

GÉRALD DARNIS

**STRUCTURE DE LA COMMUNAUTÉ DE
ZOOPLANCTON DU PLATEAU DU MACKENZIE
(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

2007

Résumé

L'objectif de mon étude était de décrire à l'aide d'analyses multivariées et d'espèces indicatrices la biogéographie automnale du zooplancton du sud-est de la Mer de Beaufort en 2002. Une communauté néritique, caractérisée par un régime herbivore et le taxon dominant *Pseudocalanus* spp., occupait le plateau du Mackenzie et la baie de Franklin. Deux communautés océaniques, représentées principalement par des omnivores et des carnivores, étaient localisées dans la polynie du Golfe d'Amundsen et sur le talus continental, respectivement. L'assemblage de la polynie présentait la biomasse la plus élevée et *Calanus hyperboreus*, *Metridia longa*, *Oithona similis* et *Oncaea borealis* en constituaient les espèces dominantes et indicatrices. Cette répartition des assemblages était influencée essentiellement par la topographie et la dynamique du couvert de glace au cours de la saison de production biologique. Ainsi, il est prédit qu'une réduction de la banquise, telle qu'anticipée dans le présent contexte de réchauffement climatique, affectera les patrons de distribution du zooplancton, un élément clé de l'écosystème marin de cette région arctique.

Abstract

The objective of my study was to describe the biogeography of the zooplankton in the southeastern Beaufort Sea in the fall 2002 by means of multivariate and indicator species analysis. A neritic community characterized by herbivory and the dominant taxon *Pseudocalanus* spp., occurred on the Mackenzie shelf and in Franklin Bay. Two oceanic communities, in which omnivore and carnivore feeding modes dominated, were located in the Amundsen Gulf Polynya and over the continental slope respectively. The polynya assemblage displayed the highest biomass with the dominant species *Calanus hyperboreus*, *Metridia longa*, *Oithona similis*, and *Oncaea borealis* as indicator species. This repartition of zooplankton assemblages was influenced mostly by the topography and the ice cover dynamic during the season of high biological production. Hence, it is predicted that a reduction in ice cover, as anticipated in the present context of global warming, will alter the distribution patterns of zooplankton, a key element of the marine ecosystem in the Arctic.

Avant-propos

Le corps de ce mémoire a été rédigé en anglais sous forme d'article scientifique. À l'automne 2002, j'ai participé à la collecte des échantillons qui ont servi à la réalisation de cette étude. J'ai effectué les analyses statistiques et composé le manuscrit en entier. À des étapes clés du processus d'écriture, les commentaires de mon directeur Louis Fortier ont guidé mon travail. Les Professeurs Louis Fortier et David Barber sont coauteurs du manuscrit inclus dans le mémoire et qui sera soumis pour publication à la revue « Journal of Marine Systems ».

Je tiens à remercier mon directeur pour m'avoir accordé sa confiance et laissé grande latitude durant mon cheminement. Je lui suis aussi reconnaissant de m'avoir ouvert grand les portes du monde arctique, un univers fascinant que je veux continuer à connaître et aider à protéger. Dominique Robert et Keith Levesque ainsi que les amis et collègues du labo, par leur sollicitude à mon égard, m'ont aidé à chasser les quelques moments de doute qui ont parfois vainement tenté d'obscurcir mon parcours. Mes remerciements vont évidemment à mes compagnons d'échantillonnage: Anna Prokopowicz, Louis Létourneau, Luc Michaud et Nicolas Rolland, ainsi qu'aux membres d'équipage du brise glace de la garde côtière canadienne « Pierre Radisson » pour leur aide précieuse sur le terrain dans des conditions météorologiques parfois pénibles. Mathieu Cusson m'a apporté une aide efficace lors du choix et des premiers essais des méthodes d'analyse employées pour ma recherche. Par ses commentaires appropriés et ses encouragements ardents, ma délicieuse Lena a joué un rôle des plus important tout au long du processus de rédaction de mon mémoire. Merci également à Josée Michaud pour ses conseils éclairés lors de la révision du manuscrit. Les données recueillies par d'autres équipes impliquées dans le projet pluridisciplinaire CASES ont été nécessaires à la réalisation de cette étude. Je remercie particulièrement Christian Nozais et Karine Lacoste pour les données de biomasse phytoplanctonique, Yves Gratton et son équipe pour les données physiques et David Barber et son équipe pour les informations liées au couvert de glace.

Ce projet n'aurait sans doute pas pu voir son commencement sans le soutien d'Yves Hayot pour qui je nourris un infini respect. Après sa tentative de faire de moi un vrai Martiniquais rompu au travail des plantations de banane et des distilleries de rhum, il a accepté de bon cœur de m'aider dans cette entreprise. Je remercie Québec-Océan pour son aide financière.

À la mémoire de mon père

Table des matières

Résumé.....	i
Abstract.....	ii
Avant-propos.....	iii
Table des matières.....	vi
Liste des tableaux.....	viii
Liste des figures.....	ix
Introduction générale.....	11
1.1 Le milieu marin arctique.....	11
1.1.1 Géographie et aspects environnementaux.....	11
1.1.2 Production primaire.....	11
1.1.3 Zooplancton.....	12
1.2 Réchauffement climatique dans l'Arctique.....	13
1.2.1 Impacts sur les processus physiques.....	13
1.2.2 Impacts sur la production primaire.....	14
1.2.3 Impacts sur la production secondaire.....	15
1.2.4 Impacts écosystémiques.....	16
1.3 Importance du zooplancton.....	17
1.4 Objectifs de recherche.....	19
Sea ice and the onshore-offshore gradient in the zooplankton community of the southeastern Beaufort Sea in early fall.....	21
1.5 Résumé.....	21
1.6 Abstract.....	22
1.7 Introduction.....	23
1.8 Materials and methods.....	24
1.8.1 Study area.....	24
1.8.2 Sea ice data.....	27
1.8.3 Sampling at sea.....	27
1.8.4 Laboratory analyses.....	28
1.8.5 Data analyses.....	28
1.9 Results.....	30
1.9.1 Hydrography and phytoplankton biomass.....	30
1.9.2 Zooplankton assemblages.....	33
1.9.3 Indicator species.....	40
1.9.4 Environmental variables underpinning the biogeography of zooplankton assemblages.....	41
1.9.5 Inter-assemblage differences in zooplankton abundance, biomass, and composition.....	43
1.9.6 Trophic characteristics of the assemblages.....	46
1.10 Discussion.....	48
1.10.1 Biogeography of zooplankton assemblages in southeastern Beaufort Sea.....	48
1.10.2 Environmental forcing of zooplankton diversity in southeastern Beaufort Sea.....	50
1.10.3 Depth, sea-ice, and regional differences in zooplankton biomass.....	51
1.10.4 Conclusions.....	53

1.11 Acknowledgements.....	54
Conclusions générales.....	55
Références bibliographiques.....	58

Liste des tableaux

- Table 1. Percent occurrence, mean abundance integrated over the water column (ind m⁻²), and percent contribution of various taxa to each zooplankton assemblage defined by the cluster analysis. The number of taxa and the Shannon-Wiener diversity index (H') are given.....35
- Table 2. Ranking of taxa according to their relative contribution (%) to the multivariate dissimilarities between pairs of the assemblages defined by the cluster analysis.40
- Table 3. Multiple regression analysis between environmental variables and the scores of stations on the first and second axes of the NMDS ordination (see Fig. 6). Regression weights were calculated using Eq. (1). Adj. r²: adjusted coefficient of determination measuring the proportion of the variance explained by the linear model. For ANOVA p values: * p < 0.05, ** p < 0.005, *** p < 0.0001, ns = not significant.....42
- Table 4. Spearman's rank correlation coefficients (r_s) between environmental variables and the abundance integrated over the water column of dominant and/or indicator taxa. Temperature is averaged over the water column and Chl a is integrated from the surface to 60 m. Number of sampling sites (n) = 32. * p < 0.01; ** p < 0.001; *** p < 0.0001.43

Liste des figures

- Figure 1. (a) Bathymetry of southeastern Beaufort Sea with cruise track of the CCGS *Pierre Radisson* and zooplankton sampling stations during the Canadian Arctic Shelf Exchange Study (CASES) expedition from 22 September to 14 October 2002. (b) Sea ice climatology (% cover) averaged over the period 1979-2004 for the week 11-18 June.26
- Figure 2. Vertical profiles of salinity, temperature and chlorophyll a at stations typical of the Beaufort Slope (Station 45), the Cape Bathurst Polynya (Station 95) and the Mackenzie Shelf (Station 66). Note the log scale of the pressure axis.32
- Figure 3. Distribution of Chl a integrated from the surface to 60 m (mg m^{-2})33
- Figure 4. Dendrogram produced by the clustering of the 36 stations sampled in early fall in southeastern Beaufort Sea based on the relative abundance of mesozooplankton taxa. The abundance of each taxon integrated from the bottom to the surface (number m^{-2}) was expressed as proportion of total zooplankton abundance at the station and arcsine $\sqrt{\quad}$ transformed prior to analysis of the Bray-Curtis similarity matrix by the UGPM linkage method.37
- Figure 5. Geographical distribution of the three mesozooplankton assemblages identified by the cluster analysis of the sampling stations. Two outlier stations belonging to none of the three clusters are indicated (■).38
- Figure 6. Non-metric Multidimensional Scaling (NMDS) ordination of the 34 sampling stations (outlier stations 6 and 92 excluded) based on the taxonomic composition of the mesozooplankton. The three groups of stations corresponding to three distinct zooplankton assemblages (Shelf, Polynya and Slope) as determined by cluster analysis are encircled. The Bray-Curtis similarity index was used for the similarity matrix. Stress value = 0.12. Significant multiple regression lines between environmental variables and NMDS scores are represented. The proportion (%) of the variance in zooplankton composition explained by an environmental variable is indicated.39
- Figure 7. Statistically significant indicators of the three distinct mesozooplankton assemblages (Shelf, Polynya, Slope) corresponding to the biogeographical regions identified by cluster analysis of the sampling stations. The significance of the indicator species was tested by a Monte Carlo randomization test of the IndVal statistic. Indicator values are indicated in parenthesis and only taxa with a value >25% are shown.41
- Figure 8. Total zooplankton abundance (a) and biomass (b) in the three biogeographical regions defined by the cluster analysis of the sampling stations. Error bars represent the standard deviation.44
- Figure 9. Relative numerical (left panels) and biomass (right panels) composition of zooplankton in the three mesozooplankton assemblages. For the numerical

composition, only the taxa that accounted for more than 1 % of relative abundance are displayed as distinct slices in the pie.45

Figure 10. Relative contribution in numbers (a) and biomass (b) of feeding modes in the three zooplankton assemblages determined by cluster analysis of the sampling stations.47

Introduction générale

1.1 Le milieu marin arctique

1.1.1 Géographie et aspects environnementaux

Le milieu marin arctique comprend deux principaux bassins océaniques profonds, les bassins Canada et Eurasien, entourés de vastes plateaux continentaux qui occupent jusqu'à 60 % de la surface océanique, en incluant l'archipel arctique canadien. Une caractéristique importante de cette région polaire est la grande saisonnalité du cycle de radiation solaire dont l'intensité varie de presque zéro durant l'hiver à des valeurs estivales maximales pendant la période de 24 heures d'ensoleillement. Cela contraste avec la relative stabilité de la température des couches d'eau arctiques qui demeure basse (oscillant autour de 0°C) tout au long de l'année. Par ailleurs, formant une méditerranée ouverte sur les océans Pacifique et Atlantique par essentiellement deux passages étroits que sont le détroit de Béring et le détroit de Fram, les mers arctiques sont fortement influencées par les apports d'eau douce des grands fleuves sibériens du côté eurasiatique et du Mackenzie du côté nord-américain. Mais un des paramètres définissant le mieux l'Océan Arctique est la présence d'un couvert de glace constitué d'une banquise permanente en son centre et dont la superficie peut doubler au cours de la saison froide par accréation de glace marine annuelle en périphérie. La banquise et l'épaisseur variable de neige la recouvrant affectent considérablement les échanges d'énergie et de matière entre l'atmosphère et l'océan en jouant un rôle d'isolant à l'interface entre les deux (Iacozza et Barber, 1999). La combinaison de l'ensemble de ces éléments contribue à faire de l'environnement marin arctique l'un des habitats les plus extrêmes de la planète, auquel se sont toutefois bien adaptées une flore et une faune uniques.

1.1.2 Production primaire

Dans les mers arctiques, une faible radiation solaire incidente hivernale et un épais couvert de glace et de neige durant la majeure partie de l'année limite la majorité de la production

primaire marine à une courte période en été. Toutefois, par leur adaptation à l'utilisation de radiations photosynthétiquement actives (PAR) extrêmement réduites, les algues de glace sont en mesure de commencer leur croissance sous la banquise et dans les réseaux de canaux de saumure parcourant la couche inférieure de cette dernière avant qu'elle ne fonde (Horner et Schrader, 1982). Cette production primaire représente la toute première source de nourriture exploitée au printemps par une communauté d'hétérotrophes protozoaires et métazoaires sympagiques, ainsi que par des espèces zooplanctoniques capables de brouter les diatomées sous la glace (Legendre et al., 1992; Hattori et Saito, 1997; Fortier et al., 2002). Par la suite, l'augmentation des PAR et la stratification des eaux de surface induites par la fonte du couvert de glace, assurent les conditions favorables à une floraison phytoplanctonique dont l'ampleur et la durée seront liées à la concentration de sels nutritifs dans la couche photique. La variabilité interannuelle dans le moment de la fonte de la neige et de la glace marine peut donc provoquer des différences substantielles dans le moment et l'intensité des cycles de production primaire des algues de glace et du phytoplancton, conditionnant de la sorte l'ensemble de la productivité biologique (Fortier et al., 2002).

1.1.3 Zooplancton

Les copépodes herbivores composent la part la plus importante de la biomasse zooplanctonique et assurent ainsi l'essentiel du transfert d'énergie des producteurs primaires aux niveaux trophiques supérieurs, occupés par les vertébrés tels que le l'ours polaire au sommet du réseau trophique pélagique arctique (Welch et al., 1992). Le zooplancton arctique ne présente pas une grande diversité d'espèces. En revanche, ces dernières ont développé diverses stratégies adaptatives leur permettant de persister dans un milieu marin caractérisé par une très haute saisonnalité et variabilité spatio-temporelle de la disponibilité de nourriture (Conover et Huntley, 1991). Certains groupes pratiquent des migrations verticales ontogéniques et saisonnières à de grandes profondeurs et entrent en diapause à la fin de la saison de production, ce qui leur permet de réduire leurs besoins énergétiques (Conover et Siferd, 1993; Madsen et al., 2001). Les copépodes herbivores du genre *Calanus* sont en outre capables de répondre rapidement à une exposition soudaine de nourriture et d'accumuler des réserves sous forme de lipides qu'ils utiliseront pendant les périodes de faible disponibilité en phytoplancton, notamment pour assurer leur survie

hiémale. D'un autre côté, l'exploitation opportuniste d'une variété de sources de nourriture et l'emploi de stratégies de quêtes alimentaires économes en énergie permettent à plusieurs espèces omnivores de demeurer actives au cours d'un cycle annuel entier. Quant au transfert trophique vertical d'énergie, le niveau de couplage entre la production primaire pélagique et la production secondaire benthique est intimement dépendant de la structure du réseau alimentaire pélagique qui influe sur la qualité et la quantité de matière organique atteignant le fond marin (Grebmeier et Barry, 1991). En effet, un broutage intense de la production primaire par les hétérotrophes et un recyclage de la matière organique biogène produite dans la colonne d'eau limitera l'exportation de matière organique au benthos ainsi que la séquestration de carbone non consommé dans les sédiments (Wassmann, 1998).

1.2 Réchauffement climatique dans l'Arctique

1.2.1 Impacts sur les processus physiques

Un large consensus rejoignant une majorité de climatologues internationaux soutient que les effets du réchauffement climatique se feront sentir premièrement et le plus intensément dans les régions polaires (Anisimov et al., 2001). Nombre de bouleversements liés aux variations climatiques sont considérés dans le rapport d'évaluation des impacts du réchauffement climatique dans l'Arctique (ACIA, 2005), réalisé par plus de 250 chercheurs. Le rôle joué par l'accroissement des gaz à effets de serre d'origine anthropique dans ces bouleversements climatiques est de plus en plus reconnu (Vinnikov et al., 1999; Moritz et al., 2002; Alley et al., 2003; Levitus et al., 2005). En premier lieu, plusieurs études sur le terrain et mesures satellitaires montrent que l'Océan Arctique et ses mers périphériques se réchauffent plus vite que les autres océans (Dickson, 1999; Rigor et al., 2000; Comiso, 2003; Zhang, 2005). Cela s'est traduit par une diminution substantielle de la superficie du couvert de glace arctique au cours des dernières décennies; un phénomène qui semble même s'être accentué au cours des dernières années à la vue des quatre records successifs d'étendue minimale de glace marine mesurés en été de 2002 à 2005 (Serreze et al., 2003; Lindsay et Zhang, 2005; Stroeve et al., 2005). En concomitance, l'épaisseur de la glace pluriannuelle aurait connu une réduction de près de 40 % (Rothrock et al., 1999; Tucker et al., 2001; Wadhams et Davis, 2001). Plusieurs modèles couplés du climat du

globe (encore appelés modèles de circulation générale), mentionnés dans le rapport ACIA, vont jusqu'à prédire une disparition complète de la banquise arctique en été à l'horizon du 21^{ème} siècle. L'ordre et la qualité des événements, tant sur le point de leur nature que de leur intensité, pouvant amener à un tel futur restent cependant difficiles à cerner en raison de boucles de rétroaction climatique complexes qui risquent de se mettre en place (ACIA, 2005; Wang et al., 2005) et du fait d'un manque de données permettant une meilleure validation des modèles dans ces régions difficiles d'accès. Il demeure que, de par leur localisation marginale, ce sont les écosystèmes marins des plateaux continentaux arctiques qui subiront de manière plus prononcée les changements de superficie, d'épaisseur et de durée d'englacement dus au réchauffement global (Chen et al., 2003).

