



Université du Québec
à Rimouski

Structure et résilience des réseaux trophiques benthiques de l'Arctique Canadien et de la mer des Tchouktches

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de la maîtrise en océanographie

en vue de l'obtention du grade de maître ès Sciences

PAR

© NOÉMIE FRISCOURT

Juin 2017

Composition du jury :

Gustavo Ferreyra, président du jury, Université du Québec à Rimouski

Christian Nozais, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Philippe Archambault, codirecteur de recherche, Université Laval

François Charles, examinateur externe, Observatoire océanologique de Banyuls-sur-Mer

Dépôt initial le 12 juin 2017

Dépôt final le 9 août 2017

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

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

Le vaisseau de la théorie pouvait voguer sur les océans d'espoir et de grandeur mathématiques, mais seules les données avaient le pouvoir de gonfler les voiles.

- Gregory Benford

*Tout droit sur le Cap Horn, bâtir un château de carte à la vue qui cartonne,
Laissez-moi grimper, j'veis combler des lacunes, sur une échelle, appuyée sur la lune.*

- 20syl et OxmoPuccino, Equilibre

I'll probably never be rich, but I will be a fat man.

- Louis Armstrong

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier mon directeur, Christian Nozais et mon co-directeur Philippe Archambault de m'avoir donné cette incroyable opportunité d'aller en Arctique, de m'avoir guidé et fait confiance pour porter ce projet jusqu'au bout et pour m'avoir acceptée dans vos équipes respectives. Je remercie Gustavo Ferreyra et François Charles d'avoir accepté de faire partie de mon jury, vos commentaires avisés m'ont permis d'aller plus loin dans ma réflexion.

Merci à l'équipage de l'Amundsen, qui m'a fait apprécier les échantillonnages à 4 heures du matin dans le froid. En particulier Sebastian et Benoît, avec qui j'ai pu passer de longues nuits à m'instruire sur la navigation. Merci à Jordan, pour les longues discussions sur le bateau et à BRUCE (RIP). Merci aussi à Moritz, Jacoba, Cyril et tous les autres étudiants et scientifiques qui ont aussi contribué à rendre mon terrain incroyable.

Merci à Caroline et Guillaume qui m'ont accueilli à l'Université Laval pour une partie de mon laboratoire, votre patience envers moi a été incroyable. Merci à Margaux, Pierre, Lou et Thomas, qui m'ont toujours accueilli avec une bonne bière pendant mes stages à Québec. Merci à Mathieu Babin, Dominique Lavallée et Claude Belzile pour leur précieuse aide lors de mon laboratoire.

Merci à tous les gens du laboratoire d'écologie benthique, pour les sugar-fix, l'aide pour les présentations orales, les barbecues... Je tiens tout particulièrement à remercier Cindy, tu m'as appris énormément de chose sur le terrain, tu as toujours été patiente sur le bateau avec moi et tes conseils sont toujours les bienvenus !

Merci aux deux québécoises les plus incroyables : Laurence et Mariève, pour toutes les heures de travail ensemble, les encouragements, le réconfort, les rires et de m'avoir appris à survivre à un ouragan. Vous êtes des modèles d'organisation et de persévérance ! Vous êtes là depuis le début de la maîtrise et j'espère que vous allez rester dans mon entourage encore longtemps.

Merci à Val, Claudie, Pascal, Fred, Housseem, Filou, Alex, Dave, Peter et Kévin, vous êtes les piliers de ma bonne humeur et de ma santé mentale dans les jours où ça ne va pas. Merci à tous les étudiants qui ont participé à rendre mes trois années incroyables et tout particulièrement au comité NÉMO: j'ai été la plus chanceuse des Présidentes ! Merci à l'équipe des Blackfish, j'ai beaucoup appris du moi et sur l'importance d'un esprit d'équipe grâce à vous...TOP 6 !

Merci à Maude, Mathilde, Mél, PAD, Gab, Charles-Doudou, Enrique, Tam, Paul, Éva pour toutes les parties de 7 Wonders et d'Abyss, les sorties, les chenilles et les repas bien trop frugaux.

Merci à Dinou et Stavros, pour tout.

Merci à ma famille : mes parents, Amélie, Anatole, Thibaut pour le soutien incroyable même à 5000 km de distance, moral ou financier. Je n'en serais pas arrivé là sans vous.

AVANT-PROPOS

Ce projet de maîtrise en océanographie n'aurait pas vu le jour sans le soutien financier de plusieurs organismes : le Conseil de Recherches en Sciences Naturelles et en Génie du Canada (CRSNG), Québec-Océan et ArcticNet. Grâce à l'UQAR et Québec-Océan, j'ai pu participer à 5 congrès, dont 3 internationaux, dans le but de présenter mon projet et d'échanger avec de nombreux chercheurs et étudiants d'autres universités.

Présentations orales

Friscourt N, Archambault P, Nozais C (2016) Structure and resilience of the benthic food web across the Canadian Arctic Ocean and the Chukchi Sea. **International Council for the Exploration of the Sea Annual Science Conference**, Riga, Lettonie Sept 19-23. *Meilleure présentation orale pour les scientifiques en début de carrière.*

Friscourt N, Archambault P, Massé G, Nozais C (2016) Benthic food web structure across the Canadian Arctic Ocean and Chukchi Sea Insights from stable isotopes and the IP₂₅ biomarker. **Ocean Meeting**, New Orleans, LA USA Fev 21-26

Affiches

Friscourt N, Archambault P, Masse G, Nozais C (2015) Les isotopes stables: un outil pour mieux comprendre les réseaux trophiques benthiques de l'océan Arctique Canadien. **Assemblée générale annuelle de Québec-Océan** Québec, Canada Nov 10-11

Friscourt, N, Grant C, Chagnon-Lafortune A, Archambault P and Nozais C (2014) Structure and functional role of the meiobenthic communities in the Arctic. **Arctic Change**, Ottawa, Canada, Dec 8-12

Friscourt, N, Chagnon-Lafortune A, Archambault P, and Nozais C (2014) Structure et rôle fonctionnel des communautés méiofauniques dans l'Arctique Canadien. **Assemblée générale annuelle de Québec-Océan**, Rivière-du-Loup, Canada Nov 17-19

