY, King R, Melling H, Vose R, Whitfield PH (2005) Arctic Climate: Past and present. In: Symon C, Arris L, Heal B (eds) Arctic climate impact assessment. Cambridge University Press, New York, pp 21-60

Michaud J, Fortier L, Rowe P, Ramseier R (1996) Feeding success and survivorship of Arctic cod larvae, *Boreogadus saida*, in the Northeast Water Polynya (Greenland Sea). Fish Oceanogr 5:120-135

Misund OA (1997) Underwater acoustics in marine fisheries and fisheries research. Rev Fish Biol Fish 7:1-34

Moulton LL, Tarbox KE (1987) Analysis of Arctic cod movements in the Beaufort Sea nearshore region, 1978-79. Arctic 40:43-49

Mueller RP, Brown RS, Hop H, Moulton L (2006) Video and acoustic camera techniques for studying fish under ice: a review and comparison. Rev Fish Biol Fish 16:213-226

Nansen F (1897) Farthest North. 1st edition. Archibald, Constable and Co., Westminster, 675 pp

Ona E, Barange M (1999) Single-target recognition. ICES Coop Res Rep 235:28-43

Parker-Stetter SL, Rudstam LG, Sullivan PJ, Warner DM (2009) Standard operating procedures for fisheries acoustic surveys in the Great Lakes. Great Lakes Fisheries Commission special publication, Ann Arbor, 180 pp

Parkinson CL, Cavalieri DJ (2008) Arctic sea ice variability and trends, 1979-2006. *J Geophys Res Ocean* 113:C07004

Peterson BJ, McClelland J, Curry R, Holmes RM, Walsh JE, Aagaard K (2006) Trajectory shifts in the Arctic and subarctic freshwater cycle. *Science* 313:1061-1066.

Peterson IK, Prinsenberg SJ, Holladay JS (2008) Observations of sea ice thickness, surface roughness and ice motion in Amundsen Gulf. *J Geophys Res* 113:C06016

Pickard GL, Emery WJ (1990) Descriptive physical oceanography: An introduction. 5th edition. Pergamon Press, Oxford, 320 pp

Polyakov IV, Beszczynska A, Carmack EC, Dmitrenko IA, Fahrbach E, Frolov IE, Gerdes Rd, Hansen E, Holfort Jr, Ivanov VV, Johnson MA, Karcher M, Kauker F, Morison J, Orvik KA, Schauer U, Simmons HL, Skagseth Ø, Sokolov VT, Steele M, Timokhov LA, Walsh D, Walsh JE (2005) One more step toward a warmer Arctic. *Geophys Res Lett* 32:L17605

Polyakov IV, Timokhov LA, Alexeev VA, Bacon S, Dmitrenko IA, Fortier L, Frolov IE, Gascard J-C, Hansen E, Ivanov VV, Laxon S, Mauritzen C, Perovich D, Shimada K, Simmons HL, Sokolov VT, Steele M, Toole J (2010) Arctic Ocean warming contributes to reduced polar ice cap. *J Phys Oceanogr* 40:2743-2756

Ponomarenko VP (1967) Feeding of the larvae and fry of the Arctic cod (*Boreogadus saida* Lepechin) in the Barents and Kara seas. *PINRO* 10:20 -27

Ponomarenko VP (2000) Eggs, larvae, and juveniles of Arctic cod *Boreogadus saida* in the Barents, Kara, and White Seas. *J Ichthyol* 40:165-173

Post JR, Parkinson EA, Johnston NT (1999) Density-dependent processes in structured fish populations: Interaction strengths in whole-lake experiments. *Ecol Monogr* 69:155-175

Rass T (1968) Spawning and development of Arctic cod. *Rapp P-V Reun Cons Perm Int Explor Mer* 158:135-137

Rudstam LG, Parker-Stetter SL, Sullivan PJ, Warner DM (2009) Towards a standard operating procedure for fishery acoustic surveys in the Laurentian Great Lakes, North America. *ICES J Mar Sci* 66:1391-1397

Sawada K, Furusawa M, Williamson N (1993) Conditions for the precise measurement of fish target strength in situ. *J Mar Acoust Soc Jpn* 2:73-79

Scott WB, Scott MG (1988) Atlantic fishes of Canada. *Can B Fish Aquat Sci* 219:731 pp

Shimada K, Kamoshida T, Itoh M, Nishino S, Carmack E, McLaughlin F, Zimmermann S, Proshutinsky A (2006) Pacific Ocean inflow: Influence on catastrophic reduction of sea ice cover in the Arctic Ocean. *Geophys Res Lett* 33:L08605

Simard Y, Lavoie D, Saucier FJ (2002) Channel head dynamics: capelin (*Mallotus villosus*) aggregation in the tidally driven upwelling system of the Saguenay St. Lawrence Marine Park's whale feeding ground. *Can J Fish Aquat Sci* 59:197-210

Simard Y, McQuinn I, Montminy M, Lang C, Miller D, Stevens C, Wiggins D, Marchalot C (1997) Description of the HAC format for raw and edited hydroacoustic data, version 1.0. *Can Tech Rep Fish Aquat Sci* 2174

Simard Y, McQuinn I, Montminy M, Lang C, Stevens C, Goulet F, Lapierre J-P, Beaulieu J-P, Landry J, Samson Y, Gagné M (2000) CH2, Canadian Hydroacoustic data analysis tool 2 user's manual (version 2.0). *Can Tech Rep Fish Aquat Sci* 2332

Simmonds E J, MacLennan DN (2005) *Fisheries Acoustics: Theory and practice*. Blackwell Publishing, Oxford, 429 pp

Stroeve J, Serreze M, Drobot S, Gearhead S, Holland M, Maslanik J, Meier W, Scambos T (2008) Arctic sea ice extent plummets in 2007. *EOS* 89:13-20

Tremblay JE, Gagnon J (2009) The effects of irradiance and nutrient supply on the productivity of Arctic waters: a perspective on climate change. *Influence of climate change on the changing Arctic and sub-Arctic conditions*:73-93

Trevorrow MV (2001) An evaluation of a steerable sidescan sonar for surveys of near-surface fish. *Fish Res* 50:221-234

Welch HE, Bergmann MA, Siferd TD, Martin KA, Curtis MF, Crawford RE, Conover RJ, Hop H (1992) Energy flow through the marine ecosystem of the Lancaster Sound region, Arctic Canada. *Arctic* 45:343-357

Welch HE, Crawford RE, Hop H (1993) Occurrence of Arctic cod (*Boreogadus saida*) schools and their vulnerability to predation in the Canadian High Arctic. *Arctic* 46:331-339

Woodgate RA, Aagaard K, Swift JH, Falkner KK, Smethie WM (2005) Pacific ventilation of the Arctic Ocean's lower halocline by upwelling and diapycnal mixing over the continental margin. *Geophys Res Lett* 32:L18609

Wright B (2005) Ice-related R&D requirements for Beaufort Sea production systems. National Research Council Canada, Ottawa, 59 pp