1.2.2 Impacts sur la production primaire

Les impacts d'une réduction du couvert de glace, d'une augmentation de température de l'eau et des effets de la tension du vent, ainsi que l'afflux accrue d'eau douce, sur les communautés planctoniques se traduiront d'abord par l'induction de changements dans la physiologie, la phénologie et la biogéographie des organismes (Beaugrand et al., 2002; Edwards et Richardson, 2004; Richardson et Schoeman, 2004). Au delà de l'amplification des taux métaboliques chez le phytoplancton, le réchauffement, par la fonte précoce du couvert de glace en décaillant, augmentera la fréquence des phénomènes physiques de mélange dans la colonne d'eau et de remontée d'eau aux marges continentales pendant la période estivale (Carmack et Chapman, 2003). Ces apports d'eaux plus riches en éléments nutritifs souvent limitants en surface, combinés à une disponibilité accrue d'énergie solaire, pourront potentiellement favoriser la production primaire pélagique (Hansell et al., 1998). De plus, cette dernière sera à même de débiter plus tôt en saison. L'augmentation de la décharge des grands fleuves arctiques anticipée par les modèles de circulation générale (Syvitski et Andrews, 1994), ainsi que d'autres changements des conditions abiotiques telles que la profondeur de la couche de mélange, influenceront sur la structure et la composition des communautés phytoplanctoniques (Garibotti et al., 2003). Dans certains cas, une expansion de la couche de mélange à des profondeurs supérieures à 80 mètres pourrait éventuellement produire les conditions favorables aux assemblages dominés par

des phytoflagellées qui remplaceraient les communautés à diatomées caractérisées par des cellules plus grosses.

1.2.3 Impacts sur la production secondaire

La revue de Hugues (2000), traitant des impacts déjà répertoriés du réchauffement global sur divers écosystèmes de la planète, fait mention de plusieurs mécanismes par lesquels ces changements s'opéreront au sein des communautés biologiques. La plupart de ces processus peuvent être repris ici afin d'essayer d'entrevoir les réponses probables des assemblages de zooplancton arctiques aux événements liés à l'augmentation rapide et inéluctable des concentrations de CO₂ atmosphérique et d'autres gaz à effets de serre. Si les conditions adéquates de disponibilité de nourriture sont présentes, une température plus élevée dans la couche d'eau de surface entraînera une augmentation des taux de fécondité, de croissance et de développement de certaines espèces (Vidal, 1980b; Vidal, 1980a; McLaren et al., 1989; Hirst et al., 2003). En conséquence, la production secondaire des populations des copépodes herbivores clés que sont *Calanus glacialis*, *Calanus hyperboreus* et *Pseudocalanus* spp. se verrait certainement amplifiée, et cet effet pourrait se répercuter sur les productions des niveaux trophiques supérieurs. Des changements dans la phénologie de certains organismes du zooplancton sont également attendus dans un milieu où la production biologique est déjà hautement saisonnière. En comparaison avec ce qui est observé présentement, des décalages dans les périodes de reproduction, les migrations annuelles et le début et la fin de la période de diapause sont probables. Cependant, les signaux environnementaux déclencheurs de ces processus n'ayant pas encore été bien circonscrit, il est pour l'instant difficile d'évaluer ces effets.

Par définition, les déplacements horizontaux du plancton (du grec *plagktos*: errant) sont déterminés par les courants. Une advection amplifiée de masses d'eau d'origine atlantique ou pacifique, anticipée par certains modèles, entraînerait un transport accru d'espèces inhérentes à ces eaux de zones tempérées dans un Océan Arctique moins froid. Des espèces subarctiques d'origine atlantique comme *Calanus finmarchicus* se rencontrent déjà dans certaines régions de hautes latitudes telles que la mer de Laptev et la polynie des Eaux du Nord qui sont influencées par la couche intermédiaire atlantique (Kosobokova et al., 1998;

Ringuette et al., 2002). Toutefois, ce copépode dominant le zooplancton nord atlantique ne semble pas encore pouvoir établir de populations capables de compléter leur cycle vital dans ces régions de l'Arctique. Cela est probablement dû à des conditions de températures encore trop rigoureuses et peut être aussi à une variabilité temporelle trop grande dans la disponibilité de phytoplancton (Melle et Skjoldal, 1998). Le détroit de Béring est également une voie d'entrée d'organismes zooplanctoniques du nord pacifique. Ces derniers pourraient alors être transportés en grand nombre dans la mer de Beaufort où leur implantation permanente aurait lieu à mesure que la banquise s'y fasse moins présente. D'un autre côté, la disparition de la banquise représentera une perte d'habitat pour des espèces qui viennent à sa surface pour s'y alimenter avant le lancement de la production de phytoplancton (Gradinger, 1995).

1.2.4 Impacts écosystémiques

Si les scénarios présentés ci-dessus se mettent en place, de profonds retentissements au niveau des interactions interspécifiques et de la trophodynamique au sein de l'écosystème marin pélagique en résulteront. Un risque important est une augmentation des fréquences de découplage entre les cycles vitaux des producteurs primaires et des producteurs secondaires. Une fonte de la banquise tôt au printemps pourrait initier des floraisons précoces du phytoplancton dans des eaux encore froides à un moment où le zooplancton herbivore, peu abondant et à la productivité faible, n'est pas encore préparé à exploiter pleinement cette disponibilité soudaine et temporaire d'une biomasse élevée de phytoplancton. Cette absence de coïncidence entre le maximum de production primaire et la production du zooplancton aboutirait, par répercussion sur l'ensemble du réseau trophique, à un appauvrissement de la production biologique pélagique totale au profit de la production secondaire benthique. Par ailleurs, des changements dans la structure des communautés de phytoplancton pouvant favoriser des espèces de petite taille ($<5 \mu\text{m}$), engendreraient un facteur de sélection contre les gros copépodes qui dominent le mésozooplancton arctique classique, et dont l'efficacité d'alimentation devient limitée au dessous d'une taille seuil de cellule (Huntley, 1981). En revanche, le microzooplancton formé de dinoflagellés hétérotrophes et de ciliés pourrait être favorisé par de telles conditions, au même titre que le mésozooplancton microphage, représenté dans l'Arctique

surtout par les appendiculaires. Du fait de leur taux de croissance et durée de renouvellement rapides leur conférant un caractère hautement opportuniste, les méduses, siphonophores et cténophores composant le groupe carnivore du zooplancton gélatineux, pourraient tirer avantage de la perturbation d'écosystèmes marins pélagiques arctiques pour y devenir un élément dominant. En abondance élevée, ces prédateurs sont en mesure d'exercer un contrôle de prédation sévère sur les populations de zooplancton et d'ichtyoplancton. Cela a déjà été observé dans certains écosystèmes marins dégradés par l'action humaine (Mills, 1995). Dans les années 1990, Brodeur et al. (1999) ont ainsi documenté une augmentation drastique, par rapport à la décennie précédente, de l'importance du zooplancton gélatineux prédateur dans la communauté de zooplancton de l'est de la mer de Béring. D'après ces chercheurs, ce phénomène est possiblement lié aux changements climatiques. D'autres bouleversements majeurs observés aussi dans l'écosystème du nord de la mer de Béring, à la périphérie pacifique de l'Océan Arctique, auraient résulté de changements de la dynamique des glaces issus d'une augmentation de la température atmosphérique dans cette région (Grebmeier et al., 2006). L'établissement de nouvelles espèces issues de latitudes tempérées pourrait par ailleurs influencer significativement les interactions de compétition interspécifique et les relations prédateur-proie, aboutissant à des changements dans la structure et la composition des communautés en place. Ultimement, le remplacement d'espèces arctiques par des espèces sub-arctiques nord atlantiques et nord pacifiques est une possibilité sérieuse. Nos connaissances rudimentaires de la biodiversité et des interactions écologiques au sein des écosystèmes marins arctiques ne permettent pas de tester ces hypothèses sur le sort de ces écosystèmes face aux changements rapides engendrés par le réchauffement climatique aux hautes latitudes. Notamment, le rôle joué par le zooplancton mérite d'être mieux cerné en regard de son importance dans les processus majeurs liés au cycle biogéochimique du carbone et qui relie l'océan au climat global.

1.3 Importance du zooplancton

Le zooplancton marin occupe une place prépondérante dans le réseau trophique pélagique arctique. Ces organismes hétérotrophes transforment la matière organique synthétisée par le phytoplancton et acheminent le carbone vers différents flux biogéochimiques. Ainsi,

certaines espèces peuvent prendre une part active au fonctionnement de la « pompe biologique », c'est-à-dire le transfert en profondeur du carbone biogène et sa séquestration pour des millénaires dans les couches profondes de l'océan et dans les sédiments. En reconditionnant sous forme de pelotes fécales plus volumineuses et denses les cellules de phytoplancton non assimilées, les gros copépodes herbivores et les appendiculaires sont capables d'accélérer le flux vertical de matière organique. En outre, certains de ces mêmes copépodes, notamment *Calanus glacialis* et *C. hyperboreus*, après avoir efficacement incorporé le carbone organique sous forme de tissus vivant et de réserves lipidiques dans la zone euphotique pendant la courte saison de production biologique arctique, effectueront une migration vers les profondeurs de l'océan (>1000m) pour hiverner. Pendant cette période de plusieurs mois, la respiration d'une partie de l'énergie stockée afin d'assurer les fonctions vitales de base contribuera à l'émission et à la séquestration séculaire de CO₂ dans les masses d'eau profondes. Dans les mers arctiques, *Calanus glacialis* et *C. hyperboreus* représentent souvent jusqu'à 80 % de la biomasse de zooplancton (Kosobokova et al., 1998; Arashkevich et al., 2002; Hopcroft et al., 2005). De plus, *Calanus* et quelques autres espèces abondantes, telles que *Pseudocalanus* spp. qui emmagasinent également des réserves lipidiques à haute teneur énergétique, représentent un vecteur efficace de carbone dans le flux trophique vers les vertébrés prédateurs.

Une autre composante, dominante du mésozooplancton (organismes <2000 µm) en terme d'abondance, est formée par les organismes de petite taille (200-1000 µm). Ces derniers, généralement omnivores et/ou détritivores, influencent diversement le devenir du carbone biogène dans la colonne d'eau en affectant l'efficacité de la pompe biologique. D'une part, sous certaines conditions de disponibilité de nourriture, ils peuvent être amenés à utiliser les pelotes fécales des gros herbivores comme source de nourriture (coprophagie) ou simplement à les fragmenter par contact et manipulation (coprorhexie). Ces actions favorisent la rétention et le recyclage de carbone dans la couche de surface au détriment de son exportation en profondeur (Beaumont et al., 2001; Wexels Riser et al., 2002). Il est à noter que l'ensemble du zooplancton participe à la fragmentation de nourriture en des particules plus petites par émiettement au cours de l'alimentation (« sloppy feeding »). Ce processus amène également à l'émission de matière organique dissoute qui représente un substrat pour la biomasse bactérienne marine. D'autre part, certaines de ces espèces de

zooplancton de petites dimensions peuvent exercer un contrôle de prédation sur le microzooplancton qui est un brouteur important du phytoplancton, et donc un acteur majeur du recyclage du carbone dans la couche euphotique. Un tel relâchement de la pression de broutage du microzooplancton sur la biomasse algale tendra à favoriser le flux vertical de matière organique sous forme d'agrégats de cellules phytoplanctoniques. De même, en exerçant une forte pression de prédation sur les brouteurs planctoniques, une importante composante carnivore au sein de la communauté zooplanctonique aura un effet positif sur l'export de carbone hors du domaine pélagique (Wassmann, 1998).

Au delà de ses fonctions primordiales dans l'écosystème marin arctique, le zooplancton suscite un intérêt en recherche pour sa qualité d'indicateur des changements climatiques (Hays et al., 2005) dans un environnement dont la mutation rapide nécessite d'être mieux documentée. Le zooplancton arctique n'est pas exploité commercialement et ainsi des altérations à long terme de sa composition et de sa structure peuvent être attribuables à des effets issus des changements climatiques. En outre, ces organismes, qui répondent rapidement aux variations de température et dont la répartition géographique dépend étroitement des courants océaniques, sont capables de montrer des modifications drastiques et donc facilement mesurables de leur distribution. Les communautés de zooplancton pourraient même représenter des indicateurs plus raffinés de changement que les variables environnementales elles-mêmes en raison de leurs signaux biologiques non linéaires qui amplifient les signaux de dérèglements environnementaux subtils (Taylor et al., 2002).

1.4 Objectifs de recherche

Mon étude s'inscrit dans un des sous-thèmes du projet international et pluridisciplinaire CASES (Canadian Arctic Shelf Exchange Study) dont l'objectif central est de comprendre et modéliser les réponses de l'écosystème marin du plateau continental du Mackenzie aux processus atmosphériques, océaniques et continentaux qui sont à l'origine de la variabilité de la superficie et de l'épaisseur du couvert de glace. L'écosystème de cette région de l'Arctique qui sert de terrain de chasse à plusieurs communautés inuites et dont la partie côtière est occupée depuis plusieurs décennies par des installations pétrolières demeure encore trop peu connu. Or, une amélioration de nos connaissances sur la dynamique des

communautés de zooplancton est nécessaire afin de pouvoir correctement appréhender les effets des changements climatiques sur les réseaux trophiques arctiques. L'objectif principal de ma recherche est de décrire la biogéographie du mésozooplancton au sud est de la mer de Beaufort.

Un premier objectif spécifique a été de définir par la mise en œuvre d'une analyse multivariable la distribution des communautés de zooplancton dans cette région d'étude complexe et hétérogène comprenant: (1) une portion du plateau continental du Mackenzie, (2) une section adjacente du talus de la mer de Beaufort et (3) une zone faisant partie du système circumarctique de polynies de séparation*.

J'ai ensuite cherché à caractériser les assemblages de zooplancton en décrivant leur composition spécifique et en identifiant les espèces indicatrices de chaque groupe. Le but de ce travail était aussi de distinguer des taxons importants qui pourraient servir à évaluer l'impact des changements climatiques sur l'écosystème grâce à un programme de monitoring pluriannuel de la région en automne et dont mon étude constitue la première étape. De plus, j'ai comparé les modes d'alimentation dominants au sein de chaque communauté zooplanctonique et j'ai discuté brièvement des incidences de ces différences sur le flux biogéochimique de carbone dans les secteurs occupés par ces communautés.

Mon dernier objectif spécifique a été d'examiner les liens pouvant exister entre les patrons de distribution du zooplancton et les facteurs environnementaux. Notamment, l'influence de la dynamique saisonnière de la banquise dans la région a été considérée.

* La polynie de séparation (flaw lead polynya) se définit comme l'étendue d'eau libre de glace qui se forme entre la banquise de terre (land fast ice) et le pack central mobile (central pack). Plus ou moins large selon la saison et les mouvements du pack central, cette polynie de séparation forme un système circumarctique parallèle à la côte qui court sur l'ensemble des plateaux continentaux arctiques.

Sea ice and the onshore-offshore gradient in the zooplankton community of the southeastern Beaufort Sea in early fall

1.5 Résumé

Des techniques multivariées et l'analyse d'espèces indicatrices ont été utilisées pour étudier des aspects de la structure des communautés de mésozooplancton sur le plateau du Mackenzie et les domaines adjacents de la Mer de Beaufort (Océan Arctique) en 2002. Une analyse de groupement et un cadrage multidimensionnel non métrique ont révélé trois communautés distinctes. Un groupe néritique (Groupe 1) se distribue sur le plateau du Mackenzie et dans la baie de Franklin. Les Groupes pélagiques 2a et 2b, extérieurs au plateau, occupent la polynie du Cap Bathurst et le talus de la Mer de Beaufort, respectivement. Plus de 95% de l'assemblage de zooplancton est formé de huit taxons de copépodes. *Pseudocalanus* spp. est le principal contributeur à la discrimination des groupes et la seule espèce indicatrice du Groupe 1. *Oithona similis*, *Oncaea borealis*, *Metridia longa* et *Calanus hyperboreus* sont tous indicateurs du Groupe 2a. *Cyclopina* sp. et *Microcalanus pygmaeus* sont indicateurs de l'habitat extérieur au plateau (Groupes 2a et 2b). Un mode d'alimentation herbivore prédomine dans le Groupe 1, alors que les omnivores et les carnivores gagnent en importance dans les assemblages 2a et 2b. La profondeur et la durée de la période de faible couvert de glace (<50% de couverture) pendant la saison de production sous-tendent les patrons de distribution des assemblages de zooplancton en automne ($r^2=0,71$ & $0,45$, respectivement). L'abondance de *Pseudocalanus* spp. est indépendante de la profondeur et augmente avec la durée de la saison de glace réduite ($r_s=0,438$), alors que les abondances de *Cyclopina* sp., *M. pygmaeus*, et des espèces indicatrices du groupe 2b montrent un patron inverse ($r_s=-0,467$ & $-0,5$, respectivement). Dans un contexte de réchauffement climatique, il est prédit que la réduction du couvert de glace sur le plateau du Mackenzie affectera les patrons de distribution du zooplancton au bénéfice potentiel d'espèces telles que *Pseudocalanus* spp.

1.6 Abstract

Cluster analysis and non-metric multidimensional scaling revealed three distinct mesozooplankton assemblages in south-eastern Beaufort Sea (Arctic Ocean) in September-October 2002. A neritic assemblage occurred on the Mackenzie Shelf and in Franklin Bay, while distinct off-shelf assemblages prevailed in the Cape Bathurst Polynya and on the Beaufort Slope respectively. Over 95% of the mesozooplankton was comprised of eight copepod taxa. *Pseudocalanus* spp. contributed predominantly to the discrimination of the three assemblages and was the only significant indicator of the Shelf assemblage. *Oithona similis*, *Oncaea borealis*, *Metridia longa* and *Calanus hyperboreus* were indicators of the Polynya assemblage. *Cyclopina* sp. and *Microcalanus pygmaeus* were indicative of the overall off-shelf community (Polynya and Slope assemblages). The importance of omnivores and carnivores increased from the shelf to the polynya and the slope. Station depth and duration of reduced ice conditions during summer (<50% ice concentration) underpinned the distribution of the assemblages ($r^2=0.71$ & 0.45 respectively). The abundance of *Pseudocalanus* spp. was independent of depth and increased with the duration of reduced ice conditions ($r_s=0.438$). The abundance of *Cyclopina* sp., *M. pygmaeus* and other indicators of the offshore assemblages followed the opposite trend ($r_s=-0.467$ & -0.5 respectively). Under continued climate warming, a reduction of the ice cover will affect the biogeography of mesozooplankton on and around the Mackenzie Shelf, to the potential advantage of *Pseudocalanus* spp. and other calanoid herbivores.