RÉSUMÉ

Les changements climatiques actuels sont à l'origine de nombreuses modifications dans l'océan Arctique, telles qu'une augmentation de la température des eaux de surface, une augmentation des apports fluviaux, une réduction dans la couverture de glace de mer, des changements de composition des espèces ou des changements dans la phénologie et l'intensité de la production primaire. Ces changements pourraient être à l'origine de modifications dans la structure et le fonctionnement des réseaux trophiques benthiques. Il est nécessaire aujourd'hui de décrire la structure et la résilience de réseaux trophiques benthiques de ces régions pour évaluer l'impact des changements climatiques sur celles-ci. Cette étude a pour objectifs de décrire la structure et la résilience des réseaux trophiques benthiques de l'Arctique canadien (polynie des eaux du Nord, archipel canadien, golfe d'Amundsen, mer de Beaufort) et de la mer des Tchouktches par une approche isotopique, et d'évaluer l'importance des algues de glace pour ces réseaux trophiques, à l'aide du biomarqueur d'algues de glace IP₂₅ (Ice Proxy 25). Pour atteindre ces deux objectifs, nous avons collecté des échantillons de matière particulaire en suspension, de sédiments de surface, et de faune benthique de juillet à octobre 2014, à bord du *NGCC Amundsen*. Les valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ mesurées dans les sédiments de la polynie des eaux du Nord, de l'archipel canadien et de la mer des Tchoukches, traduisent une origine marine de la matière organique. La mer de Beaufort et le golfe d'Amundsen sont quant à eux caractérisés par des apports terrigènes et des apports mixtes (terrigènes et marins) respectivement. Ces différences dans l'origine de matière organique se retrouvent dans les signatures isotopiques des organismes et dans la structure des réseaux trophiques : la mer de Beaufort se distingue des autres régions par des signatures appauvries en ^{13}C chez les consommateurs et par de nombreux organismes avec de hauts niveaux trophiques. La faible séparation trophique et la forte redondance trophique suggèrent que la polynie des eaux du Nord et l'archipel canadien semblent être les régions avec la plus grande possibilité de résilience face à des changements environnementaux. Nous avons mis en évidence la présence du marqueur d'algue de glace IP₂₅ chez les organismes appartenant à tous les niveaux trophiques. Les plus fortes concentrations en IP₂₅ ont été retrouvées chez les déposivores de surface. Les algues de glace semblent être une source de

nourriture importante pour les organismes de l'archipel canadien, où les plus fortes concentrations en biomarqueurs d'algues de glace ont été retrouvées (en particulier chez les déposivores et les prédateurs) et pour la polynie des eaux du Nord où les signatures en carbone des organismes indiquent une assimilation d'algues de glace.

Mots clés: Benthos, structure trophique, résilience, algues de glace, biomarqueur IP₂₅, isotopes stables, Arctique Canadien, Mer des Tchouktches

ABSTRACT

Ongoing climate change is causing rapid changes in the Arctic Ocean, such as higher water temperatures, increased fluvial run-off, reduced sea-ice cover, change in species composition, change in the timing and intensity of primary production. Those changes will give rise to severe ecosystem changes propagating in benthic food web through all trophic levels. There is a need to establish benthic food web structure and resilience baseline for future comparison and to understand the impact of climate change in those various benthic food-webs. We also need a thorough study of the role of ice algae for the benthic food webs on a large scale. The objectives of this study were to describe the structure and the resilience of the benthic food-web of the Canadian Arctic and the Chukchi Sea (North Water Polynya, Canadian Archipelago, Amundsen Gulf, Beaufort Sea, Chukchi Sea), using stable carbon and nitrogen isotope analyses and to evaluate the importance of sea-ice algae in the benthic food-web using the Sea ice biomarker IP₂₅ (“Ice Proxy 25”). To reach these objectives, we collected suspended particulate organic matter, surface sediments and zoobenthic samples from July to October 2014 aboard the *CCGS Amundsen*. Values in $\delta^{13}\text{C}$ in the sediment were indicative of a marine origin of the organic matter in the North Water Polynya, Canadian Archipelago and the Chukchi Sea. The Beaufort Sea was characterized by terrestrial input, and the Amundsen Gulf was characterized by a mix between terrestrial and marine input. Those differences in the origin of organic matter were mirrored in consumer isotopic signatures in all the regions. The Beaufort Sea differed from the other regions regarding the trophic structure. The high trophic redundancy and the low trophic separation of the North Water Polynya and the Canadian Archipelago suggest those regions have the higher potential of resilience facing environmental changes. We highlight transfer of ice algae across the different trophic levels. The biomarker IP₂₅ was detectable in all the trophic guilds, and the higher concentrations were found in the surface deposit feeder. Ice algae seem to be an important food source for the Canadian Archipelago food web, where the higher concentration in IP₂₅ were found and for the North Water Polynya, where the carbon stable isotopic signatures indicate ice algae assimilation.

Keywords: Benthos, trophic structure, resilience, ice-algae, IP₂₅ biomarker, stable isotopes, Canadian arctic, Chukchi Sea

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	ix
AVANT-PROPOS	xii
RÉSUMÉ.....	xiv
ABSTRACT.....	xvii
TABLE DES MATIÈRES	xx
LISTE DES TABLEAUX	xxiii
LISTE DES FIGURES	xxv
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
CHAPITRE1 Structure and resilience of the benthic food web across the Canadian Arctic and the Chukchi Sea	21
1.1 INTRODUCTION	21
1.2. MATERIALS AND METHODS	29
1.2.1. Study areas	29
1.2.2. Field sampling.....	31
1.2.3. Pigments analyses	34
1.2.4. Fauna analysis.....	34
1.2.5. Sample preparation for stable isotope analyses	34
1.2.6. Stable isotopes analysis.....	35
1.2.7. Community-wide measures calculations	36
1.2.8. IP ₂₅ analysis.....	36
1.2.9. Data analyses	37
1.3. RESULTS	38

1.3.1. Pigments.....	38
1.3.2. Isotopic signatures of SPOM and SOM.....	39
1.3.3. Structure of the benthic food web.....	41
1.3.4. Community-wide measures.....	47
1.3.5. IP ₂₅ biomarker.....	47
1.4. DISCUSSION.....	51
1.4.1. Pigments.....	51
1.4.2. Isotopic signatures for the SOM and SPOM.....	51
1.4.3. IP ₂₅ and ice-algae in the food-web.....	53
1.4.4. Structure of the food web.....	55
1.4.5. Community-wide measures and resilience of the food web.....	57
1.5. CONCLUSIONS.....	59
CONCLUSIONS GÉNÉRALES.....	61
ANNEXES.....	69

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Stations location, bottom oceanographic variables and granulometry.	33
Tableau 2 : Chlorophyll <i>a</i> and phaeopigment mean concentration mean concentration, standard error (SE), and chlorophyllaa/phaeopigment ratio in five regions: North Water Polynya, Canadian Archipelago, Amundsen Gulf, Beaufort Sea and Chukchi Sea.....	39
Tableau 3 : $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$, mean, standard error (SE), and trophic level (TL) for SOM, SPOM and 6 feeding guilds in the 5 regions: North Water Polynya, Canadian Archipelago, Amundsen Gulf, Beaufort Sea and Chukchi Sea.....	40

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Structure du biomarqueur d'algues de glace IP ₂₅	17
Figure 2 : Distribution des stations où le biomarqueur IP ₂₅ a été identifié dans les sédiments ou dans la glace et des lieux où ont été réalisées les études taxonomiques.....	18
Figure 3 : Location of stations sampled in 2014 across the Canadian Arctic and Chukchi Sea	32
Figure 4 : Isotopic composition ($\delta^{15}\text{N}$ ‰ versus $\delta^{13}\text{C}$ ‰) of SOM (black symbols) and SPOM (white symbols) in the five regions: North Water Polynya, Canadian Archipelago, Amundsen Gulf, Beaufort Sea and Chukchi Sea.....	41
Figure 5 : Isotopic signatures ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) of the primary and secondary consumers and SOM and SPOM across the Canadian arctic and Chukchi Sea.....	44
Figure 6 : Benthic food web among the 5 regions studied in percentage of taxa within each trophic level.....	45
Figure 7 : Trophic level (TL) of each consumer of the different feeding guilds across the Canadian Arctic and Chukchi Sea.....	46
Figure 8 : Isotopic niche space as convex hulls of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of benthic invertebrates in the Chukchi Sea, Beaufort Sea, Amundsen Gulf, Canadian Archipelago and North Water Polynya.....	48
Figure 9 A. : Spatial variation in IP ₂₅ concentrations in the sediment (ng.g ⁻¹) and in the benthic feeding guilds. SOM, SF, SF/SDF, SDF	49
Figure 9 B. : Spatial variation in IP ₂₅ concentrations in the sediment (ng.g ⁻¹) and in the benthic feeding guilds. SSDF, PS, Fish	50

INTRODUCTION GÉNÉRALE

ARCTIQUE ET CHANGEMENTS CLIMATIQUES

L'océan Arctique couvre une superficie de près de 14 Mkm² (Carroll and Carroll 2003). Entouré de terres, il reçoit les eaux de nombreux fleuves, sibériens ou canadiens pour les plus puissants. Les plateaux continentaux arctiques occupent une très large partie, avec plus de la moitié de l'océan Arctique ayant une profondeur inférieure à 200 m (Gradinger *et al.*, 2010). L'une des principales caractéristiques de l'océan Arctique est d'être recouverte par de la glace de mer de façon permanente aux hautes latitudes et de façon saisonnière à des latitudes plus basses (Carroll and Carroll 2003). La faune de l'océan Arctique doit faire face à des conditions climatiques extrêmes. Cet écosystème est en effet caractérisé par de fortes variations spatiales et temporelles (interannuelles et saisonnières), notamment dans la couverture de glace, l'ensoleillement et la productivité primaire (Carmack and Wassmann, 2006; Carmack *et al.*, 2006; Grebmeier *et al.*, 1995). L'hiver est caractérisé par un ensoleillement faible, voire nul, une grande couverture de glace, ainsi qu'une accumulation des nutriments grâce au recyclage et aux processus de mélange dans la colonne d'eau et une faible activité biologique. Le printemps est, lui, caractérisé par l'augmentation de l'ensoleillement et de la température, ainsi qu'une augmentation de l'activité biologique, surtout pour le phytoplancton et les algues associées à la glace (Brown *et al.*, 2014). L'été est quant à lui caractérisé par un fort ensoleillement, une couverture de glace faible et une forte activité biologique (Brown *et al.*, 2014). S'ajoutent à ces variations des apports saisonniers d'eau douce au niveau des embouchures de fleuves et de rivières. L'ensemble de ces changements saisonniers est d'une importance considérable pour les processus biologiques et biogéochimiques de cet écosystème (Carroll et Carroll, 2003 ; Piepenburg *et al.*, 2005).

Il existe un consensus général sur le fait que les régions polaires, en particulier l’océan Arctique, sont exposées actuellement à de nombreux changements (Brown and Belt, 2012; Carmack and Wassmann, 2006; Piepenburg, 2005; Wassmann, 2006). Le signe le plus évident du réchauffement est la forte diminution de l’étendue de la couverture de glace depuis les trois dernières décennies (Comiso 2003; Stroeve and Serreze, 2008; Stroeve *et al.*, 2007 ; Parkinson and Comiso, 2013), qui se réduit d’environ 10% par décennie (Comiso *et al.*, 2008). On observe aussi une diminution de son épaisseur et de la proportion de glace pluriannuelle (Arrigo *et al.*, 2014). Maslanik *et al.* (2011) ont montré que la proportion de glace pluriannuelle du mois de mars dans l’océan Arctique était passée de 75% dans les années 80 à 45% en 2011. De plus, la couverture de glace pourrait fondre de manière précoce dans l’année (Steele *et al.*, 2008) et l’océan Arctique pourrait être libre de glace en été dès l’horizon 2040 (Polyakov *et al.*, 2010). Ces changements dans la couverture de glace sont amplifiés par l’augmentation des flux de masses d’eau plus chaudes à travers les détroits de Bering (Woodgate *et al.*, 2006 ; Woodgate *et al.*, 2010 ; Woodgate *et al.*, 2012) et de Fram (Piechura and Walczowski, 2009). En plus des changements dans la couverture de glace, une décharge plus importante en eau douce provenant des rivières est aussi prévue dans le futur, comme le montrent les plus fortes décharges en eaux douces par les six plus grandes rivières eurasiennes dans l’océan Arctique, suite à l’augmentation des précipitations (Peterson *et al.*, 2002; Wassmann *et al.*, 2011). Les plateaux continentaux de l’arctique devraient être particulièrement sensibles à ces changements, en raison de leur faible profondeur (Piepenburg *et al.*, 2005). Pour ces raisons, les changements globaux vont non seulement affecter la couverture de glace, mais aussi être à l’origine de multiples changements dans les écosystèmes marins (Kędra *et al.* 2015).

ECOSYSTEME ARCTIQUE

Il est possible de découper l’Arctique en plusieurs régions, chacune caractérisée par des conditions environnementales particulières. Les conditions biologiques et physiques particulières qui sont présentes régionalement s’ajoutent aux tendances à large échelle. La période de production primaire varie énormément dans le temps et l’espace entre les

différentes régions de l'Arctique, en réponse à divers facteurs : des eaux riches en nutriments apportées par des processus physiques, tel que les upwellings le long du plateau continental, les marées, transport d'Ekman, des eaux pauvres en nutriments, la limitation de la lumière par la couverture de glace (Sakshaug 2003 ; Kędra *et al.*, 2015). Les assemblages de la macrofaune diffèrent entre les régions et les profondeurs (Piepenburg 2005). Les régions caractérisées par du sable ou d'autres sédiments fins sont, par exemple, souvent dominées par des bivalves et des polychètes (Feder *et al.* 1994a; Grebmeier and Cooper 1995; Deubel *et al.* 2003), alors que les amphipodes sont dominant dans les zones avec des sédiments de plus grande taille (Grebmeier *et al.* 1995). L'Arctique canadien est souvent divisé en cinq régions : la mer de Beaufort, le golfe d'Amundsen, l'archipel canadien, la polynie des eaux du Nord et la baie de Baffin.

Une polynie est une zone d'eau libre entourée de glaces, d'une importance capitale pour les processus physiques et biologiques de la zone (Gradinger 1995; Grebmeier and Cooper 1995). La polynie des eaux du Nord apparaît chaque année et en comparaison des zones couvertes de glace aux alentours, on y retrouve une forte production primaire (Bélanger *et al.* 2013) évaluée à $150 \text{ gCm}^{-2}\text{année}^{-1}$ (Carmack *et al.*, 2006; Ardyna *et al.*, 2011; Forest *et al.*, 2011). Les communautés profondes de la polynie des eaux du Nord bénéficient d'un grand apport de matière organique grâce à une forte exportation de cette production vers les fonds et de fort courants (Roy, 2014). Il existe ainsi un fort couplage pélagobenthique et une forte abondance et biomasse benthique (Gradinger and Baumann 1991) dans cette région.