1.7 Introduction

Consistent with numerical simulations of anthropogenic climate change, satellite observations and field measurements indicate that the Arctic Ocean and its marginal seas are warming faster than other oceans (Dickson, 1999; Rigor et al., 2000; Comiso, 2003; Zhang, 2005). The extent of the arctic sea-ice cover has decreased by $\sim 8.1 \times 10^5 \text{ km}^2$ (7.4%) over the period 1978-2003 (Johannessen et al., 2004). A linear extrapolation of this trend indicates that the Arctic Ocean will be nearly free of ice during the summer months sometime between 2050 and 2080 (ACIA, 2005). However, successive unusually low September sea ice minima from 2002 to 2006 (NSIDC, 2006) suggest that the shrinking of the sea ice cover is accelerating, perhaps in response to a reduction in albedo as the area of open water expands (Serreze et al., 2003; Lindsay et Zhang, 2005; Stroeve et al., 2005). Ensemble simulations that take into account this albedo effect anticipate a seasonally ice-free Arctic Ocean by 2040 (Holland et al., 2006). The actual rate at which the Arctic Ocean will become ice-free in summer remains debated because of the complex climatic feedbacks that may develop as the sea-ice regime changes (ACIA, 2005; Wang et al., 2005). Clearly, however, the ice-free season is lengthening on the extensive Arctic shelves, and the neritic regions of the Arctic Ocean are likely to be impacted much earlier in this century than the central basins.

Arctic zooplankton species have developed specialized life strategies to adapt to an extremely short and variable season of biological production (typically several weeks) and to an extremely long season of ice cover (e.g. Conover et Huntley, 1991; Ringuette et al., 2002). Accordingly, a lengthening of the ice-free season is bound to have severe impacts on the zooplankton of the Arctic shelves, including the potential displacement of Arctic specialists by Atlantic and Pacific generalists. Signs of a reorganization of marine zooplankton communities are already evident at the periphery of the Arctic Ocean. Based on data collected by the Continuous Plankton Recorder survey, Beaugrand et al. (2002) documented a Pole-ward displacement of southern and temperate copepod assemblages by up to 10° of latitude in the northeast Atlantic between 1960 and 1999. This northward shift in the distribution of temperate species has coincided with a decrease in the number of sub-

arctic and arctic species. Such long-term changes are consistent with the expected response of biological systems to climate warming (Hughes, 2000).

The spatio-temporal distribution of zooplankton assemblages must be documented in order to model the impacts of a shift in sea-ice regime on the trophodynamics and biogeochemical cycles of Arctic shelves (Wassmann, 1998). Previous studies of the zooplankton of the Mackenzie Shelf have focused on the coastal area and inner shelf (Grainger et Grohe, 1975). Within the framework of the Canadian Arctic Shelf Exchange Study (CASES), the Mackenzie Shelf *stricto sensu*, as well as Amundsen Gulf, Franklin Bay, and the edge of the central Arctic ice pack were surveyed from September to mid-October 2002 to characterize the ecosystem at the end of the short summer season of enhanced biological production. In this study, we address the hypothesis that sea ice dynamics during the biological production season contribute to define zooplankton assemblages and their distribution in south-eastern Beaufort Sea in the fall. Indicator species, the relative importance of trophic strategies (herbivory, omnivory and carnivory), and oceanographic variables underpinning the distribution of the assemblages are analyzed.

1.8 Materials and methods

1.8.1 Study area

The Mackenzie Shelf is a rectangular shallow shelf bounded by the Mackenzie Canyon to the west, the Amundsen Gulf to the east, and the Beaufort slope to the north (Fig. 1a). The complex surface circulation between the Mackenzie Shelf and surrounding domains is driven mainly by wind forcing, the discharge of the Mackenzie River, and thermohaline convection when sea-ice forms (Carmack et Chapman, 2003). Beyond the shelf-break, the Polar Mixed Layer (0-50 m) sits over the Pacific Halocline (50-200 m) that itself overlays Atlantic Waters (>200 m). The surface circulation there is dominated by the south branch of the anticyclonic Beaufort gyre that entrains the pack ice and the surface waters westward (Carmack et Macdonald, 2002). Below ~80m, the eastward Beaufort Shelf-break Counter-current carries waters of Pacific origin along the slope (Pickart, 2004). The Mackenzie

Shelf is heavily influenced by the Mackenzie River which has the highest sediment and organic carbon loads of all Arctic rivers (Yunker et al., 1995).

Three different sea ice regimes occur in the area (e.g. Macdonald et al., 1995; Barber et Hanesiak, 2004): the landfast ice, the offshore pack ice and the Cape Bathurst Polynya. On the inner shelf, the landfast ice extends up to the 20 m isobaths and typically forms in October to break up sometime between May and early August. Beyond the shelf break, the offshore pack comprises mobile annual and multiyear sea ice that generally drifts clockwise with the Beaufort Sea Gyre. A circum-arctic flaw lead forms between the stationary landfast ice and the mobile offshore pack ice. The Cape Bathurst Polynya is a large sensible/latent heat polynya that results from the enlargement in spring of the circum-arctic flaw lead. It is located on average at the entrance of the Amundsen Gulf and often extends westward over the Mackenzie Shelf (Fig. 1b). On average from 1979 to 2004, the opening of the polynya (defined as the moment in spring when sea ice cover reaches 50%) has occurred in the second week of June (Fig. 1b). Satellite data indicate large interannual variability in the dynamics of sea ice retreat and formation in the Cape Bathurst Polynya (Arrigo et van Dijken, 2004; Barber et Hanesiak, 2004).

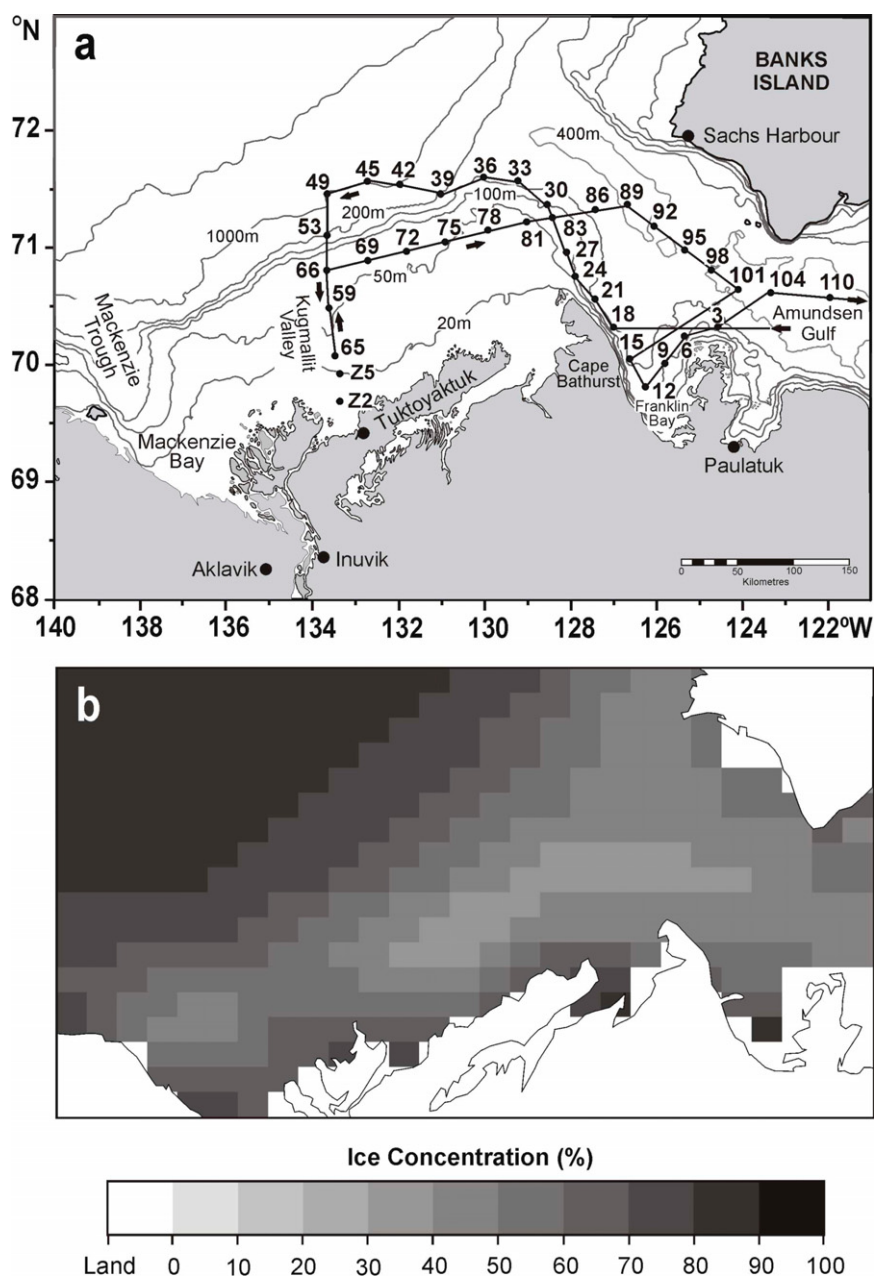


Figure 1. (a) Bathymetry of southeastern Beaufort Sea with cruise track of the CCGS *Pierre Radisson* and zooplankton sampling stations during the Canadian Arctic Shelf Exchange Study (CASES) expedition from 22 September to 14 October 2002. (b) Sea ice climatology (% cover) averaged over the period 1979-2004 for the week 11-18 June.

1.8.2 Sea ice data

Weekly average SMMR-SSM/I ice concentrations were calculated from daily ice concentration data provided by the National Snow and Ice Data Center (Cavalieri et al., 1997, updated 2004). Percent ice cover in the 25 x 25 km pixel containing each sampling station was estimated for each week from January 2002 to the sampling date.

1.8.3 Sampling at sea

Sampling was conducted from 22 September to 14 October 2002 at 36 stations spaced at intervals of approximately 15 nautical miles along the cruise track of the NGCC *Pierre Radisson* (Fig. 1). A Seabird Electronics[®] (SBE) carousel multi-bottle sampler (24 x 12L bottles) collected water samples at different depths for the determination of Chlorophyll a concentrations (Chl a). Water samples were filtered onto Whatman GF/F filters and Chl a concentration was determined after a 24-h extraction in 90% acetone at 5°C, using a 10-AU Turner Designs[®] fluorometer. A SBE911 plus[®] CTD mounted on the rosette provided profiles of salinity, temperature and *in situ* fluorescence. The Chl a concentrations determined at discrete depths were used to calibrate the *in situ* fluorescence signal.

The zooplankton sampler consisted of four 1-m² aperture, 6-m long, conical-square plankton nets (two with 200- μ m mesh and two with 500- μ m mesh) mounted side by side on a 2 x 2 m metal frame (Ringuette et al., 2002). Immediately after the CTD-rosette cast, this sampler was lowered cod-end first to avoid filtration on the downward trajectory and hauled vertically from 10 m above the bottom to the surface at a speed of 45 m min⁻¹. Filtered volume was estimated by a TSK[®] flow meter mounted inside one of the 200- μ m mesh net. Samples were preserved in a 4% buffered formalin solution in seawater.

On October 3, a 7-m long motor launch was used to sample two shallow stations (4-12 m) in the continuity of the north-south transect along the main axis of Kugmallit Bay (Fig. 1). The sampler consisted of a 1-m diameter ring net (750 μ m mesh) fitted with a GO[®] flow meter. The ring net was deployed in an oblique tow at a towing speed of approximately 60 m min⁻¹. The depth actually reached by the sampler was not known. The prime objective was to collect fish larvae, and the small-size mesozooplankton was certainly under-sampled

by the coarse mesh. Samples were preserved in a 4% buffered formalin solution in seawater.

1.8.4 Laboratory analyses

Zooplankton samples from the 200- μm mesh net were sieved through 150 μm and 1000 μm sieves. The two size fractions (200-1000 and >1000 μm) were resuspended in water and all the organisms in a known aliquot containing approximately 300 animals were counted and identified to species, or to the lowest possible taxonomical level when species identification proved difficult. The sibling arctic *Calanus glacialis* and Pacific sub-arctic *C. marshallae* that may co-occur in the region (Frost, 1974) were pooled in a single taxon because of uncertainties in distinguishing them. For similar reasons, members of the genus *Pseudocalanus* were not identified to species. Overall, 19 larvae and juveniles of Arctic cod (*Boreogadus saida*) were collected at 11 stations (5 on the shelf, 4 in the polynya, and 2 on the slope). The ichthyoplankton was certainly under-sampled by the vertical tows and, accordingly, the abundance of Arctic cod was not included in the present analysis.

1.8.5 Data analyses

A species by station matrix of abundance (individual m^{-2}) was created to explore the patterns in community structure using multivariate techniques. To attenuate the effects of large variation in the volume filtered due to the extensive depth range sampled (43-1080 m), abundances were expressed as proportions by dividing the abundance of each taxon by the summed abundance of all taxa in the sample. This proportion matrix was arcsine $\sqrt{}$ transformed to reduce the weight of highly abundant species and increase the impact of species likely to have been under-sampled (e.g. gelatinous zooplankton). Natural groupings of stations based on similarity in zooplankton composition were identified by a cluster analysis using the un-weighted pair-group average method with arithmetic means (UGPMA) and the Bray-Curtis similarity index. A non-metric multidimensional scaling (NMDS) ordination was applied to the same similarity matrix to produce a visual representation of the faunal similarities of the stations in a reduced space. A stress value associated with the ordination measures the discrepancy between the original data and its

derived representation. For a 2-dimensional ordination, Clarke and Warwick (2001) suggest that a stress value <0.2 gives a useful representation of the sample relationships. Two “outlier” stations identified by the cluster analysis were removed from the data set to prevent excessive compression of the distribution of the remaining stations in the NMDS plot. A similarity of percentages (SIMPER) analysis was carried out to identify the taxa most responsible for the dissimilarity between zooplankton assemblages. This technique computes the average similarity within and dissimilarity among groups. All multivariate analyses were conducted using the PRIMER v5[®] software package (PRIMER-E Ltd, Plymouth, UK).

Dry mass for each species was calculated using length-mass relationships taken from the literature (Kosobokova et al., 1998; Hopcroft et al., 2005). Uncommon taxa for which no length measurements were available were excluded from our calculations. Differences in zooplankton abundance, proportion, and biomass between groups of sites were tested using a nonparametric Kruskal-Wallis test and the Tukey-Kramer’s method for multiple comparisons of unequal sample sizes (Zar, 1999). The data were either log- or arcsinh^{1/2}-transformed to normalize the distributions.

To assess the prevalence of feeding strategies in the different assemblages, zooplankton taxa were grouped into herbivores, omnivores and carnivores according to their dominant food source as published in the literature.

The species representative of each group of stations were identified by the indicator value method (Dufrêne et Legendre, 1997). The statistical significance of the IndVal index was tested by a Monte Carlo randomization technique, using the freeware IndVal 2.0 (<http://mrw.wallonie.be/dgrne/sibw/outils/indval/home.html>).

To identify the environmental conditions that underpinned the distribution of the zooplankton assemblages, the coordinates (scores) of the stations on the NMDS axes were regressed against station depth; bottom-to-surface average temperature, salinity; temperature and salinity at 5 m; Chl a integrated over the water column, and from 0 to 60 m to include the Chl a maximum at every station; and duration of reduced ice cover season

(<50% ice concentration) prior to sampling. Time since the beginning of the survey was also used in the regression to verify if sampling date influenced the grouping.

Following Kruskal and Wish (1978), each environmental variable was used as the dependant variable and the coordinates for the two axes of the plot, summarizing the ecological data, as the independent variables. The direction of the line that maximizes the multiple correlation coefficients between a dependant variable and the R dimensions of the space is at an angle θ_r with the r^{th} coordinate axis. The cosine c_r of that angle is obtained from:

$$c_r = b_r / \sqrt{(b_1^2 + b_2^2 + \dots b_k^2)} \quad (1)$$

where $b_1, b_2, \dots b_k$ are the regression coefficients from the multiple regression $a + b_1x_1 + b_2x_2 + \dots b_kx_k$, where k is the number of dimensions of the NMDS. Based on this cosine, the lines representing the contribution (or weight) of an environmental variable in the partition of the zooplankton groups along the main axes of the NMDS were plotted on the ordination (the smaller the angle with the axis, the stronger this contribution).

1.9 Results

1.9.1 Hydrography and phytoplankton biomass

In 2002, sea-ice retreated rapidly in late May in the Cape Bathurst Polynya and on the eastern Mackenzie Shelf. By mid June, ice concentration reached <50% in the western Amundsen Gulf and the outer Mackenzie Shelf. Franklin Bay remained covered with landfast ice until early July. Over the Beaufort slope, no significant reduction of the ice cover occurred until early September. Frequent shifts in wind direction and strength forced sea ice in and out of the study area on several occasions during summer, especially in Amundsen Gulf. In September, the westward deep-water sampling transect (Fig. 1) paralleled the edge of the pack ice that had been moved beyond the shelf break by southeasterly winds. From early October onward, strong northerly winds and ice formation moved the ice edge south, and the west-east transect over the outer Mackenzie Shelf was conducted mostly in ice-covered waters.