L'archipel canadien est caractérisé par une topographie très complexe, avec de nombreuses îles, de nombreux chenaux et détroits qui influencent la circulation de la glace de mer et la productivité marine (Michel *et al.* 2006). La glace de mer reste plus longtemps dans la partie centrale de l'archipel canadien que dans les autres régions de l'arctique canadien (Michel *et al.*, 2006). Cette région est décrite comme oligotrophe, avec une productivité primaire aux alentours de $20\text{-}40 \text{ gCm}^{-2}\text{année}^{-1}$ (Carmack *et al.*, 2006; Ardyna *et al.*, 2011; Forest *et al.*, 2011). L'archipel est considéré comme un domaine clé pour les flux

d'eau douce de l'océan Arctique (Melling, 2000) et certaines rivières permettent des apports d'eau douce (Carmack and Wassmann, 2006). Même si la production primaire par les algues de glace ne constitue que 10% de la production totale dans l'archipel canadien, elles ont un rôle écologique très important, constituant une source importante de nourriture au printemps, en absence d'autres sources de nourriture disponible (Michel *et al.*, 1996 ; 2006).

La mer de Beaufort est caractérisée par une hydrographie et des caractéristiques physiques complexes (Dunton, 2006; Divine *et al.*, 2015). Des eaux riches en nutriments et de faible salinité entrent par l'ouest en provenance de la mer de Bering, apportant des nutriments et participant à la resuspension de matière organique (Ashjian *et al.*, 2005; Kędra *et al.*, 2015). Ces eaux rencontrent dans le sens opposé le gyre de Beaufort oligotrophique (Pickart 2004). Des upwellings peuvent avoir lieu le long du talus lorsque la région est libre de glace (Tremblay *et al.* 2011, Pickart *et al.*, 2013). La mer de Beaufort est très influencée par le fleuve Mackenzie qui décharge environ 340 km³ d'eau douce par année (Macdonald *et al.* 2004), décharge qui apporte plus de matière organique terrestre que toutes les autres rivières de l'arctique réunies (Rachold *et al.*, 2004). La productivité primaire de cette région est évaluée entre 30 et 70 gCm⁻²année⁻¹ (Carmack *et al.*, 2006; Ardyna *et al.*, 2011; Forest *et al.*, 2011).

Le golfe d'Amundsen est un large chenal (environ 400 km de longueur pour 170 km de largeur) qui connecte la mer de Beaufort à l'archipel canadien (Forest *et al.*, 2011). La couverture de glace de mer se développe à partir d'octobre, et le retrait de celle-ci commence à partir de juin (Galley *et al.*, 2008 ; Forest *et al.*, 2008). Une polynie se forme tous les ans au niveau du Cap Bathurst et la production primaire de cette région est évaluée de 90 à 175 gCm⁻² par année, mais à 52 gCm⁻² par année pour l'ensemble du golfe (Arrigo and van Dijken, 2004 ; Forest *et al.*, 2011). Cette région reçoit les eaux du gyre de Beaufort, des eaux du Pacifique et de l'Atlantique (Forest *et al.*, 2008). Les communautés benthiques du golfe d'Amundsen sont comparables à celles de la mer de Beaufort, malgré la présence de la

polynie (Conlan *et al.*, 2008). Cette région est aussi sous l'influence du fleuve Mackenzie, dont le nuage de sédiments peut s'étaler sur plus de 400 km (Macdonald *et al.*, 1999).

La mer de Beaufort est bordée à l'ouest par la mer des Tchouktches. La mer des Tchouktches reçoit les influx d'eaux riches en nutriments du Pacifique et elle est caractérisée par une forte production et biomasse benthique (Carmack and Wassmann, 2006). La production primaire est comprise entre 20 et 430 gCm⁻² par année, et peut atteindre 430 gCm⁻²année⁻¹ dans le sud-est de cette région (Sakshaug, 2004). Le faible broutage pélagique permet à 70 % de la production primaire d'atteindre les fonds marins (Walsh *et al.*, 1989), créant un fort couplage pélogo-benthique (Grebmeier *et al.*, 2006). Les communautés de l'endofaune et de l'épifaune des sédiments meubles de la mer des Tchouktches font partie des plus productives dans le monde, atteignant jusqu'à 50-100 gCm⁻² (Feder *et al.* 2005 ; Grebmeier *et al.*, 2006 ; Grebmeier *et al.*, 1988). La mer des Tchouktches est un système qui repose sur les communautés benthiques, comme l'indiquent la forte densité de pinnipèdes et de baleines qui se nourrissent sur le benthos (Hunt *et al.*, 2013), notamment dans le nord-est de la région, riche en amphipodes qui attirent les baleines grises à chaque été (Feder *et al.*, 2005).

Il n'existe pas une communauté benthique typique de l'Arctique, les différentes régions de l'océan Arctique diffèrent par la composition et la distribution des assemblages benthiques. Ces variations sont dues à des différences dans la profondeur, la situation géographique, l'histoire biogéographique, les courants, les apports d'eau douce, la couverture de glace, la nature des sédiments, la compétition intra et interspécifique, la production pélagique, le couplage pélogo-benthique et les apports en nourriture (Piepenburg *et al.*, 2005). Ces variations entre les régions empêchent une généralisation à large échelle des impacts des changements climatiques sur les écosystèmes marins de l'Arctique (Piepenburg 2005). Malgré tout, on peut trouver une distribution pan-arctique de certains groupes d'organismes, avec par exemple les Ophiuridés, qui dominent souvent les communautés

d'échinodermes des plateaux continentaux de l'Arctique (Pipenburg, 2000; Ambrose *et al.*, 2001).

RÉSEAUX TROPHIQUES BENTHIQUES

Les réseaux trophiques constituent la principale approche utilisée pour représenter la structure trophique et les relations alimentaires au niveau d'une communauté ou d'un écosystème, en regroupant l'ensemble des interactions trophiques qui existent entre les organismes (Vander Zanden and Rasmussen, 1999 ; Post *et al.*, 2002b). On peut distinguer plusieurs catégories d'organismes faisant partie des réseaux trophiques marins. Tout d'abord, les producteurs primaires utilisant l'énergie solaire, tels que les algues planctoniques, sympagiques ou benthiques. Ensuite, les consommateurs primaires qui consomment directement les producteurs primaires et/ou de la matière organique plus ou moins dégradée. Puis les consommateurs secondaires qui se nourrissent sur les consommateurs primaires. Les consommateurs primaires et secondaires peuvent être distingués par leur rang taxonomique, mais aussi par certains traits fonctionnels, par exemple, le mode d'alimentation. La plupart des études qui décrivent les communautés benthiques utilisent les différentes espèces présentes, cependant de plus en plus d'études utilisent des traits fonctionnels qui sont un bon moyen de mieux comprendre la dynamique des écosystèmes, l'efficacité des transferts trophiques et la structure des réseaux trophiques (Divine *et al.*, 2015; Kędra *et al.*, 2015; Roy *et al.*, 2015). Les études qui portent sur les réseaux trophiques benthiques de l'Arctique distinguent généralement 5 modes d'alimentation ou guildes trophiques : les suspensivores (SF), les suspensivores/dépositivores de surface (SF/SDF), les dépositivores de surface (SDF), les dépositivores de sub-surface (SSDF) et les prédateurs/charognards (PS) (Graeve *et al.*, 1997; Piepenburg, 2000; Denisenko *et al.*, 2003; Iken *et al.*, 2005; Lovvorn *et al.*, 2005; McMahon *et al.*, 2006; Tamelander *et al.*, 2006a; Bergmann *et al.*, 2009; Iken *et al.*, 2010; Legezynska *et al.*, 2012 ; Roy *et al.*, 2015 ; Divine *et al.*, 2015). Les SF, SF/SDF, SDF, SSDF sont considérés comme étant des consommateurs primaires et les P/S comme des consommateurs secondaires. Les études sur les réseaux trophiques assignent les individus à

un ou plusieurs niveaux trophiques (Vander Zanden and Rasmussen, 1999). Le nombre de transferts d'énergie ou de nutriments de la base vers le sommet d'un réseau trophique constitue la longueur du réseau trophique (Post *et al.*, 2002a). Les réseaux trophiques de l'Arctique sont souvent constitués de 4 niveaux trophiques (Iken *et al.* 2010, Feder *et al.* 2011, McTigue and Dunton, 2013).

COUPLAGE PÉLAGO-BENTHIQUE

Les communautés benthiques dépendent principalement de la matière organique produite dans la zone euphotique qui sédimente sur les fonds marins (Piepenburg, 2005). Ces communautés dépendent tout d'abord de la production primaire. Les producteurs primaires sont dépendants de la disponibilité de la lumière et des nutriments et vont donc avoir une dynamique saisonnière. Les deux principales sources de production primaire dans l'océan Arctique sont les algues sympagiques, se développant à la base de la glace et le phytoplancton (Søreide, *et al.*, 2006). La production primaire apparaît au printemps, lorsque les conditions optimales sont réunies pour stimuler la croissance phototrophique: des eaux riches en nutriments couplées à un ensoleillement suffisant (Arrigo *et al.*, 2011) et elle dure de 1 à 4 mois (Soreide *et al.*, 2006 ; Renaud, Carroll *et al.*, 2008 ; Iken *et al.*, 2010). En général, la production du phytoplancton et des algues sympagiques se succèdent au cours de l'année. Ces floraisons d'algues sont d'une importance cruciale pour certains organismes (Søreide *et al.*, 2006), constituant une source très importante de matière organique pour les systèmes pélagiques et benthiques et participant activement à la structure de l'écosystème Arctique (Grebmeier and McRoy 1989; Grebmeier *et al.*, 2006; Iken *et al.*, 2010; Bodil *et al.*, 2011).

Les communautés autotrophes présentes dans la glace sont diverses et dépendent principalement des adaptations des espèces à la température, la salinité, la lumière et aux nutriments (Arrigo *et al.*, 2014). Les diatomées y sont les micro-algues les plus abondantes. Malgré le fait qu'elles ne représentent qu'une portion modérée (<20%) de la production primaire totale annuelle (Gradinger, 2009), ces algues sympagiques représenteraient un apport de matière organique très important dans certaines régions de l'Arctique (Boetius *et*

al., 2013), particulièrement au printemps au niveau des plateaux continentaux peu profonds (Tamelander *et al.*, 2006). De plus, elles représentent aussi un apport de nourriture de qualité, car elles sont riches en acides gras essentiels (McMahon *et al.*, 2006). Les modèles spatio-temporels de la couverture de glace et dans la productivité primaire vont donc influencer les communautés benthiques, particulièrement au niveau des plateaux continentaux de l’océan Arctique (Grebmeier and Barry 1991; Piepenburg 2005).

Quand la glace commence à fondre, les communautés algales vivant à la base de la glace sont libérées dans les eaux de surface en grande quantité (Arrigo *et al.*, 2014). Au cours du processus de sédimentation, une partie sera consommée par des espèces pélagiques (Arrigo *et al.*, 2014). Une fois ingérée, la matière organique dérivée des algues sympagiques pourra être utilisée directement, reminéralisée et transférée aux sédiments sous-jacents sous forme de pelotes fécales (Belt and Müller, 2013). Les algues sympagiques peuvent aussi être directement consommées par les organismes benthiques suspensivores et dépositivores (McMahon *et al.*, 2006), même à de grandes profondeurs (3400-4400m ; Boetius *et al.*, 2013). La faune benthique peut répondre rapidement à un épisode d’apport d’algues sympagiques sur les fonds. McMahon *et al.* (2006) ont ainsi mis en évidence le fait que ces dépôts d’algues sympagiques peuvent être assimilés en quelques heures. De plus, l’entièreté de l’apport de ces algues peut être consommé entre 7 et 19 jours (McMahon *et al.*, 2006; Sun *et al.*, 2007). Le faible taux de broutage du zooplancton au printemps permet à une forte proportion de la production pélagique et sympagique d’atteindre les fonds, fournissant un apport majeur de carbone pour les réseaux trophiques benthiques (Legendre *et al.* 1992; Arrigo *et al.* 2012; Coyle and Pinchuk 2002; McTigue 2015). Mais des questions subsistent quant à l’assimilation et au transfert des algues de glaces dans les réseaux trophiques.

La matière organique provenant des consommateurs pélagiques secondaires (carcasses d’animaux, pelotes fécales) constitue aussi une importante source de carbone pour les communautés benthiques (Brown *et al.*, 2012; McTigue *et al.*, 2015; Piepenburg, 2005). Au niveau des côtes, l’érosion côtière, les apports de rivières et de glaciers peuvent aussi constituer une importante source de matière organique terrestre pour les réseaux trophiques

benthiques (Dunton *et al.*, 2006; Kędra *et al.*, 2012). Tout comme la production primaire, le transfert de ce carbone vers les réseaux pélagiques et benthiques se fait aussi à travers le broutage par certains organismes pélagiques (Forest *et al.*, 2011; Søreide *et al.*, 2010). Ce qui n'est pas consommé par les organismes pélagiques va alors sédimenter pour alimenter les écosystèmes benthiques (Forest *et al.*, 2011; Arrigo *et al.*, 2014). Cependant, la majeure partie de cette matière organique d'origine fluviale est dégradée et moins facilement assimilable par les organismes (Stein, 1996 ; Fahl *et al.*, 2001). Elle est donc considérée comme de qualité moindre.

Les apports de matière organique en provenance de la surface ainsi que les processus abiotiques et biotiques qui les contrôlent, affectent une grande variété de caractéristiques des communautés benthiques. On pourra citer la diversité, la densité, la biomasse, et la structure des réseaux trophiques (Piepenburg, 2005; Worm and Duffy, 2003). Ce couplage pélagobenthique joue donc un rôle-clé dans la structure des communautés benthiques (Dunton, 2005) et soutient une diversité biologique et une biomasse benthiques élevées dans plusieurs régions de l'Océan Arctique, notamment dans la mer des Tchouktches (Dunton *et al.*, 2005; Hansen *et al.*, 2003; Piepenburg, 2005; Grebmeier and McRoy, 1989 ; Grebmeier *et al.*, 2006 ; Iken *et al.*, 2010, Bluhm *et al.*, 2011). Les plateaux continentaux peu profonds sont souvent caractérisés par un fort couplage pélagobenthique: il en résulte une large exportation de matière organique produite en surface, qui va sédimenter sur les fonds (Renaud *et al.*, 2008 ; Tamelander *et al.*, 2008). Cela est le résultat d'un faible broutage par le zooplancton, en particulier au printemps, lorsque la production primaire est bien plus importante que la consommation du zooplancton (Tamelander *et al.*, 2006). Les sources estivales de carbone pour les communautés benthiques sont constituées essentiellement de pelotes fécales, des carcasses, bactéries et phytodétritus (Kędra *et al.*, 2015).