The Polar mixed layer varied in thickness in response to frequent storms, but generally extended from the surface to 30 m (Fig. 2). The steep Pacific Halocline extended from the Polar mixed layer to about 200 m. Deep stations of the Beaufort slope and the Amundsen Gulf, the Pacific Halocline overlaid a warmer Atlantic layer below 200 m depth, as typically observed in the Canada Basin (Fig. 2).

Based on ocean color, Arrigo and van Dijken (2004) estimate the annual primary production at $160 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ in the Cape Bathurst Polynya in 2002, with an intense summer bloom peaking at $>7 \text{ mg Chl a m}^{-3}$ in late August. By the time our survey started in September, measured Chl a concentrations ranged from undetectable to $1.6 \text{ mg Chl a m}^{-3}$. The chlorophyll was evenly distributed in the 10-20 m thick surface mixed layer of the shelf and the Amundsen Gulf (Fig. 2). It formed a deep chlorophyll maximum ($\sim 50 \text{ m}$) at the slope (Fig. 2). Average phytoplankton biomass integrated from 0 to 60 m was higher in the Cape Bathurst Polynya and in Franklin Bay ($13.5 \text{ mg Chl a m}^{-2}$) than on the Mackenzie Shelf and Beaufort Slope (9.6 and $7.1 \text{ mg Chl a m}^{-2}$, respectively) (Fig. 3).

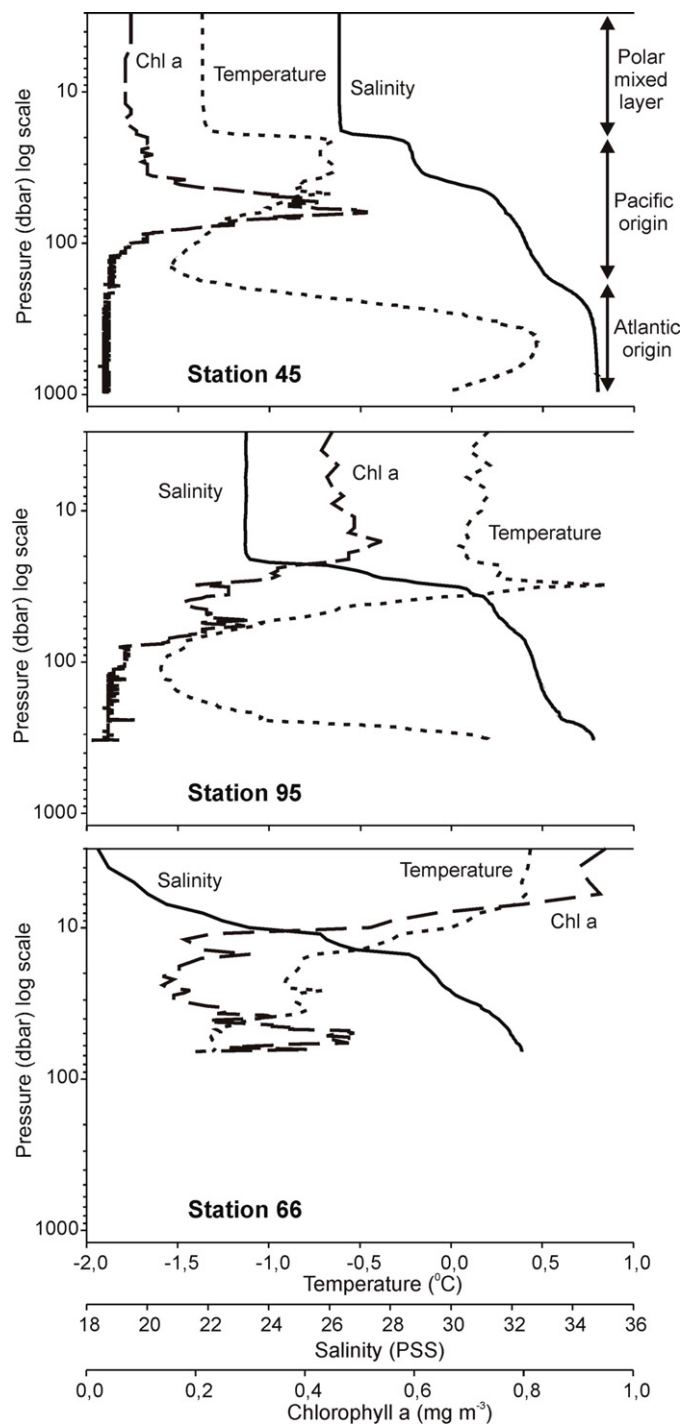


Figure 2. Vertical profiles of salinity, temperature and chlorophyll a at stations typical of the Beaufort Slope (Station 45), the Cape Bathurst Polynya (Station 95) and the Mackenzie Shelf (Station 66). Note the log scale of the pressure axis.

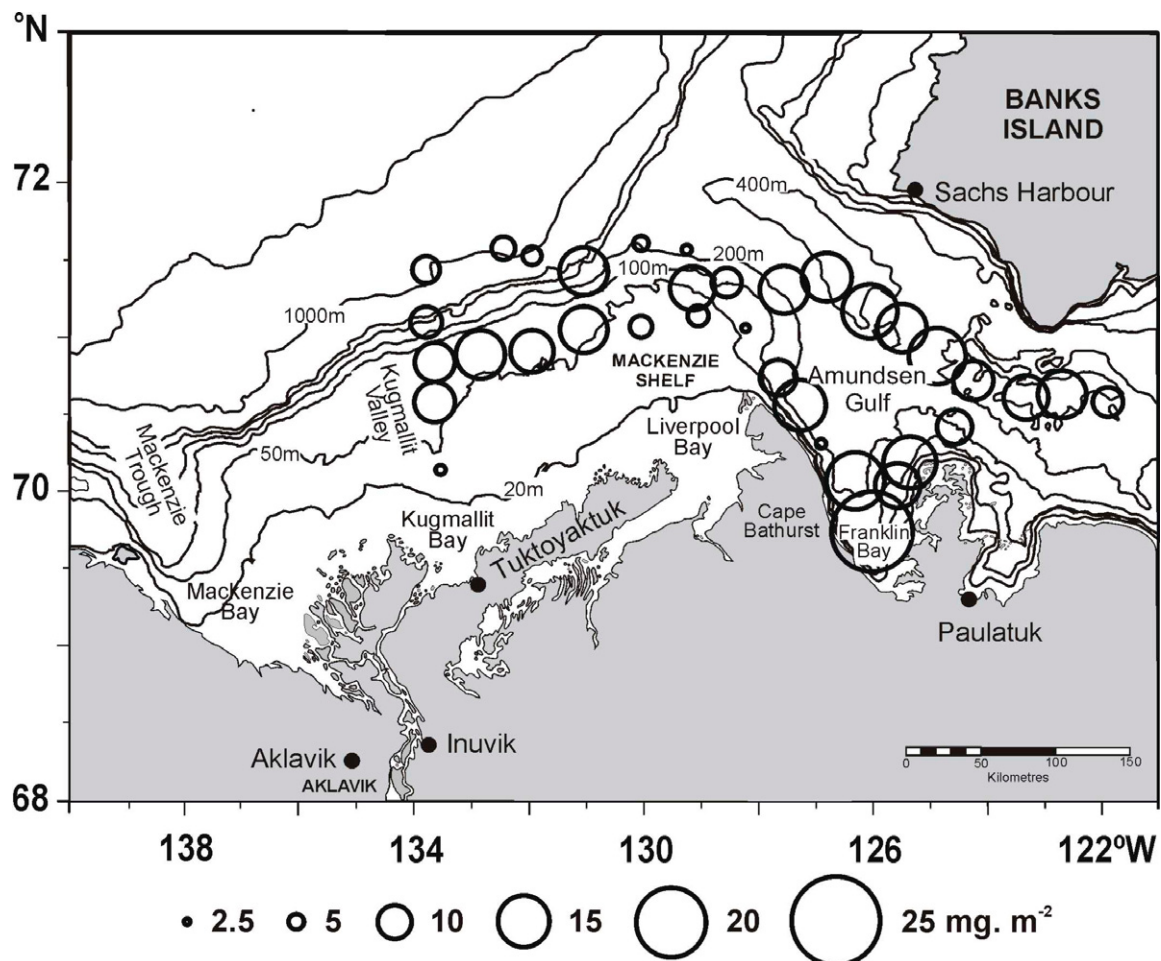


Figure 3. Distribution of Chl a integrated from the surface to 60 m (mg m^{-2})

1.9.2 Zooplankton assemblages

Forty-nine mesozooplankton taxa were identified, with 29 copepod taxa representing >96 % by number of all the organisms collected. The copepods were dominated at 98.4% by eight taxa (*Pseudocalanus* spp., *Oithona similis*, *Oncaea borealis*, *Metridia longa*, *Microcalanus pygmaeus*, *Calanus glacialis/marshallae*, *C. hyperboreus* and *Cyclopina* sp.) (Table 1). Poor efficiency of nets at sampling fragile gelatinous zooplankton and net avoidance by the fast swimming late developmental stages of *Themisto* spp. likely resulted in the underestimation of their importance.

Brackish water species such as *Jaschnovia tolli* (formerly *Derjuginia tolli*), *Eurytemora* spp. and *Limnocalanus macrurus* were infrequently recorded in the samples collected from

the icebreaker (Table 1). By contrast, the 750- μm mesh collections from the shallow stations Z5 and Z2 close to the Mackenzie Delta (Fig. 1) were dominated by *Limnocalanus macrurus* and other large euryhaline forms such as gammarids (data not presented). Estimates of abundance from the different sampling procedures (ship vs launch) and meshes are not comparable, and the shallow stations were not included in the cluster analysis.

Table 1. Percent occurrence, mean abundance integrated over the water column (ind m⁻²), and percent contribution of various taxa to each zooplankton assemblage defined by the cluster analysis. The number of taxa and the Shannon-Wiener diversity index (H') are given.

Taxon	% Occ.	Abundance (ind m ⁻²)			Contribution (%)		
		1	2a	2b	1	2a	2b
<i>Pseudocalanus</i> spp.	100	27375	18858	1934	47.17	21.83	5.25
<i>Oithona similis</i>	100	15904	23630	7855	26.86	26.84	20.33
<i>Oncaea borealis</i>	97	6277	19321	7388	11.54	21.09	19.33
<i>Microcalanus pygmaeus</i>	94	2323	6601	8151	3.90	8.21	21.57
<i>Calanus glacialis/marshallae</i>	100	2031	2390	908	3.70	2.91	2.5
<i>Metridia longa</i>	100	1014	5907	2700	1.60	6.65	7.27
<i>Calanus hyperboreus</i>	100	1010	3198	1173	1.66	3.50	3.29
<i>Cyclopina</i> sp.	67	455	2603	4119	0.69	2.80	12.00
<i>Chaetognatha</i>	100	271	716	475	0.47	0.79	1.20
<i>Acartia longiremis</i>	20	252	109	-	<0.01	<0.01	-
<i>Oikopleura</i> sp.	61	223	566	79	0.50	0.58	0.20
<i>Gastropoda</i>	78	171	412	276	0.33	0.51	0.72
<i>Calanus pacificus</i>	26	85	11	84	0.12	<0.01	0.18
<i>Polychaeta</i>	47	81	467	44	0.17	0.51	0.11
<i>Frittilaria</i> sp.	34	56	421	18	0.12	0.38	0.06
<i>Cnidaria</i>	63	55	313	15	0.09	0.28	0.05
<i>Eurytemora</i> sp.	17	50	98	-	0.1	0.09	-
<i>Eurytemora americana</i>	6	48	-	-	0.05	-	-
<i>Jaschnovia tolli</i>	14	46	16	-	0.04	0.03	-
<i>Eurytemora affinis</i>	9	35	-	-	0.07	-	-
<i>Scolecithricella minor</i>	50	31	750	115	0.08	0.75	0.29
<i>Isopoda</i>	11	26	4	-	0.06	<0.01	-
<i>Bivalvia</i>	14	24	159	-	0.05	0.15	-
<i>Euchaeta glacialis</i>	81	21	83	157	0.03	0.11	0.42
<i>Hyperoche</i> sp.	47	18	15	2	0.02	0.02	<0.01
<i>Apherusa</i> sp.	14	6	16	3	<0.01	0.02	<0.01
<i>Themisto</i> sp.	81	5	35	24	<0.01	0.05	0.07
<i>Spinocalanus magnus</i>	11	5	-	75	<0.01	-	0.17
<i>Conchoecia</i> sp.	56	5	247	730	<0.01	0.37	1.75
<i>Thysanoessa rachii</i>	3	5	-	-	<0.01	-	-
<i>Dimophyes arctica</i>	33	2	179	7	<0.01	0.15	0.02
<i>Gaidius tenuispinus</i>	42	2	62	34	<0.01	0.08	0.10
<i>Heterorhabdus norvegicus</i>	33	1	31	114	-	0.04	0.28
<i>Meganyctiphanes</i> sp.	9	1	4	-	<0.01	<0.01	-
<i>Ctenophora</i>	6	1	-	-	<0.01	-	-
<i>Limnocalanus macrurus</i>	3	1	-	-	<0.01	-	-
<i>Clione limacina</i>	3	0.3	-	-	<0.01	-	-
<i>Gammarus setosus</i>	3	0.3	-	-	<0.01	-	-
<i>Spinocalanus longicornis</i>	11	-	-	734	-	-	1.81
<i>Chiridius gracilis</i>	14	-	2	19	-	<0.01	0.06
<i>Aetideopsis rostrata</i>	14	-	29	-	-	0.03	-
<i>Scaphocalanus magnus</i>	11	-	2	-	-	<0.01	0.03
<i>Chiridius armatus</i>	9	-	14	7	-	0.01	0.02
<i>Chiridius obtusifrons</i>	9	-	13	-	-	0.01	-
<i>Scina borealis</i>	6	-	5	-	-	<0.01	-
<i>Monstrilloidea</i>	3	-	-	93	-	-	0.32
<i>Mysis mixta</i>	3	-	4	-	-	<0.01	-
<i>Gaidius tenuispinus</i>	3	-	-	31	-	-	0.08
S		16	20	21			
H'		1.45	1.97	2.06			

Cluster analysis of the 36 stations based on their zooplankton composition revealed two distinct groups at the 67% similarity level (Fig. 4). Group 1 comprised nearly all stations on the Mackenzie Shelf and in Franklin Bay with the exception of Stations 6 and 21 (Fig. 5). The remaining off-shelf stations further separated into two sub-groups at the 72% similarity level. Group 2a consisted of stations in the Cape Bathurst Polynya of the Amundsen Gulf, with the addition of Stations 33 and 36, northwest of the gulf, and Station 21 at the south-eastern extremity on the Mackenzie Shelf. Group 2b included the five stations of the slope at the north-western tip of the sampling area. An exceptionally high proportion of *Calanus hyperboreus*, the absence of *Oncaea borealis* and *Microcalanus pygmaeus* and a low proportion of *Oithona similis* isolated Station 6 from any of the groups (SIMPER analysis).

An extraordinary high proportion of *Metridia longa*, the absence of *M. pygmaeus* and a low frequency of *Pseudocalanus* spp. made Station 92 an outlier. The zooplankton assemblages corresponding to the three groups of stations identified by the cluster analysis will henceforth be identified as the Shelf (Group 1), Polynya (Group 2a) and Slope (Group 2b) assemblages.

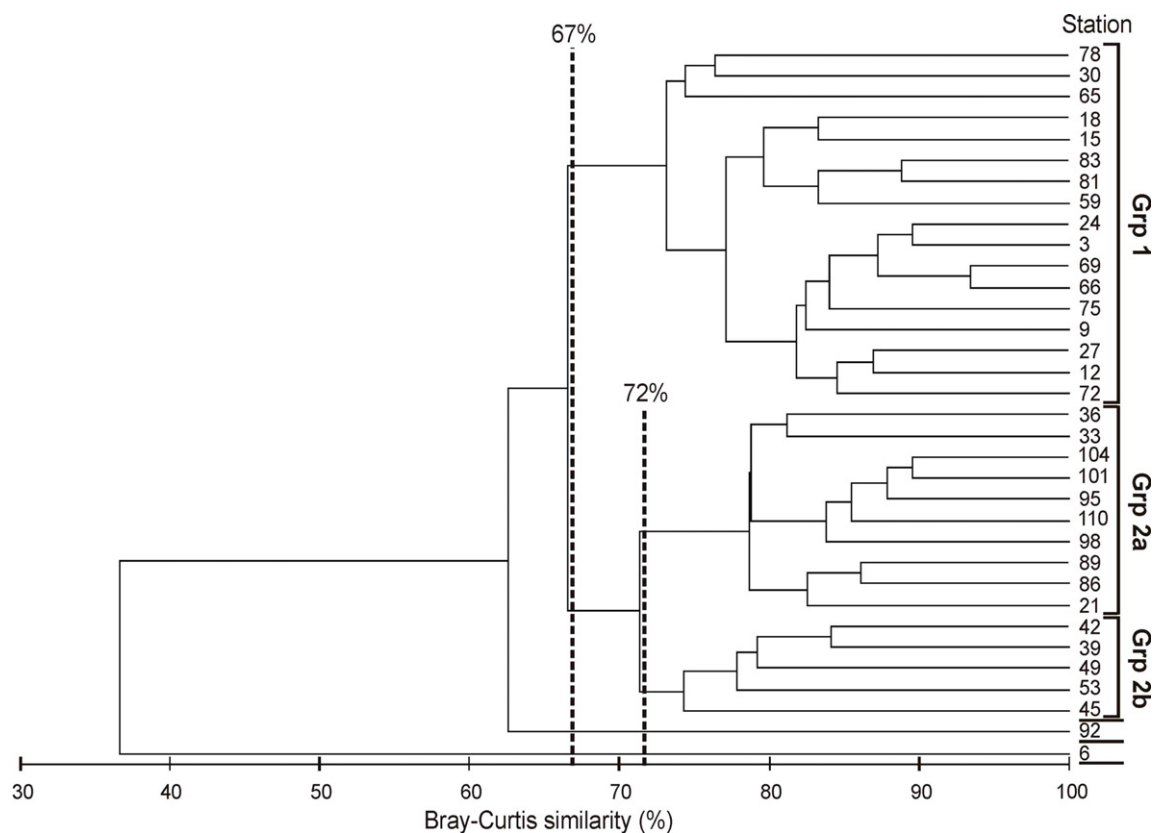


Figure 4. Dendrogram produced by the clustering of the 36 stations sampled in early fall in southeastern Beaufort Sea based on the relative abundance of mesozooplankton taxa. The abundance of each taxon integrated from the bottom to the surface (number m^{-2}) was expressed as proportion of total zooplankton abundance at the station and arcsine $\sqrt{\quad}$ transformed prior to analysis of the Bray-Curtis similarity matrix by the UGPMA linkage method.