IMPACT DES CHANGEMENTS CLIMATIQUES SUR LES RESEAUX TROPHIQUES BENTHIQUES

Les changements climatiques pourraient avoir des impacts importants sur la durée, l'intensité et la distribution spatiale de la productivité primaire (Grebmeier *et al.*, 2006; Hansen *et al.*, 2003; Wassmann *et al.*, 2006). La contribution des algues de glace devrait diminuer du fait d'une perte d'habitat suite au retrait de la couverture de glace (Johannessen and Miles, 2011 ; Leu *et al.*, 2011). La fonte précoce de la glace de mer et l'augmentation de la stratification de la colonne d'eau devraient favoriser la production primaire pélagique, en particulier celle du picophytoplancton (Kędra *et al.*, 2015 ; Arrigo *et al.*, 2014). De plus, l'augmentation dans l'apport du carbone par la production primaire, l'augmentation de la décharge en eau douce et une augmentation de la température des eaux de fond favoriseraient une plus forte activité bactérienne (Kritzberg *et al.*, 2010). Cette augmentation de la production des communautés planctonique et bactériennes pourrait être à l'origine d'une plus grande interception de matière organique avant leur déposition dans les fonds (Renaud *et al.*, 2008 ; Wassmann and Reigstad, 2011). Il pourrait en résulter une réduction de l'intensité du couplage pélogo-benthique actuel avec un passage d'un flux dominant «algues de glace-benthos» vers un flux dominant «phytoplancton-zooplancton», altérant la quantité et la qualité de la matière organique qui sédimente vers les fonds et affectant ainsi l'efficacité des réseaux trophiques benthiques qui s'en nourrissent (Carmack *et al.*, 2006; Carroll and Carroll 2003; Hansen *et al.*, 2003; Morata *et al.*, 2008; Piepenburg, 2005; Wassmann, 2006; Kędra *et al.*, 2015).

Les variations dans les précipitations et périodes de fonte de glace en réponse aux changements climatiques vont aussi pouvoir influencer la biomasse d'algues de glace (Fortier, *et al.*, 2002). Par exemple, une fonte précoce de la neige présente sur la glace, pourrait faire devancer le bloom d'algue de glace (Wassmann and Reigstad, 2011). Ces changements dans la période de production et d'export d'algues de glace vont augmenter la fréquence des décalages entre les périodes clés de développement des organismes (lors de la reproduction ou autre) et l'apport de nourriture qui leur est nécessaire (Rubao *et al.*, 2013). Cela pourrait avoir des conséquences négatives sur l'ensemble de l'écosystème marin Arctique qui est privé par ces apports en lipides (Søreide *et al.*, 2010).

L'augmentation de la température des eaux de surface et l'apport de masses d'eau chaude de l'Atlantique et du Pacifique sont aussi des menaces qui peuvent affecter la structure des réseaux trophiques. Ces changements peuvent faciliter l'introduction de nouvelles espèces boréales, comme par exemple, des palourdes du Pacifique dans la mer des Tchouktches (*M. calcarea* ; Sirenko and Gagaev, 2007) et faciliter l'introduction d'espèces d'eau libre, ce qui conduirait au retrait d'espèces associées à la glace (Hollowed *et al.*, 2013). De plus, les observations d'une rapide diminution dans la couverture de glace de mer depuis les 30 dernières années laissent croire à une ouverture du passage du Nord-Ouest par l'archipel canadien aux transports internationaux et une saison plus longue de transport. Cela pourrait aussi être à l'origine d'introduction de nouvelles espèces (Ware *et al.*, 2015). Ces changements dans les espèces, ces extinctions et invasions locales pourraient mener à des nouvelles interactions entre espèces (Hobbs *et al.*, 2006), avec une disparition ou une apparition de nouveaux liens et ainsi avoir des impacts sur la stabilité des réseaux trophiques.

RESILIENCE DES RESEAUX TROPHIQUES BENTHIQUES

Les changements climatiques ne vont donc pas seulement affecter la couverture de glace: ils vont également être à l'origine de multiples changements dans les communautés, notamment dans la structure, la stabilité et l'efficacité des réseaux trophiques, en affectant les composants à la base des réseaux trophiques (Vander Zanden *et al.*, 1999 ; Pauly *et al.*, 2002 ; Kędra *et al.*, 2015). Les réponses des réseaux trophiques face à ces changements vont dépendre de leur résilience (Layman *et al.*, 2007), c'est-à-dire la capacité d'un écosystème, d'un habitat, d'une population ou d'une espèce à retrouver un fonctionnement, un développement et un équilibre dynamique normal après avoir une phase d'instabilité engendrée par une perturbation environnementale. La stabilité des réseaux trophiques devrait être impactée négativement par les changements dans les apports en algues de glace ou phytoplancton, principalement dans les régions à résilience faible. À ce jour la résilience des réseaux trophiques arctiques n'a été évaluée que par le biais d'une étude régionale dans la

mer de Beaufort (Divine *et al.*, 2015), qui a mis en évidence des différences régionales dans la vulnérabilité des réseaux trophiques.

Les réseaux trophiques benthiques et les sources de carbone qui les soutiennent sont bien répertoriés pour certaines régions de l'Arctique, comme la mer des Tchouktches (Dunton, *et al.*, 1989; Iken *et al.*, 2010; Kędra *et al.*, 2012; McTigue *et al.*, 2015) ou l'archipel de Svalbard (Kędra *et al.*, 2012; Renaud *et al.*, 2011; Søreide *et al.*, 2006; Søreide *et al.*, 2013). Cependant, malgré l'augmentation des études sur les réseaux trophiques benthiques (Hobson *et al.*, 2002 ; Hobson and Welsh, 1992 ; Roy, 2014 ; Divine *et al.*, 2015), de nombreuses interrogations subsistent sur leur structure, le fonctionnement et la résilience dans l'Arctique canadien. De plus, la plupart des études sur les réseaux trophiques de l'Arctique sont limitées dans l'espace et les synthèses à plus grande échelle, permettant des comparaisons entre régions manquent (Kędra *et al.*, 2015).

Les impacts potentiels des changements climatiques et des activités humaines sur les réseaux trophiques benthiques dans l'Arctique sont difficiles à évaluer en raison de ce manque de données de référence sur la structure, le fonctionnement et la résilience (Søreide *et al.*, 2013; Wassmann *et al.*, 2011). Il y a donc un besoin croissant de collecter des données dans l'Arctique canadien et dans la mer des Tchouktches : ces données doivent particulièrement porter sur la structure et la résilience des réseaux trophiques benthiques ainsi que sur les sources de carbone les soutenant. Dans un contexte de changement dans la couverture de glace, il est aussi nécessaire d'établir de manière plus précise l'importance de ces algues de glace dans les réseaux trophiques benthiques. Cela permettra d'évaluer leur réponse face aux changements climatiques (Carmack *et al.*, 2006; Piepenburg, 2005; Wassmann *et al.*, 2011; Kędra *et al.*, 2015).

UTILISATION DES ISOTOPES STABLES DU CARBONE ET DE L'AZOTE POUR L'ETUDE DES RESEAUX TROPHIQUES

Les mesures d'isotopes stables du carbone et de l'azote sont couramment utilisées pour déterminer la structure des réseaux trophiques, les niches trophiques et pour évaluer la contribution des différentes sources de carbone à ces communautés (Post *et al.*, 2002 ; Bearhop *et al.*, 2004; Peterson, 1999; Phillips *et al.*, 2014; Vander Zanden and Rasmussen, 2001 ; Layman *et al.*, 2007). Ces isotopes stables fournissent un aperçu dans le temps et dans l'espace des relations trophiques entre organismes et peuvent donc être utilisés pour développer des modèles de structure trophique (Layman *et al.*, 2012).

Cette approche est fondée sur le principe que la composition en isotope des tissus des consommateurs est liée à celle de leur alimentation (Hobson *et al.*, 2002; Post, 2002a). Les isotopes stables du carbone permettent de retracer l'origine de la matière organique car il existe un faible enrichissement de la proie vers le prédateur (0-1‰) et une signature isotopique distincte entre les sources de carbone (De Niro and Epstein, 1978 ; Peterson and Fry, 1987 ; Layman *et al.*, 2012; Post, 2002a; Zanden and Rasmussen, 2001). Les isotopes stables de l'azote sont quant à eux utilisés pour estimer la position trophique (séparée en différents niveaux trophiques), grâce au fort enrichissement en ^{15}N entre la source de nourriture et son consommateur (De Niro and Epstein, 1981 ; Minagawa and Wada 1984; Peterson and Fry, 1987 ; Post, 2002a; VanderZanden and Rasmussen, 2001). On considère que la valeur en ^{15}N d'un consommateur est enrichit de 3.4% par rapport à sa nourriture, d'après les travaux de Minagawa et Wada (1984). L'utilisation des données de $\delta^{15}\text{N}$ fournissent une mesure à long terme de la position trophique (et donc du rôle fonctionnel) d'un organisme (Vander Zanden et al., 1997 ; Post 2002). En comparaison, l'utilisation des données disponibles sur le régime alimentaire ne fournit qu'une idée instantanée de la diète d'un organisme, ce qui ne représente pas la position trophique moyenne d'un organisme dans l'année (Vander Zanden et al., 1997).

Les isotopes de carbone sont utiles pour différencier l'origine de la matière organique. Les valeurs en ^{13}C plus enrichies que -25.5‰ traduisent une origine marine de la matière

organique (par exemple issue du phytoplancton), tandis que les valeurs plus appauvries que -25.5‰ reflètent une origine terrestre du carbone (Dunton *et al.*, 2012). La matière organique d'origine terrestre est considérée comme moins labile et donc moins utilisée en tant que source primaire de nourriture pour les consommateurs benthiques par rapport à la matière organique d'origine marine (Dunton *et al.* 2006, 2012).

Les données d'isotopes stables sont souvent représentées sous forme de biplot avec les valeurs en ^{15}N en fonction des valeurs en ^{13}C pour chaque individu du réseau trophique. La position relative de ces espèces dans le bi-plot est utilisée pour déduire certains aspects de la structure du réseau trophique. La structure trophique d'un réseau trophique est définie par le nombre relatif de taxons à différents niveaux trophiques. La structure obtenue peut nous donner des informations sur la nature du couplage pélagobenthique dans la zone étudiée. Par exemple, des faibles valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ dans les tissus des consommateurs comprises dans un faible écart de valeur sont liées à un faible couplage pélagobenthique (Dunton *et al.*, 2005 ; Iken *et al.*, 2010 ; Kędra *et al.*, 2015). Les valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ de la matière organique particulaire peuvent être modifiées par des processus biologiques et biogéochimiques, comme les altérations microbiennes ou l'activité enzymatique. Ces processus peuvent mener à une dépendance dans les valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ en fonction de la profondeur, avec une augmentation de la signature en $\delta^{15}\text{N}$ de la matière organique au cours de sa sédimentation vers le benthos (Mintenbeck *et al.*, 2007 ; Roy *et al.*, 2015). Cumulés à ces tendances liées à la profondeur, d'autres paramètres peuvent modifier les valeurs en $\delta^{15}\text{N}$, tels que la température ou des variations dans les compositions de base en carbone et azote des sources de matière organique. L'ensemble de ces paramètres sont à l'origine de différences régionales dans les valeurs en isotopes stables. Par exemple, des plus faibles valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ dans les tissus du zooplancton et d'organismes benthiques de la mer de Beaufort en comparaison aux valeurs retrouvées dans la mer des Tchouktches (Dunton *et al.*, 1985, Dunton *et al.*, 1989).

En plus de cet aspect qualitatif, plusieurs mesures qualitatives fondées sur les isotopes ont été développées, notamment pour calculer les positions trophiques et la longueur des réseaux trophiques (Vander Zanden *et al.*, 1997, Post 2002a, Layman *et al.*, 2005; Post 2002b). En arctique, les réseaux trophiques benthiques sont souvent constitués de 4 niveaux trophiques d'après les mesures en isotopes d'azote (Iken *et al.* 2010, Feder *et al.* 2011, McTigue and Dunton, 2013). Nous allons donc utiliser les isotopes stables du carbone et de l'azote pour décrire et comparer les réseaux trophiques benthiques de l'Arctique canadien et de la mer des Tchouktches.

METRIQUES TROPHIQUES

En plus de l'utilisation de données d'isotopes stables du carbone et de l'azote, Layman *et al.* (2007) ont proposé une série d'indicateurs pour décrire la structure des réseaux trophiques à partir des diagrammes issus des mesures de $\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{15}\text{N}$ dans les tissus des organismes. Ces indicateurs sont des mesures quantitatives qui permettent d'évaluer la vulnérabilité ou la résilience d'une communauté benthique face à des changements dans la structure trophique (Bearhop *et al.*, 2004; Layman *et al.*, 2007). Plusieurs métriques trophiques ont été développées : la gamme en $\delta^{15}\text{N}$, la gamme en $\delta^{13}\text{C}$, la distance au centroïde, la moyenne de la distance au voisin le plus proche. Les 3 premiers permettent de mesurer la diversité trophique, quant au dernier il permet d'estimer la redondance trophique.

Les deux premières métriques sont la gamme en $\delta^{15}\text{N}$ (la distance entre l'espèce la plus enrichie et la plus appauvrie en ^{15}N) et la gamme en $\delta^{13}\text{C}$ (la distance entre l'espèce la plus enrichie et la plus appauvrie en ^{13}C). Une plus grande gamme en $\delta^{15}\text{N}$ chez les consommateurs suggère plus de niveaux trophiques et donc une plus grande diversité trophique (Layman *et al.*, 2007). Une plus grande gamme en $\delta^{13}\text{C}$ est attendue dans les réseaux trophiques à multiples ressources caractérisées par des valeurs différentes en $\delta^{13}\text{C}$, ce qui permet une diversification des niches à la base du réseau trophique (Layman *et al.*, 2007). La troisième métrique est celle de la distance au centroïde (Mean distance to centroid, CD), qui permet une mesure de la diversité trophique au sein d'un réseau trophique (degré

de séparation alimentaire entre les taxons dans un réseau trophique; Layman *et al.*, 2007). La quatrième métrique est celle de la moyenne de la distance au voisin le plus proche (Mean nearest neighbor distance, NND). Les réseaux trophiques avec une large proportion d'espèces caractérisées par des rôles trophiques similaires vont avoir un NND plus faible en comparaison des réseaux trophiques où les espèces ont des niches trophiques différentes (Layman *et al.*, 2007). Ils auront une forte redondance trophique (qui correspond au degré de chevauchement des taxons dans l'alimentation au sein d'un réseau trophique; Layman *et al.*, 2007).