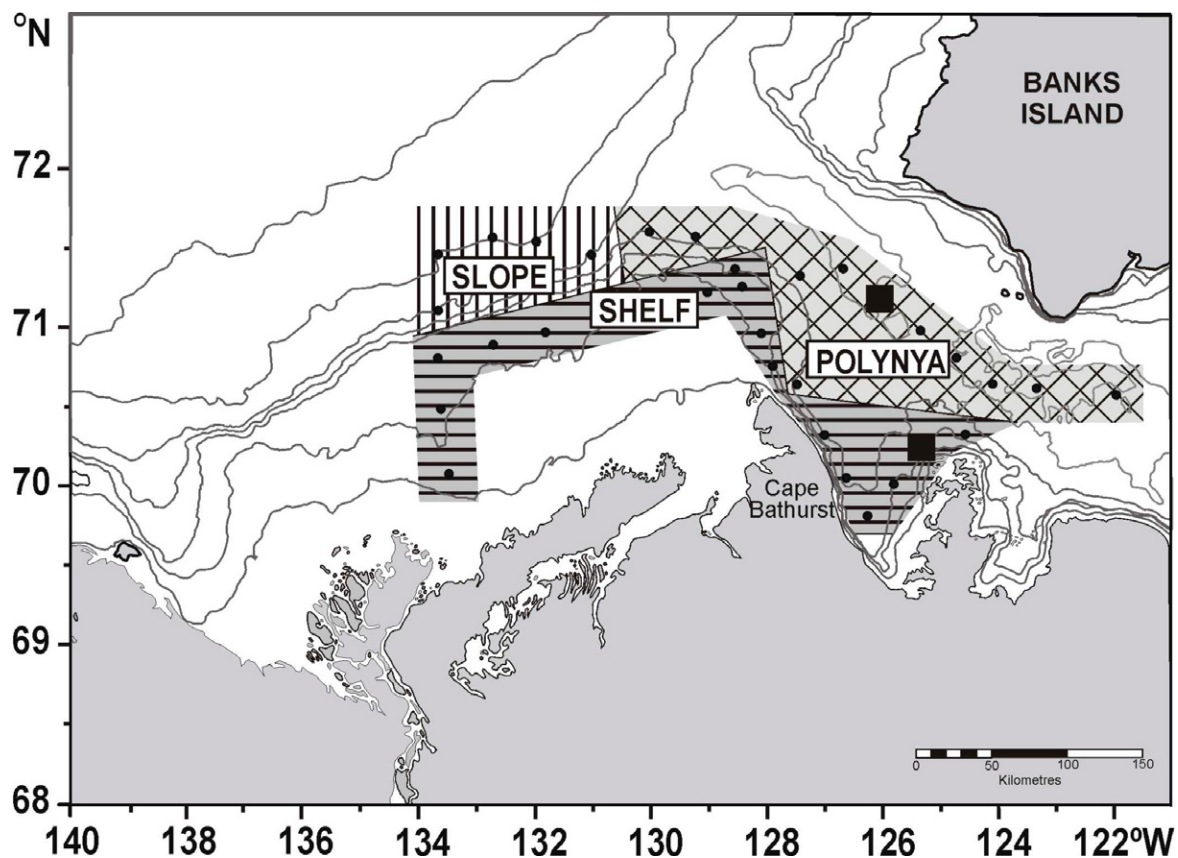


Figure 5. Geographical distribution of the three mesozooplankton assemblages identified by the cluster analysis of the sampling stations. Two outlier stations belonging to none of the three clusters are indicated (■).

After removal of the two outlier stations (6 and 92), the NMDS ordination showed a clear separation among the three groups, thus validating the cluster analysis (Fig. 6). The three clusters separated essentially along the first (horizontal) axis of the ordination. The stress value corresponding to the NMDS plot was 0.12, which makes this representation a good bi-dimensional summary of the taxonomical information.

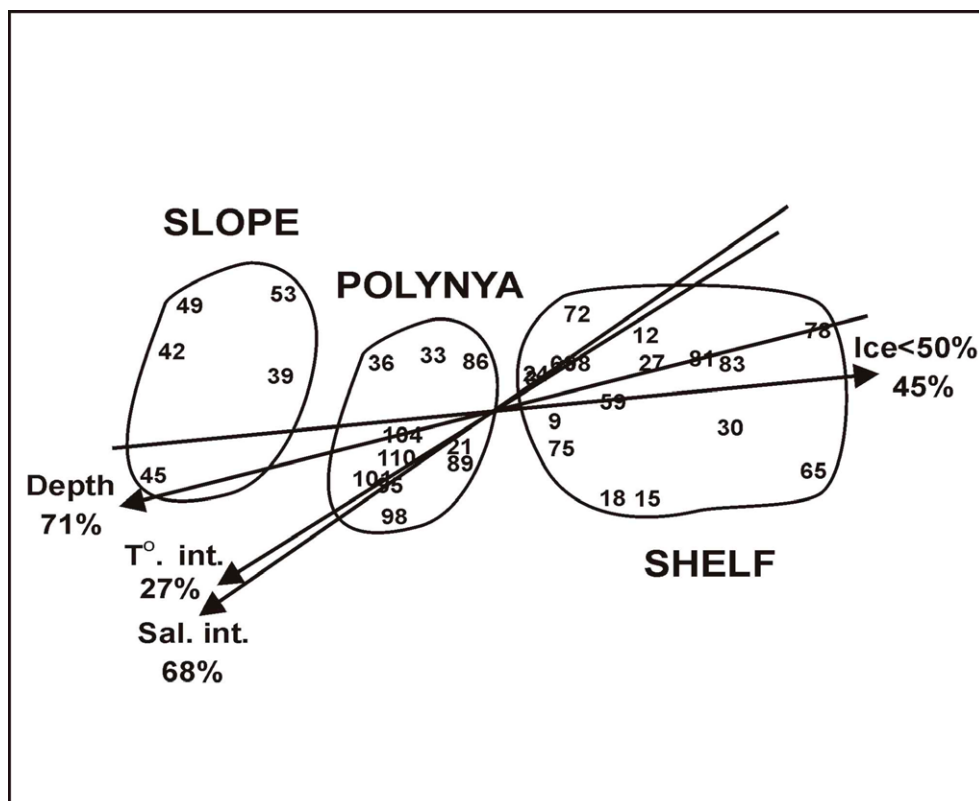


Figure 6. Non-metric Multidimensional Scaling (NMDS) ordination of the 34 sampling stations (outlier stations 6 and 92 excluded) based on the taxonomic composition of the mesozooplankton. The three groups of stations corresponding to three distinct zooplankton assemblages (Shelf, Polynya and Slope) as determined by cluster analysis are encircled. The Bray-Curtis similarity index was used for the similarity matrix. Stress value = 0.12. Significant multiple regression lines between environmental variables and NMDS scores are represented. The proportion (%) of the variance in zooplankton composition explained by an environmental variable is indicated.

The taxon contributing most to the separation of the three groups of stations was *Pseudocalanus* spp. (SIMPER, Table 2). Its relative abundance differed significantly among the different zooplankton assemblages that corresponded to each group of stations (Kruskal-Wallis test; $p < 0.0001$). To a lesser degree, differences in the relative abundance of *Oncaea borealis*, *Metridia longa*, *Cyclopina* sp., *Microcalanus pygmaeus*, *Oithona similis* and the much rarer *Spinocalanus longicornis* further helped discriminate the three groups.

Table 2. Ranking of taxa according to their relative contribution (%) to the multivariate dissimilarities between pairs of the assemblages defined by the cluster analysis.

	Shelf	Polynya
Polynya	1) <i>Pseudocalanus</i> spp. (15.7%) 2) <i>Oncaea borealis</i> (8.5%) 3) <i>Metridia longa</i> (8.2%) 4) <i>Cyclopina</i> sp. (6.6%) 5) <i>Microcalanus pygmaeus</i> (5.9%)	
Slope	1) <i>Pseudocalanus</i> spp. (21.2%) 2) <i>Microcalanus pygmaeus</i> (11.4%) 3) <i>Cyclopina</i> sp. (10.3%) 4) <i>Metridia longa</i> (6.2%) 5) <i>Oithona similis</i> (5.4%)	1) <i>Pseudocalanus</i> spp. (14%) 2) <i>Cyclopina</i> sp. (11.7%) 3) <i>Microcalanus pygmaeus</i> (10.4%) 4) <i>Oithona similis</i> (6.1%) 5) <i>Spinocalanus longicornis</i> (5.7%)

1.9.3 Indicator species

At the first level of station grouping in the cluster analysis, *Pseudocalanus* spp. was the only significant indicator of the Shelf assemblage (Group 1), while 18 taxa were significant indicators of the off-shelf assemblages (Group 2) (Figure 7). *Conchoecia* sp. was the most distinctive species of the off-shelf community, followed by *Metridia longa*. At the next partition level ten taxa were indicators of the Polynya assemblage (Group 2a) with *Scolecithricella minor* displaying the highest IndVal. Among the dominant taxa, *M. longa*, *Calanus hyperboreus*, *Oncaea borealis* and *Oithona similis* were characteristic of the Polynya assemblage. The Slope assemblage had seven indicator taxa and none were abundant species. *Spinocalanus longicornis* which, out of 36 stations, occurred uniquely at four of the five stations making up Group 2b, was the strongest indicator of the Slope assemblage.

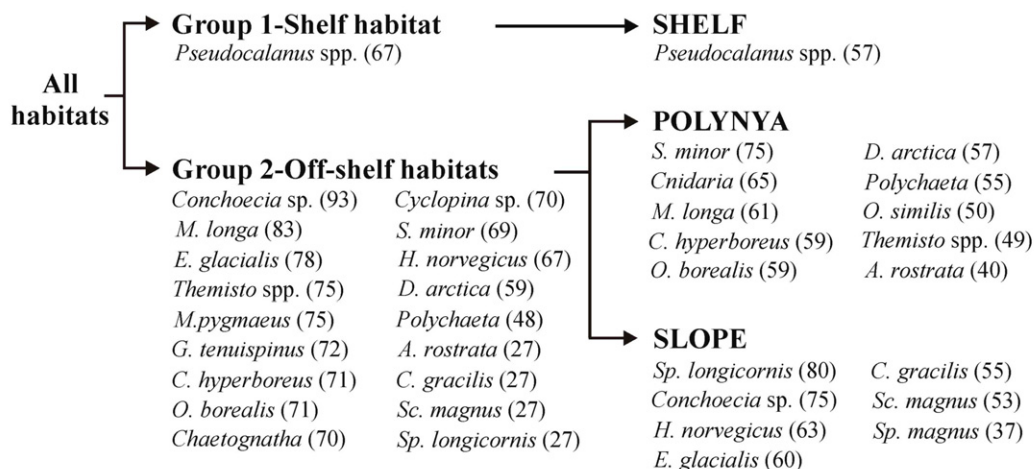


Figure 7. Statistically significant indicators of the three distinct mesozooplankton assemblages (Shelf, Polynya, Slope) corresponding to the biogeographical regions identified by cluster analysis of the sampling stations. The significance of the indicator species was tested by a Monte Carlo randomization test of the IndVal statistic. Indicator values are indicated in parenthesis and only taxa with a value >25% are shown.

1.9.4 Environmental variables underpinning the biogeography of zooplankton assemblages

Station depth explained 71% of the variance in mesozooplankton composition among the stations as summarized by the first two axes of the NMDS (Table 3). Salinity integrated from surface to bottom, which explained 68% of the variance, was closely correlated to depth (Spearman $r_s=0.92$) and, accordingly, will be considered henceforth as a co-variable of depth in the interpretation. The duration of the ice-free season (period before sampling with <50% ice cover) accounted for 45% of the variance and weighted most in the separation of the three groups of stations, as illustrated by the small angle with the main axis of the NMDS (Fig. 6). No significant correlation was detected between the scores of the stations on the NMDS axes and Chl a concentration or sampling day.

Table 3. Multiple regression analysis between environmental variables and the scores of stations on the first and second axes of the NMDS ordination (see Fig. 6). Regression weights were calculated using Eq. (1). Adj. r^2 : adjusted coefficient of determination measuring the proportion of the variance explained by the linear model. For ANOVA p values: * $p < 0.05$, ** $p < 0.005$, *** $p < 0.0001$, ns = not significant.

Variable	Regression weights (direction cosines)		Adjusted r^2	F	p
	1 st axis	2 nd axis			
Station depth	-0.969	-0.246	0.71	37.05	***
Salinity (integrated)	-0.822	-0.570	0.68	33.57	***
Duration <50% ice cover	0.995	-0.096	0.45	13.39	***
Water temperature (integrated)	-0.847	-0.531	0.27	6.70	**
Duration <15% ice cover	0.638	-0.770	0.24	5.74	*
Chlorophyll a (integrated)	-	-	0.12	3.07	ns
Sampling day	-	-	0.08	1.21	ns
Chlorophyll a (integrated 60m)	-	-	0.05	0.23	ns
Water temperature (at 5m)	-	-	0.01	0.21	ns
Salinity (at 5m)	-	-	0.00	0.06	ns

At the species level, abundance was positively correlated to depth for 11 of the 12 indicators of the off-shelf assemblages (*Polynya*, Slope or both), but not for *Pseudocalanus* spp. and *Calanus glacialis/marshallae*, two taxa associated with the shelf (Table 4). The abundance of *Pseudocalanus* spp., the unique indicator of the Shelf assemblage, increased with increasing duration of the ice-free season (<50% ice cover). The abundance of *Cyclopina* sp. and *Microcalanus pygmaeus*, indicators of the off-shelf community, and *Conchoecia* sp., *Euchaeta glacialis* and *Spinocalanus longicornis*, indicators of the Slope assemblage, was negatively correlated to the duration of the ice-free season. Only *Conchoecia* sp. and *Cyclopina* sp. showed a significant positive correlation with temperature. No correlation with any of the environmental variables considered was found for *Oithona similis*, a rather weak indicator of the Polynya assemblage, and *C. glacialis/marshallae* a non-indicator taxon. There was no correlation between Chl a concentrations and the abundance of any of the indicator species.

Table 4. Spearman's rank correlation coefficients (r_s) between environmental variables and the abundance integrated over the water column of dominant and/or indicator taxa. Temperature is averaged over the water column and Chl a is integrated from the surface to 60 m. Number of sampling sites (n) = 32. * $p < 0.01$; ** $p < 0.001$; *** $p < 0.0001$.

Taxon	Indicator of	Depth	Duration <50% ice cover	Temperature (integrated)	Chl a (integrated 0-60 m)
<i>Pseudocalanus</i> spp.	Shelf	-0.375	0.438 *	-0.360	-0.045
<i>M. pygmaeus</i>	Polynya/slope	0.724 ***	-0.500 **	0.318	-0.049
<i>Cyclopina</i> sp.	Polynya/slope	0.692 ***	-0.467 *	0.480 *	-0.087
Chaetognaths	Polynya/slope	0.479 *	-0.278	0.404	-0.041
<i>O. borealis</i>	Polynya	0.645 ***	-0.109	0.165	0.257
<i>O. similis</i>	Polynya	0.159	0.039	-0.197	0.076
<i>M. longa</i>	Polynya	0.781 ***	-0.279	0.261	0.137
<i>C. hyperboreus</i>	Polynya	0.461 *	-0.089	0.101	0.242
<i>S. minor</i>	Polynya	0.476 *	-0.314	0.242	0.196
<i>Themisto</i> spp.	Polynya	0.552 *	-0.305	0.104	0.273
<i>S. longicornis</i>	Slope	0.465 *	-0.505 *	0.426	-0.161
<i>Conchoecia</i> sp.	Slope	0.799 ***	-0.594 **	0.534 *	-0.031
<i>E. glacialis</i>	Slope	0.661 ***	-0.447 *	0.210	-0.161
<i>C. glacialis/marshallae</i>	-	0.030	0.067	-0.107	0.196

1.9.5 Inter-assembly differences in zooplankton abundance, biomass, and composition

Mesozooplankton abundance (Kruskal-Wallis test, $p=0.022$) and biomass ($p=0.0009$) were higher in the Polynya than on the Shelf or the Slope (Fig. 8). No significant difference in mean zooplankton biomass was found between the Shelf and the Slope. By numbers, the fraction of the assemblage made up of non-copepod taxa was higher (Kruskal-Wallis test; $p=0.0055$) in the Polynya and on the Slope than on the Shelf (Fig. 9, left panels).

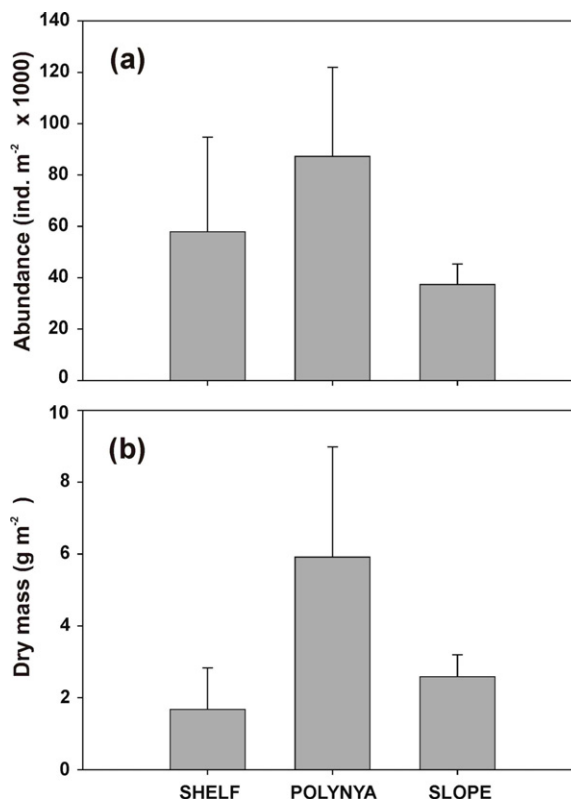


Figure 8. Total zooplankton abundance (a) and biomass (b) in the three biogeographical regions defined by the cluster analysis of the sampling stations. Error bars represent the standard deviation.

Numerically, *Pseudocalanus* spp., *Oithona similis* and *Oncaea borealis* dominated the Shelf and Polynya assemblages. The mesopelagic *Microcalanus pygmaeus* replaced *Pseudocalanus* on the slope (Fig. 9). *Cyclopina* sp. was most abundant on the slope, comprising 12% of the mesozooplankton numerical composition compared to 0.7% on the Shelf. The high proportion of *O. similis* varied little among the three regions. *O. borealis* and the oceanic *Calanus hyperboreus*, *Metridia longa* and *M. pygmaeus* were more frequent in the polynya and on the slope than on the shelf.

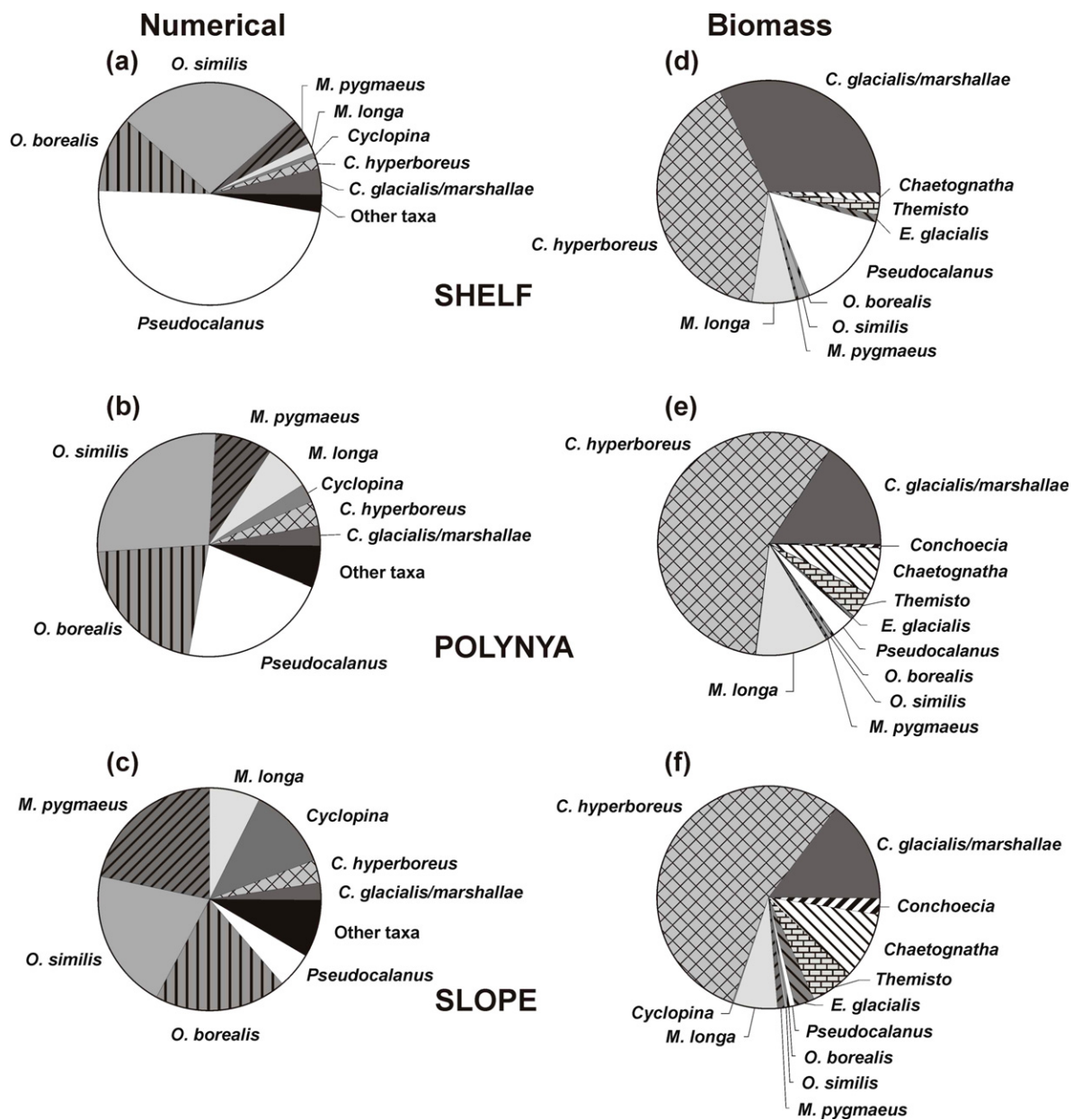


Figure 9. Relative numerical (left panels) and biomass (right panels) composition of zooplankton in the three mesozooplankton assemblages. For the numerical composition, only the taxa that accounted for more than 1 % of relative abundance are displayed as distinct slices in the pie.

Biomass-wise, large herbivorous copepods of the genus *Calanus* (primarily the copepodites V stages) represented >70% of the total zooplankton biomass in any of the three assemblages (Fig. 9, right panels). *C. hyperboreus* and *C. glacialis/marshallae* contributed

roughly equally to total zooplankton biomass on the shelf, while *C. hyperboreus* clearly dominated in the polynya and on the slope. *Pseudocalanus* spp. ranked third in biomass on the shelf, and represented only a small fraction of the biomass in the polynya and on the slope. The contribution of *Metridia longa* to total biomass was relatively important and constant across the three regions (Fig. 9). The respective biomass of non-copepod taxa (chaetognaths, the hyperiid amphipods *Themisto* spp. and the ostracod *Conchoecia* sp.) was small (3.3%) on the Shelf and relatively important (11.2 %) in the Polynya and on the Slope (18.3%). Despite their high numbers, the small copepods *O. similis*, *O. borealis*, *M. pygmaeus* and *Cyclopina* sp. always represented only a small fraction of total zooplankton biomass.

Species richness (S) and zooplankton diversity (Shannon-Wiener index H') increased significantly from the Shelf to the Polynya and Slope regions (Table 1; Kruskal-Wallis test; $p < 0.0014$ and $p < 0.0001$, respectively) and did not differ significantly between the Polynya and the Slope. The Shelf assemblage comprised 16 taxa, while the Polynya and Slope regions hosted 20 and 21 mesozooplankton taxa, respectively.

1.9.6 Trophic characteristics of the assemblages

Herbivores (*Pseudocalanus* spp., *C. glacialis/marchallae* and *C. hyperboreus*) dominated the Shelf assemblage by number (>55%) and biomass (87%) (Fig. 10). The omnivores *O. similis* and *O. borealis* represented 43.6% of the organisms but only 1.7% of the biomass. Carnivores were few on the Shelf. Herbivores dominated the zooplankton biomass in the Polynya and on the Slope as well, but their numerical importance declined offshore as omnivores and carnivores became more abundant. Abundant omnivores in the Polynya and at the Slope were *O. similis*, *O. borealis*, *M. pygmaeus* and *M. longa* and, to a lesser extent, *Scolecithricella minor*. With increasing numbers of chaetognaths, *Themisto* sp., *Conchoecia* sp., *Euchaeta glacialis* and *Heterorhabdus norvegicus*, the biomass of carnivores increased significantly (Kruskal-Wallis test; $p < 0.0001$) from the Shelf to the Polynya to the Slope (Figure 10). Chaetognaths were the most abundant carnivores, followed by predatory copepods. Cnidarians were more abundant in the Polynya than elsewhere but their overall contribution to the pool of carnivores was small.

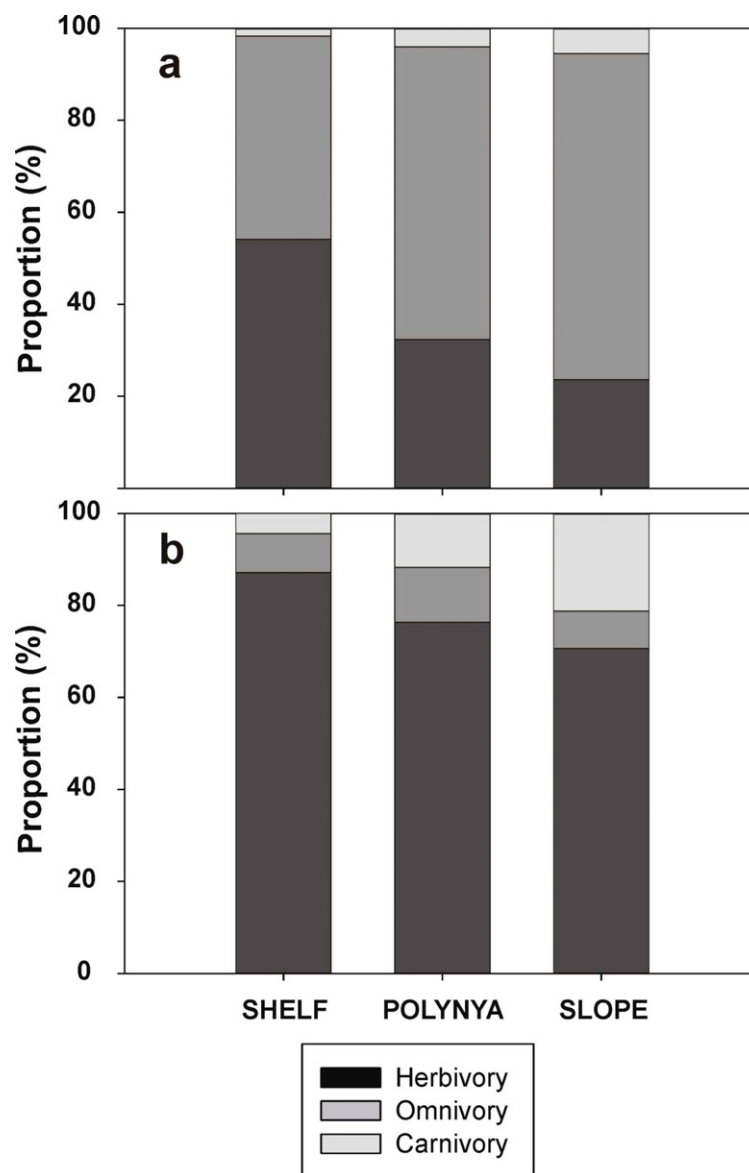


Figure 10. Relative contribution in numbers (a) and biomass (b) of feeding modes in the three zooplankton assemblages determined by cluster analysis of the sampling stations.

1.10 Discussion

1.10.1 Biogeography of zooplankton assemblages in southeastern Beaufort Sea

The low-diversity mesozooplankton of the Arctic Ocean is invariably dominated by copepods (see Thibault et al., 1999 and references therein). Typically, the same seven species (or species complex) stand out by number or biomass in the surface layer in summer: *Pseudocalanus* spp. (primarily *P. minutus* and *P. acuspes*), *Oithona similis*, *Oncaea borealis*, *Metridia longa*, *Microcalanus* spp. (primarily *M. pygmaeus*, and *M. pusillus*), *Calanus glacialis*, and *C. hyperboreus* (e.g. Kosobokova et al., 1998; Auel et Hagen, 2002; Fortier et al., 2002; Ringuette et al., 2002; Hop et al., 2006). Using cluster analysis and NMDS ordination, Auel and Hagen (2002) showed how vertical and regional variations in the relative proportion of these dominant copepods and the local occurrence of additional copepod and non-copepod taxa delineated distinct assemblages in the central Arctic Ocean. The zooplankton community sampled at the end of the short summer season in southeastern Beaufort Sea was also dominated by this ubiquitous guild of arctic copepods. However, as in Auel and Hagen (2002), distinct mesozooplankton assemblages corresponding to different oceanographic regions within the sampling area were detected by a multivariate approach.

The Shelf assemblage was distributed in the shallow (station depth from 43 to 182 m), relatively cold and low-salinity waters of Kugmallit canyon, the Mackenzie Shelf and Franklin Bay. It differed from the two off-shelf assemblages (Polynya and Slope) primarily by a lower diversity and species richness, the predominance of the herbivore *Pseudocalanus* spp., and a low frequency of omnivores and carnivores. *Pseudocalanus* spp. was a key taxon in distinguishing the three assemblages as it was dominant on the Shelf, abundant in the Polynya, and scarce over the Slope. The three *Pseudocalanus* species potentially occurring in the region (*P. minutus*, *P. acuspes* and *P. newmani*) are considered neritic (Corkett et McLaren, 1978; Frost, 1989). Therefore, a differential onshore-offshore distribution of the three species is unlikely to underpin the separation of the three

assemblages, although it would be interesting to conduct a more detailed taxonomic analysis of the genus to test the possibility. The nauplii and copepodites of *Pseudocalanus* spp. are the main prey of larval and juvenile Arctic cod *Boreogadus saida*, the dominant fish in the Arctic Ocean and a key species in the arctic food web (Michaud et al., 1996). Hence, the high abundance of *Pseudocalanus* spp. and the scarcity of carnivores likely make the Mackenzie Shelf and Franklin Bay favorable spawning grounds for Arctic cod.

The Polynya assemblage prevailed at the intermediate-depth (250 to 537 m) stations of the Cape Bathurst Polynya and the eastern reaches of Amundsen Gulf. Except for the absence of *Calanus finmarchicus*, the relative frequency of the dominant copepods presented striking similarities with that reported for other Arctic polynyas (Ashjian et al., 1997; Kosobokova et al., 1998; Ringuette et al., 2002). The Polynya assemblage was also characterized by a higher zooplankton biomass (6 g DW m⁻²) than the Shelf (1.8 g DW m⁻²) and Slope (2.8 g DW m⁻²) assemblages, due essentially to a three-fold higher abundance of the large indicator species *C. hyperboreus* (primarily copepodites V and females). Ringuette et al. (2002) reported similar differences in *C. hyperboreus* density between the highly productive North Water and the non-polynya region of Barrow Strait in the Canadian Archipelago. In the North Water, mass balance calculations and grazing estimates indicated that 79% of the primary production is processed by pelagic consumers (Tremblay et al., 2006). In particular, the efficient export of POC to large herbivorous copepods such as *C. hyperboreus* explains the unusually high standing stocks of vertebrates (fish, marine mammals, bears, and marine birds) in the area. The presence in winter and spring of high concentrations of Arctic cod (Benoit et al., 2005) and the annual migration of bowhead whales (*Balaena mysticetus*) from the Bering Sea to the eastern reaches of Amundsen Gulf (Harwood et Smith, 2002) suggest that the Cape Bathurst Polynya region could also be a “hot spot” for the trophic transfer of POC to vertebrates through *C. hyperboreus*.

The Slope assemblage was detected at the stations (435-1080 m) off the shelf-break deep enough for the Atlantic layer (>200 m) to occur (Fig. 2). This assemblage was characterized by a higher frequency of omnivores (in particular *Microcalanus pygmaeus*, *Metridia longa*, and *Cyclopina* sp.) and carnivores (e.g. *Euchaeta glacialis*, chaetognaths, *Themisto* sp., *Heterorhabdus norvegicus*) relative to the Polynya and the Slope. This is

consistent with the prevalence of omnivory and carnivory in the Atlantic layer of the Arctic Ocean (Auel et Hagen, 2002). Several species abundant on the Slope and in the Polynya have been characterized as detritivores. For example, the ubiquitous *Oithona similis* feeds on fecal pellets when the availability of motile prey declines (Gonzalez et Smetacek, 1994; Castellani et al., 2005). The small poecilostomatoid *Oncaea borealis* is often associated with sinking organic aggregates (Thor et al., 2005) and its fatty acid signature suggests a detritivorous diet (Kattner et al., 2003). *Scolecithricella minor* is considered a detritivore feeding on marine snow (Yamaguchi et al., 2002). Despite a lack of experimental confirmation (e.g. Reigstad et al., 2005), coprophagy and coprorhexy by such small detritivores is believed to attenuate the export of faecal pellets out of the upper 200-300 m (Wassmann et al., 1999; Svensen et Nejtgaard, 2003). Hence, a stronger recycling of particulate organic carbon (POC) off-shelf than on the shelf could be hypothesized.

A fourth assemblage was detected by the extra sampling carried out at shallow (4-12 m) stations off the Mackenzie mouth (Fig.1). This coastal assemblage dominated by euryhaline copepods such as *Eurytemora* spp. and *Limnocalanus macrurus* has been described previously by (Grainger, 1975) who identified *Limnocalanus macrurus* and *Jaschnovia tolli* as good tracers of the Mackenzie River plume. The infrequent occurrence of these taxa in the Shelf assemblage and their absence from the Polynya and Slope assemblages suggest that the animals dispersed by the plume play a minor role in structuring the zooplankton community of the Shelf in the fall.

1.10.2 Environmental forcing of zooplankton diversity in southeastern Beaufort Sea

Typically, herbivorous copepods congregate in summer in the epipelagic layer (<200 m) where phytoplankton production and vertical fluxes are highest, and then move at depth (200-1000 m) in the fall to form dense over-wintering aggregations (e.g. Arashkevich et al., 2002). By contrast, many omnivores and carnivores tend to remain in the mesopelagic and bathypelagic domains (Auel et Hagen, 2002). Using stratified sampling, Auel and Hagen (2002) showed how depth-dependent changes in biotic and abiotic factors structured the

pelagic mesozooplankton community of the central Arctic Basin, delineating three distinct assemblages associated respectively with the Polar Surface Waters, the Atlantic Layer, and the Arctic Deep Waters.

In southeastern Beaufort Sea as well, depth, which determined the presence or not of the Pacific Halocline and the Atlantic Layer at a given station, was the main variable explaining faunistic similarities among the stations sampled. The short water column on the Mackenzie Shelf encompassed only the Polar Mixed Layer (0-50 m) and the upper part of the Pacific Halocline (50-200 m), which explains the lower species diversity of the Shelf assemblage, as well as the dominance of neritic herbivores (e.g. *Pseudocalanus* spp. and *C. glacialis/marshallae*) and the scarcity of *Calanus hyperboreus* and mesopelagic taxa relative to the off-shelf assemblages. The three water masses were present at the deep stations of the slope and, accordingly, the Slope assemblage presented the most diverse of the three zooplankton assemblages. Stations in the polynya encompassed the Polar Mixed Layer and the Pacific Halocline and, in some instances, Atlantic Water when located in the deeper part of Amundsen Gulf (Fig. 1 & 2). Therefore, most of the species of the slope were collected in the polynya as well, and the diversity of the Polynya assemblage was only slightly less than that of the Slope assemblage.

1.10.3 Depth, sea-ice, and regional differences in zooplankton biomass

Polynyas often support large populations of fish, marine mammals and sea birds (Stirling, 1997). In the North Water for example the remarkable abundance of vertebrates is believed to result from the retention in the surface layer of the intense phytoplankton production, which then becomes available to zooplankton grazers and the herbivorous food web (Tremblay et al., 2006). Consistent with the above, mesozooplankton biomass was substantially higher in the polynya (6 g DW m⁻²) than on the slope (2.8 g DW m⁻²) or the shelf (1.8 g DW m⁻²). These regional differences in biomass were due primarily to the co-occurrence in the polynya (but not in the other regions) of high abundances of the large *Calanus hyperboreus*, *C. glacialis/marshallae*, and *Metridia longa* and of the medium-sized *Pseudocalanus* spp. By contrast, among the four dominant copepods, only

Pseudocalanus and *C. glacialis/marshallae* were relatively abundant on the shelf, and only *M. longa* on the slope.

The abundance of 11 of the 12 indicator species of the off-shelf assemblages, including *C. hyperboreus* and *M. longa*, was positively correlated to depth, a result that illustrates the importance for pelagic zooplankton of access to deep basins to over-winter and reduce dispersion during diapause. While neritic herbivores such as *Pseudocalanus* spp. and *C. glacialis/marshallae* could thrive on the shelf, the lack of overwintering basins certainly limited population development of the large pelagic copepods *C. hyperboreus* and *M. longa*, which explains the overall lower biomass of the mesozooplankton on the shelf relative to the polynya.

However, access to deep waters did not explain the greater biomass of zooplankton in the polynya relative to the deeper slope region. Except for salinity (a strong correlate of depth), the duration of the ice-free season (time since <50% ice cover) was the most significant factor after depth in determining the pre-winter biogeography of the mesozooplankton assemblages in southeastern Beaufort Sea. (Not surprisingly, Chl a at the time of sampling was not a significant factor since phytoplankton biomass in September and October are unlikely to be representative of food availability during the summer months). By blocking solar radiation, the snow/ice cover limits microalgal production (e.g. Rysgaard et al., 1999) and delays the warming of the surface layer (Michaud et al., 1996). Over the Slope, where the central Arctic Ocean pack prevailed, sea ice cover persisted for 10 weeks longer in summer than in the Polynya. By contrast, the ice cover retreated and built up repeatedly in the Cape Bathurst Polynya in summer 2002, a phenomenon that likely contributed to the intense phytoplankton bloom in late August (Arrigo and van Dijken, (2004), as the stabilization of the surface layer by sea ice melt-water produced favorable conditions for production (Smith et Nelson, 1985). The reproduction success and population levels of the herbivores *C. hyperboreus*, *C. glacialis* and *Pseudocalanus* spp. depend on the availability of microalgal food and/or warmer temperature (e.g. Ringuelette et al., 2002), while that of the omnivore *M. longa* depend on the availability of the eggs and nauplii of these herbivores (e.g. Conover et Huntley, 1991; Sell et al., 2001). Therefore, low temperature and low food

availability resulting from the persistence of the ice cover over the summer months likely contributed to the low biomass of these four dominant copepods on the Slope.

Hence, the Cape Bathurst Polynya was the only region combining early ice retreat (leading to high phytoplankton production and relatively warm temperatures) and deep overwintering basins. We conclude that the large biomass of mesozooplankton at the end of summer in the Polynya resulted from this combination of early ice retreat and deep basins, which allows the coexistence of large populations of the four dominant pelagic and neritic copepods.

1.10.4 Conclusions

While the general bathymetry of the region will be unaffected by climate change, the sea-ice regime and the duration of the ice-free season are expected to be altered drastically over the coming decades (see the Introduction). In particular, according to recent trends, the Cape Bathurst Polynya is likely to open earlier in spring and to extend further north over the slope and west over the shelf (Barber et Hanesiak, 2004). Based on our results, a lengthening of the ice-free season should favor the neritic copepod *Pseudocalanus* spp., the main prey of larval and juvenile Arctic cod, and be detrimental to the pelagic copepods *Cyclopina* sp., *M. pygmaeus*, and *Euchaeta glacialis* and the ostracod *Conchoecia* sp. We found no indication that a reduction of the ice cover would affect the dominance of the Polynya assemblage by the large calanoid copepods *Calanus hyperboreus*, *C. glacialis/marshallae*, and *Metridia longa*. However, it can be expected that the expansion in time and space of the Cape Bathurst polynya will increase the standing biomass of these species in the Polynya and on the Slope (e.g. Ringuette et al., 2002), at least in the short term.

In the longer term (by the end of this century?), a further regression of the ice over the extensive Arctic shelves and shelf margins, coupled to the accelerating penetration of Atlantic water into the Arctic Basin (Polyakov et al., 2005) could spell the replacement of Arctic specialists adapted to the sea-ice by sub-arctic and boreal generalists from the

Pacific and Atlantic Oceans (Tynan et DeMaster, 1997; Derocher et al., 2004; Barber et al., 2006; Barber et al., 2007).

1.11 Acknowledgements

This study was funded by the National Sciences and Engineering Research Council of Canada. We are grateful to the officers and crew of the Canadian Coast Guard icebreaker *Pierre Radisson* for their exceptional support at sea. Special thanks to L. Létourneau, L. Michaud, and A. Prokopowicz for sampling and/or laboratory analyses. C. Nozais, K. Lacoste and S. Brugel provided chlorophyll data, and Y. Gratton supervised the validation of the physical data. We are indebted to chief scientist M. Fortier whose professionalism and leadership contributed greatly to the success of the CASES 2002 expedition. Insightful discussions with M. Cusson helped in the choice of the analytical tools employed in this study. Comments from L. Seuthe improved the manuscript. This study is a contribution to the Canadian Arctic Shelf Exchange Study and the program of Québec-Océan at Université Laval.

Conclusions générales

Le développement de l'industrie pour l'exploitation des gisements pétrolières dans la zone côtière du plateau du Mackenzie a amené à la conduite de plusieurs programmes d'études environnementales. En général, leurs plans de monitoring se sont cantonnés aux eaux peu profondes du delta et de l'estuaire du fleuve Mackenzie (Parsons et al., 1988; Hopky et al., 1994). En conséquence, les domaines bordant le plateau continental n'ont été que sommairement considérés (Grainger, 1975; Parsons et al., 1989), notamment du fait des difficultés logistiques inhérentes à l'échantillonnage océanographique en milieu arctique.

Mon étude s'est servie d'une couverture spatiale jusqu'alors inégalée de cette région du sud-est de la Mer de Beaufort pour y faire un état de la distribution du zooplancton. Par une approche synthétique impliquant l'emploi de techniques d'analyses multivariées, trois communautés matures clairement distinctes ont pu être mises en évidence à la fin de la saison de production primaire. Chaque assemblage était caractérisé par des groupes fonctionnels propres. Ainsi, le mode herbivore dominait dans les eaux moins profondes du plateau alors que les omnivores et les carnivores gagnaient en importance dans les eaux océaniques couvrant les régions du talus et de la polynie de Cap Bathurst, respectivement. Combinées à d'autres données biogéochimiques, cette information participera à une meilleure compréhension des processus régissant d'une part les échanges entre le plateau du Mackenzie et les domaines océaniques adjacents plus profonds et d'autre part les flux verticaux de carbone biogène vers le benthos. En outre, il est ressorti de cette étude que la polynie du cap Bathurst est un secteur de l'Arctique accueillant une biomasse de zooplancton importante.

Un gradient de profondeur a été identifié comme le facteur influençant de façon prédominante la répartition du zooplancton. Mais un fait saillant révélé aussi par mon étude est l'importance de la variabilité saisonnière du couvert de glace comme paramètre structurant la communauté automnale de zooplancton arctique. La dynamique de la glace marine influe tant sur des facteurs biotiques qu'abiotiques qui affectent la disponibilité de nourriture et le transport de zooplancton par les courants marins. Il est attendu que la

réponse biologique du zooplancton à une saison libre de glace plus précoce qui ira en s'accroissant sous les effets du réchauffement climatique, et l'altération des processus physiques régissant l'advection des masses d'eau occasionnent des modifications notables de la composition et de la distribution des communautés zooplanctoniques.

D'un autre côté, la biomasse du phytoplancton en automne, constituée en majorité de petites cellules difficilement exploitables par les espèces herbivores, n'a pas semblé avoir de lien avec la distribution du zooplancton. En fin de saison de production biologique, il est cependant possible que les populations du zooplancton aient déjà intégré les effets de la production estivale de phytoplancton. Une manière de vérifier cette hypothèse aurait été d'évaluer l'ensemble de la production primaire au cours de la période de production qui a précédé l'échantillonnage et de la comparer au patron de distribution des communautés de zooplancton. Arrigo et van Dijken (2004) ont pu dériver la production primaire dans la polynie du cap Bathurst au cours de l'année 2002 à partir des données satellitaires SeaWiFS (Sea-viewing Wide Field-of-view Sensor) de couleur de la surface de l'océan. Malheureusement, l'évaluation de la biomasse de phytoplancton de surface à l'aide des algorithmes idoines est faussée par la forte teneur en matière organique colorée dissoute des eaux influencées par le panache du fleuve Mackenzie. Ce fait rend pour l'instant impossible une approximation sérieuse de la production sur le plateau du Mackenzie par cette approche et par conséquent une comparaison des trois communautés en fonction de la biomasse de phytoplancton.

Par ailleurs, cette étude aurait tiré grand avantage d'informations précises et actualisées sur la distribution verticale des différents taxons du zooplancton, et le régime hydrographique estival complexe de la région. En effet, ces deux éléments sont importants pour bien comprendre le transport latéral du zooplancton par les courants responsables de l'advection différentielle des masses d'eau présentes au sud-est de la mer de Beaufort. Ne disposant pas d'équipement permettant de stratifier la collecte de zooplancton dans la colonne d'eau au moment de l'échantillonnage, la distribution verticale des espèces arctiques dominantes a été néanmoins déduite à partir d'études antérieures appliquées aux bassins arctiques proches et sensiblement à la même période de l'année. Pour les courants, seuls les grands

patrons de circulation ont été considérés en attendant que les connaissances à leur sujet se raffinent suite aux investigations entreprises au cours du programme CASES.

Ma recherche augmente sensiblement notre connaissance encore trop fragmentaire de la biogéographie du zooplancton de cette partie de l'Arctique. Sa portée provient également du fait qu'elle constitue la première étape d'un plan de suivi à long terme des communautés de zooplancton de la région du plateau du Mackenzie. Cette région, instituée comme observatoire des effets du réchauffement climatique sur l'écosystème marin arctique, sera étudiée à la même période pendant plusieurs années dans le cadre du programme d'échantillonnage intégré pluriannuel du réseau de centres d'excellence du Canada «ArcticNet». La nécessité pleinement reconnue de telles séries temporelles de longue durée (Duarte et al., 1992; Hays et al., 2005) se fait criante en océanographie arctique si nous voulons comprendre comment se font les interactions entre les communautés de plancton et le climat.

Références bibliographiques

- ACIA, 2005. Arctic Climate Impact Assessment. Cambridge University Press, New York, 1042 pp.
- Alley, R.B., Marotzke, J., Nordhaus, W.D., Overpeck, J.T., Peteet, D.M., Pielke, R.A., Pierrehumbert, R.T., Rhines, P.B., Stocker, T.F., Talley, L.D. and Wallace, J.M., 2003. Abrupt climate change. *Science*, 299 (5615): 2005-2010.
- Anisimov, O., Fitzharris, B., Hagen, J.O., Jefferies, R., Marchant, H., Nelson, F., Prowse, T., Vaughan, D.G., Borzenkova, I., Forbes, D., Hinkel, K.M., Kobak, K., Loeng, H., Root, T., Shiklomanov, N., Sinclair, B. and Skvarca, P., 2001. Polar Regions (Arctic and Antarctic). In: J.J. McCarthy, O.F. Canziani, N.A. Leary, D.J. Dokken & K.S. White (Editors), *Climate Change 2001: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, pp. 803-841.
- Arashkevich, E., Wassmann, P., Pasternak, A. and Riser, C.W., 2002. Seasonal and spatial changes in biomass, structure, and development progress of the zooplankton community in the Barents Sea. *J. Mar. Syst.*, 38 (1-2): 125-145.
- Arrigo, K.R. and van Dijken, G.L., 2004. Annual cycles of sea ice and phytoplankton in Cape Bathurst polynya, southeastern Beaufort Sea, Canadian Arctic. *Geophys. Res. Lett.*, 31 (8 L08304): DOI 10.1029/2003GL018978.
- Ashjian, C., Smith, S., Bignami, F., Hopkins, T. and Lane, P., 1997. Distribution of zooplankton in the Northeast Water Polynya during summer 1992. *J. Mar. Syst.*, 10 (1-4): 279-298.
- Auel, H. and Hagen, W., 2002. Mesozooplankton community structure, abundance and biomass in the central Arctic Ocean. *Mar. Biol.*, 140 (5): 1013-1021.
- Barber, D.G., Fortier, L. and Byers, M., 2006. The incredible shrinking sea ice. *Policy Options Politiques*, 27: 66-71.
- Barber, D.G. and Hanesiak, J.M., 2004. Meteorological forcing of sea ice concentrations in the southern Beaufort Sea over the period 1979 to 2000. *J. Geophys. Res.*, 109 (C06014): doi:10.1029/2003JC002027.
- Barber, D.G., Lukovich, J.V., Keogak, J., Baryluk, S., Fortier, L. and Henry, G., 2007. The changing climate of the Arctic. *Arctic*, in press.
- Beaugrand, G., Reid, P.C., Ibanez, F., Lindley, J.A. and Edwards, M., 2002. Reorganization of north Atlantic marine copepod biodiversity and climate. *Science*, 296 (5573): 1692-1694.

- Beaumont, K.L., Plummer, A.J., Hosie, G.W. and Ritz, D.A., 2001. Production and fate of faecal pellets during summer in an East Antarctic fjord. *Hydrobiologia*, 453 (1-3): 55-65.
- Benoit, D., Simard, Y. and Fortier, L., 2005. Multifrequency acoustic observation of arctic cod biomass at the head of Franklin Bay in relation with environmental conditions over winter 2003-2004, ArcticNet Annual Scientific Meeting, Banff, Dec. 12-17 (Poster).
- Brodeur, R.D., Mills, C.E., Overland, J.E., Walters, G.E. and Schumacher, J.D., 1999. Evidence for a substantial increase in gelatinous zooplankton in the Bering Sea, with possible links to climate change. *Fish. Oceanogr.*, 8 (4): 296-306.
- Carmack, E. and Chapman, D.C., 2003. Wind-driven shelf/basin exchange on an Arctic shelf: The joint roles of ice cover extent and shelf-break bathymetry. *Geophys. Res. Lett.*, 30 (14): doi: 10.1029/2003GL017526.
- Carmack, E.C. and Macdonald, R.W., 2002. Oceanography of the Canadian Shelf of the Beaufort Sea: a Setting for Marine Life. *Arctic*, 55 (1): 29-45.
- Castellani, C., Irigoien, X., Harris, R.P. and Lampitt, R.S., 2005. Feeding and egg production of *Oithona similis* in the North Atlantic. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 288: 173-182.
- Cavalieri, D., Parkinson, C., Gloerson, P. and Zwally, H.J., 1997, updated 2004. Sea ice concentrations from Nimbus-7 SMMR and DMSP SSM/I passive microwave data, June to September 2001. Boulder, CO, USA: National Snow and Ice Data Center. Digital media. URL: <http://www.nsidc.org/data/nsidc-0051.htm>.
- Chen, C.-T.A., Liu, K.-K. and MacDonald, R.W., 2003. Continental Margin Exchanges. In: M.J.R. Fasham (Editor), *Ocean Biogeochemistry. The role of the ocean carbon cycle in global change*. Springer, New York, pp. 52-97.
- Clarke, K.R. and Warwick, R.M., 2001. *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. 2nd ed. Plymouth Marine Laboratory, Plymouth, UK.
- Comiso, J.C., 2003. Warming trends in the Arctic from clear sky satellite observations. *J. Clim.*, 16 (21): 3498-3510.
- Conover, R.J. and Huntley, M., 1991. Copepods in ice-covered seas - Distribution, adaptations to seasonally limited food, metabolism, growth patterns and life cycle strategies in polar seas. *J. Mar. Syst.*, 2: 1-41.
- Conover, R.J. and Siferd, T.D., 1993. Dark-season survival strategies of coastal zone zooplankton in the Canadian Arctic. *Arctic*, 46 (4): 303-311.
- Corkett, C.J. and McLaren, I.A., 1978. Biology of *Pseudocalanus*. *Adv. Mar. Biol.*, 15: 1-231.

- Derocher, A.E., Lunn, N.J. and Stirling, I., 2004. Polar bears in a warming climate. *Integrative and Comparative Biology*, 44 (2): 163-176.
- Dickson, B., 1999. Oceanography: All change in the Arctic. *Nature*, 397 (6718): 389-391.
- Duarte, C.M., Cebrian, J. and Marba, N., 1992. Uncertainty of Detecting Sea-Change. *Nature*, 356 (6366): 190-190.
- Dufrêne, M. and Legendre, P., 1997. Species Assemblages and Indicator Species: The Need for a Flexible Asymmetrical Approach. *Ecol. Monogr.*, 67 (3): 345-366.
- Edwards, M. and Richardson, A.J., 2004. Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Science*, 430 (7002): 881-884.
- Fortier, M., Fortier, L., Michel, C. and Legendre, L., 2002. Climatic and biological forcing of the vertical flux of biogenic particles under seasonal Arctic sea ice. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 225: 1-16.
- Frost, B.W., 1974. *Calanus marshallae*, a new species of calanoid copepod closely allied to sibling species *Calanus finmarchicus* and *Calanus glacialis*. *Mar. Biol.*, 26 (1): 77-99.
- Frost, B.W., 1989. A Taxonomy of the Marine Calanoid Copepod Genus *Pseudocalanus*. *Can. J. Zool.*, 67 (3): 525-551.
- Garibotti, I.A., Vernet, M., Ferrario, M.E., Smith, R.C., Ross, R.M. and Quetin, L.B., 2003. Phytoplankton spatial distribution patterns along the western Antarctic Peninsula (Southern Ocean). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 261: 21-39.
- Gonzalez, H.E. and Smetacek, V., 1994. The possible role of the cyclopoid copepod *Oithona* in retarding vertical flux of zooplankton fecal material. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 113 (3): 233-246.
- Gradinger, R., 1995. Climate-Change and Biological Oceanography of the Arctic-Ocean. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series a-Mathematical Physical and Engineering Sciences*, 352 (1699): 277-286.
- Grainger, E.H., 1975. Biological productivity of the southern Beaufort Sea: the physical-chemical environment and the plankton, Beaufort Sea Technical Report, Victoria.
- Grainger, E.H. and Grohe, K., 1975. Zooplankton data from the Beaufort Sea, 1951 to 1975., Environment Canada, Fisheries and Marine Service, Technical Report No 591., Arctic Biological Station. St. Anne de Bellevue, Québec.
- Grebmeier, J.M. and Barry, J.P., 1991. The influence of oceanographic processes on pelagic-benthic coupling in polar regions: A benthic perspective. *J. Mar. Syst.*, 2 (3-4): 495-518.

- Grebmeier, J.M., Overland, J.E., Moore, S.E., Farley, E.V., Carmack, E.C., Cooper, L.W., Frey, K.E., Helle, J.H., McLaughlin, F.A. and McNutt, S.L., 2006. A Major Ecosystem Shift in the Northern Bering Sea. *Science*, 311 (5766): 1461-1464.
- Hansell, R.I.C., Malcolm, J.R., Welch, H., Jefferies, R.L. and Scott, P.A., 1998. Atmospheric Change and Biodiversity in the Arctic. *Environmental Monitoring and Assessment*, 49 (2 - 3): 303-325.
- Harwood, L.A. and Smith, T.G., 2002. Whales of the Inuvialuit settlement region in Canada's Western Arctic: An overview and outlook. *Arctic*, 55: 77-93.
- Hattori, H. and Saito, H., 1997. Diel changes in vertical distribution and feeding activity of copepods in ice-covered Resolute Passage, Canadian Arctic, in spring 1992. *J. Mar. Syst.*, 11 (1-2): 205-219.
- Hays, G.C., Richardson, A.J. and Robinson, C., 2005. Climate change and marine plankton. *Trends Ecol. Evol.*, 20 (6): 337-344.
- Hirst, A.G., Roff, J.C. and Lampitt, R.S., 2003. A synthesis of growth rates in marine epipelagic invertebrate zooplankton. *Adv. Mar. Biol.*, 44: 1-142.
- Holland, M.M., Bitz, C.M. and Tremblay, B., 2006. Future abrupt reductions in the summer Arctic sea ice. *Geophys. Res. Lett.*, 33 (23): doi:10.1029/2006GL028024.
- Hop, H., Falk-Petersen, S., Svendsen, H., Kwasniewski, S., Pavlov, V., Pavlova, O. and Soreide, J.E., 2006. Physical and biological characteristics of the pelagic system across Fram Strait to Kongsfjorden. *Prog. Oceanogr.*, 71 (2-4): 182-231.
- Hopcroft, R.R., Clarke, C., Nelson, R.J. and Raskoff, K.A., 2005. Zooplankton communities of the Arctic's Canada Basin: the contribution by smaller taxa. *Polar Biol.*, 28 (3): 198-206.
- Hopky, G.E., Lawrence, M.J. and Chipperzak, D.B., 1994. NOGAP B2; Zooplankton data from the Canadian Beaufort Sea shelf, 1984 and 1985. *Can. Data Rep. Fish. Aquat. Sci.*, 922: iv + 164 p.
- Horner, R. and Schrader, G.C., 1982. Relative Contributions of Ice Algae, Phytoplankton, and Benthic Microalgae to Primary Production in Nearshore Regions of the Beaufort Sea. *Arctic*, 35 (4): 485-503.
- Hughes, L., 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends Ecol. Evol.*, 15 (2): 56-61.
- Huntley, M., 1981. Nonselective, nonsaturated feeding by three calanid copepod species in the Labrador Sea. *Limnol. Oceanogr.*, 26 (5): 831-842.
- Iacoza, J. and Barber, D.G., 1999. An examination of the distribution of snow on sea-ice. *Atmosphere-Ocean*, 37 (1): 21-51.

- Johannessen, O.M., Bengtsson, L., Miles, M.W., Kuzmina, S.I., Semenov, V.A., Alekseev, G.V., Nagurnyi, A.P., Zakharov, V.F., Bobylev, L.P., Pettersson, L.H., Hasselmann, K. and Cattle, H.P., 2004. Arctic climate change: observed and modelled temperature and sea-ice variability. *Tellus A*, 56A (4): 328-341.
- Kosobokova, K.N., Hanssen, H., Hirche, H.-J. and Knickmeier, K., 1998. Composition and distribution of zooplankton in the Laptev Sea and adjacent Nansen Basin during summer, 1993. *Polar Biol.*, 19 (1): 63-76.
- Kruskal, J.B. and Wish, M., 1978. *Multidimensional Scaling*. Sage Publications, Beverly Hills.
- Legendre, L., Ackley, S.F., Dieckmann, G.S., Gulliksen, B.r., Horner, R., Hoshiai, T., Melnikov, I.A., Reeburgh, W.S., Spindler, M. and Sullivan, C.W., 1992. Ecology of sea ice biota. *Polar Biol.*, 12 (3 - 4): 429-444.
- Levitus, S., Antonov, J. and Boyer, T., 2005. Warming of the world ocean, 1955-2003. *Geophys. Res. Lett.*, 32 (2).
- Lindsay, R.W. and Zhang, J., 2005. The thinning of Arctic sea ice, 1988-2003: Have we passed a tipping point? *J. Clim.*, 18 (22): 4879-4894.
- Macdonald, R.W., Paton, D.W., Carmack, E.C. and Omstedt, A., 1995. The freshwater budget and under-ice spreading of Mackenzie River water in the Canadian Beaufort Sea based on salinity and $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ measurements in water and ice. *J. Geophys. Res.*, 100 (C1): 895-919.
- Madsen, S.D., Nielsen, T.G. and Hansen, B.W., 2001. Annual population development and production by *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis* and *C. hyperboreus* in Disko Bay, western Greenland. *Mar. Biol.*, 139 (1): 75-93.
- McLaren, I.A., Sevigny, J.M. and Corkett, C.J., 1989. Temperature-dependent development in *Pseudocalanus* species. *Can. J. Zool.*, 67 (3): 559-564.
- Melle, W. and Skjoldal, H.R., 1998. Reproduction and development of *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis* and *C. hyperboreus* in the Barents Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 169: 211-228.
- Michaud, J., Fortier, L., Rowe, P. and Ramseier, R., 1996. Feeding success and survivorship of Arctic cod larvae, *Boreogadus saida*, in the Northeast Water Polynya (Greenland Sea). *Fish. Oceanogr.*, 5 (2): 120-135.
- Mills, C.E., 1995. Medusae, Siphonophores, and Ctenophores as Planktivorous Predators in Changing Global Ecosystems. *ICES J. Mar. Sci.*, 52 (3-4): 575-581.
- Moritz, R.E., Bitz, C.M. and Steig, E.J., 2002. Dynamics of Recent Climate Change in the Arctic. *Science*, 297 (5586): 1497-1502.

- NSIDC, 2006. Arctic Sea Ice Shrinks as Temperatures Rise. Despite cool temperatures in August, summer sea ice falls below normal for fifth year. http://nsidc.org/news/press/2006_seaiceminimum/20061003_pressrelease.html.
- Parsons, T.R., Webb, D.G., Dovey, H., Haigh, R., Lawrence, M. and Hopky, G.E., 1988. Production studies in the Mackenzie River-Beaufort Sea estuary. *Polar Biol.*, 8 (3): 235-239.
- Parsons, T.R., Webb, D.G., Rokeby, B.E., Lawrence, M., Hopky, G.E. and Chipertzak, D.B., 1989. Autotrophic and heterotrophic production in the Mackenzie river/Beaufort Sea estuary. *Polar Biol.*, 9 (4): 261-266.
- Pickart, R.S., 2004. Shelfbreak circulation in the Alaskan Beaufort Sea: Mean structure and variability. *J. Geophys. Res.*, 109 (C4): doi:10.1029/2003JC001912.
- Polyakov, I.V., Beszczynska, A., Carmack, E.C., Dmitrenko, I.A., Fahrbach, E., Frolov, I.E., Gerdes, R., Hansen, E., Holfort, J., Ivanov, V.V., Johnson, M.A., Karcher, M., Kauker, F., Morison, J., Orvik, K.A., Schauer, U., Simmons, H.L., Skagseth, O., Sokolov, V.T., Steele, M., Timokhov, L.A., Walsh, D. and Walsh, J.E., 2005. One more step toward a warmer Arctic. *Geophys. Res. Lett.*, 32 (17): doi:10.1029/2005GL023740.
- Reigstad, M., Riser, C.W. and Svensen, C., 2005. Fate of copepod faecal pellets and the role of *Oithona* spp. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 304: 265-270.
- Richardson, A.J. and Schoeman, D.S., 2004. Climate Impact on Plankton Ecosystems in the Northeast Atlantic. *Science*, 305 (5690): 1609-1612.
- Rigor, I.G., Colony, R.L. and Martin, S., 2000. Variations in surface air temperature observations in the Arctic, 1979-97. *J. Clim.*, 13 (5): 896-914.
- Ringuette, M., Fortier, L., Fortier, M., Runge, J., Belanger, S., Larouche, P., Weslawski, J. and Kwasniewski, S., 2002. Advanced recruitment and accelerated population development in Arctic calanoid copepods of the North Water. *Deep-Sea Res. II*, 49 (22-23): 5081 - 5099.
- Rothrock, D.A., Yu, Y. and Maykut, G.A., 1999. Thinning of the Arctic Sea-Ice Cover. *Geophys. Res. Lett.*, 26 (23): 3469-3472.
- Rysgaard, S., Nielsen, T.G. and Hansen, B.W., 1999. Seasonal variation in nutrients, pelagic primary production and grazing in a high-Arctic coastal marine ecosystem, Young Sound, Northeast Greenland. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 179: 13-25.
- Sell, A.F., van Keuren, D. and Madin, L.P., 2001. Predation by omnivorous copepods on early developmental stages of *Calanus finmarchicus* and *Pseudocalanus* spp. *Limnol. Oceanogr.*, 46 (4): 953-959.
- Serreze, M.C., Maslanik, J.A., Scambos, T.A., Fetterer, F., Stroeve, J., Knowles, K., Fowler, C., Drobot, S., Barry, R.G. and Haran, T.M., 2003. A record minimum

- arctic sea ice extent and area in 2002. *Geophys. Res. Lett.*, 30 (3, 1110): doi: 10.1029/2002GL016406.
- Smith, W.O. and Nelson, D.M., 1985. Phytoplankton bloom produced by a receding ice edge in the Ross Sea - Spatial coherence with the density field. *Science*, 227 (4683): 163-166.
- Stirling, I., 1997. The importance of polynyas, ice edges, and leads to marine mammals and birds. *J. Mar. Syst.*, 10 (1-4): 9-21.
- Stroeve, J.C., Serreze, M.C., Fetterer, F., Arbetter, T., Meier, W., Maslanik, J.A. and Knowles, K., 2005. Tracking the Arctic's shrinking ice cover: Another extreme September minimum in 2004. *Geophys. Res. Lett.*, 32 (L04501): doi:10.1029/2004GL021810.
- Svensen, C. and Nejstgaard, J.C., 2003. Is sedimentation of copepod faecal pellets determined by cyclopoids? Evidence from enclosed ecosystems. *J. Plankton Res.*, 25 (8): 917-926.
- Syvitski, J.P.M. and Andrews, J.T., 1994. Climate-Change - Numerical Modeling of Sedimentation and Coastal Processes, Eastern Canadian Arctic. *Arctic Alp. Res.*, 26 (3): 199-212.
- Taylor, A.H., Allen, J.I. and Clark, P.A., 2002. Extraction of a weak climatic signal by an ecosystem. *Nature*, 416 (6881): 629-632.
- Thibault, D., Head, E.J.H. and Wheeler, P.A., 1999. Mesozooplankton in the Arctic Ocean in summer. *Deep-Sea Res. I*, 46 (8): 1391-1415.
- Thor, P., Nielsen, T.G., Tiselius, P., Juul-Pedersen, T., Michel, C., Moller, E.F., Dahl, K., Selander, E. and Gooding, S., 2005. Post-spring bloom community structure of pelagic copepods in the Disko Bay, Western Greenland. *J. Plankton Res.*, 27 (4): 341-356.
- Tremblay, J.E., Hattori, H., Michel, C., Ringuette, M., Mei, Z.P., Lovejoy, C., Fortier, L., Hobson, K.A., Amiel, D. and Cochran, K., 2006. Trophic structure and pathways of biogenic carbon flow in the eastern North Water Polynya. *Prog. Oceanogr.*, 71 (2-4): 402-425.
- Tucker, W.B., Weatherly, J.W., Eppler, D.T., Farmer, L.D. and Bentley, D.L., 2001. Evidence for rapid thinning of sea ice in the western Arctic Ocean at the end of the 1980s. *Geophys. Res. Lett.*, 28 (14): 2851-2854.
- Tynan, C.T. and DeMaster, D.P., 1997. Observations and predictions of Arctic climatic change: Potential effects on marine mammals. *Arctic*, 50 (4): 308-322.
- Vidal, J., 1980a. Physioecology of Zooplankton .II. Effects of Phytoplankton Concentration, Temperature, and Body Size on the Development and Molting Rates of *Calanus pacificus* and *Pseudocalanus* sp. *Mar. Biol.*, 56 (2): 135-146.

- Vidal, J., 1980b. Physioecology of zooplankton. I. Effects of phytoplankton concentration, temperature, and body size on the growth rate of *Calanus pacificus* and *Pseudocalanus* sp. *Mar. Biol.*, 56 (2): 111-134.
- Vinnikov, K.Y., Robock, A., Stouffer, R.J., Walsh, J.E., Parkinson, C.L., Cavalieri, D.J., Mitchell, J.F.B., Garrett, D. and Zakharov, V.F., 1999. Global warming and Northern Hemisphere sea ice extent. *Science*, 286 (5446): 1934-1937.
- Wadhams, P. and Davis, N.R., 2001. Further evidence of ice thinning in the Arctic Ocean. *Geophys. Res. Lett.*, 27 (24): 3973-3975.
- Wang, J., Ikeda, M., Zhang, S. and Gerdes, R., 2005. Linking the northern hemisphere sea-ice reduction trend and the quasi-decadal arctic sea-ice oscillation. *Clim. Dyn.*, 24 (2-3): 115-130.
- Wassmann, P., 1998. Retention versus export food chains: processes controlling sinking loss from marine pelagic systems. *Hydrobiologia*, 363 (1-3): 29-57.
- Wassmann, P., Hansen, L., Andreassen, I.J., Riser, C.W. and Urban-Rich, J., 1999. Distribution and sedimentation of faecal pellets on the Nordvestbanken shelf, northern Norway, in 1994. *Sarsia*, 84 (3-4): 239-252.
- Welch, H.E., Bergmann, M.A., Siferd, T.D., Martin, K.A., Curtis, M.F., Crawford, R.E., Conover, R.J. and Hop, H., 1992. Energy flow through the marine ecosystem of the Lancaster Sound region, arctic Canada. *Arctic*, 45 (4): 343-357.
- Wexels Riser, C., Wassmann, P., Olli, K., Pasternak, A. and Arashkevich, E., 2002. Seasonal variation in production, retention and export of zooplankton faecal pellets in the marginal ice zone and central Barents Sea. *J. Mar. Syst.*, 38 (1-2): 175-188.
- Yamaguchi, A., Watanabe, Y., Ishida, H., Harimoto, T., Furusawa, K., Suzuki, S., Ishizaka, J., Ikeda, T. and Takahashi, M.M., 2002. Community and trophic structures of pelagic copepods down to greater depths in the western subarctic Pacific (WEST-COSMIC). *Deep-Sea Res. I*, 49 (6): 1007-1025.
- Yunker, M.B., Macdonald, R.W., Veltkamp, D.J. and Cretney, W.J., 1995. Terrestrial and marine biomarkers in a seasonally ice-covered Arctic estuary -- integration of multivariate and biomarker approaches. *Mar. Chem.*, 49 (1): 1-50.
- Zar, J.H., 1999. *Biostatistical analysis*. Fourth Edition. Prentice Hall, Upper Saddle River, N. J.
- Zhang, J.L., 2005. Warming of the arctic ice-ocean system is faster than the global average since the 1960s. *Geophys. Res. Lett.*, 32 (19).