Dans un réseau trophique avec une faible redondance trophique et une haute séparation trophique, la disparition d'une espèce (pouvant être causée par les changements climatiques ou une perturbation anthropique) laisserait une niche vacante qui ne pourrait pas être comblée par un autre consommateur, ce qui pourrait éventuellement conduire à une instabilité du réseau trophique. En revanche, dans un système caractérisé par une grande redondance trophique et une faible séparation trophique, les consommateurs ayant un rôle trophique similaire pourraient compenser la disparition de l'espèce. Ces mesures ont été appliquées à l'échelle de la région de la mer de Beaufort par Divine *et al.* (2015), où elles ont mis en évidence des différences à moyenne échelle dans la structure et la résilience des réseaux trophiques de cette région, montrant que la partie centrale, caractérisée par une faible redondance trophique et une forte séparation trophique, serait la plus vulnérable aux perturbations. Ces mesures vont donc nous être utiles pour évaluer et comparer la résilience des réseaux trophiques face à des changements environnementaux entre les différentes régions de l'Arctique canadien (Layman *et al.*, 2007).

BIOMARQUEUR D'ALGUES DE GLACE

La matière organique particulaire associée à la glace de mer a une signature plus enrichie en ^{13}C comparativement à la matière organique particulaire pélagique (Pineault *et al.*, 2013). Cette particularité a déjà été utilisée pour montrer l'importance des algues de glace dans la diète des invertébrés qui vivent sous la glace de mer (Wing *et al.*, 2012). Cependant, d'autres études ont montré que la différenciation était parfois difficile, dû au chevauchement

dans les signatures isotopiques en carbone (Forest *et al.*, 2011; Tremblay, 2006). La composition isotopique de certains lipides spécifiques des algues de glace peut aussi être utilisée pour établir une signature de la matière organique particulaire issue de la glace de mer. Mais cette méthode comporte aussi certaines limitations, comme certains lipides partagés avec d'autres sources que des diatomées (Budge *et al.*, 2008).

Ces dernières années ont vu émerger l'utilisation d'un nouveau biomarqueur d'algues de glace, appelé IP₂₅ (« Ice Proxy with 25 carbon atoms »). Ce biomarqueur est un lipide à 25 carbones (Figure. 1) qui fait partie des isoprénoïdes hautement branchés. Il est uniquement produit par un certain nombre de diatomées rencontrées dans la glace de mer : *Haslea spp.*, *Rhizosolenia spp.*, *Pleurosigma spp.*, et quelques *Navicula spp.* (Belt *et al.*, 2007; Brown *et al.*, 2014).

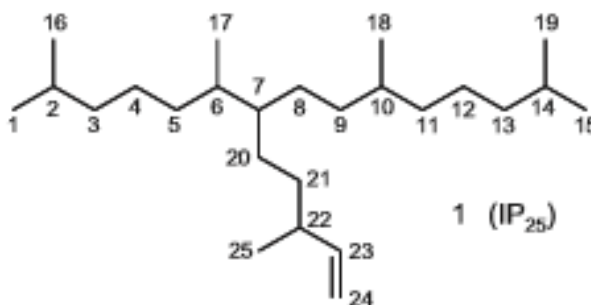


Figure 1. Structure du biomarqueur d'algues de glace IP₂₅

Ces espèces constituent une petite proportion de l'ensemble des taxa présents dans la glace, mais elles sont communes en Arctique (Figure. 2 ; Brown *et al.*, 2014). Non seulement, ce lipide n'est pas produit par le phytoplancton, mais il a aussi été montré comme étant plus résistant dans le temps aux altérations que les autres biomarqueurs tels que les pigments (chlorophylle *a*) et les acides gras (Rontani *et al.*, 2012), et plus stable dans les sédiments pour des milliers d'années (Brown *et al.*, 2014; Fahl and Stein, 2012). Il est en effet utilisé

dans la reconstruction de couverture de glace dans l'Arctique à l'échelle décennale ou millénaire (Belt and Müller, 2013; Belt *et al.*, 2015; Brown *et al.*, 2011; Vare *et al.*, 2009)

Il a été montré que les algues de glace sont très importantes pour la reproduction du zooplancton. Elle est en effet dépendante de la qualité de leur nourriture (Müller-Navarra, 2008) et les algues de glace sont composées de lipides à haute valeur énergétique qui sont rapidement transférées à travers les réseaux trophiques pélagiques (Kędra *et al.*, 2015). L'IP₂₅ a déjà été détecté chez des organismes pélagiques (Brown and Belt, 2012b) ou benthiques (Brown and Belt, 2012a) de l'Arctique, et également chez des oiseaux (Brown *et al.*, 2013b) et mammifères marins (Brown *et al.*, 2013a). De fortes concentrations ont été retrouvées chez les oursins verts (*Strongylocentrotus* sp.) qui sont des déposivores de subsurface. Mais aucune étude n'existe sur la comparaison interrégionale de la concentration en IP₂₅ dans les sédiments et au sein des réseaux trophiques benthiques.

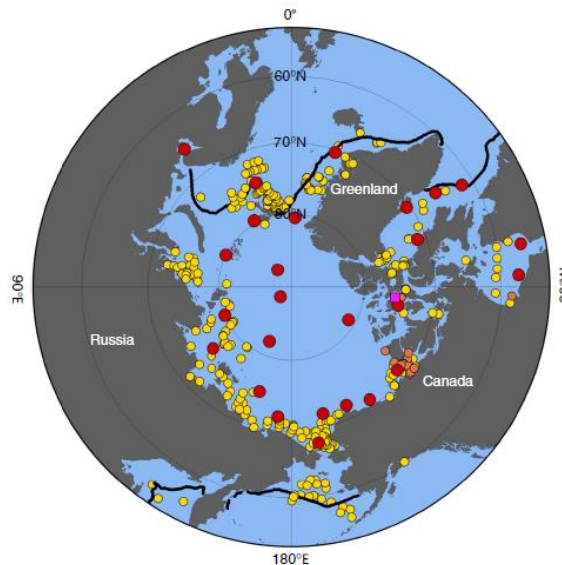


Figure 2. Distribution des stations où le biomarqueur IP₂₅ a été identifié dans les sédiments (cercles jaunes) ou dans la glace (cercles oranges) et des lieux où ont été réalisées les études taxonomiques (cercles rouges)(de Brown *et al.*, 2014)

À l'aide de cette méthode, nous allons évaluer l'importance des algues de glace pour les communautés benthiques, en mesurant le biomarqueur IP₂₅ dans les tissus de macrofaune et

de poissons démersaux et ce, à travers les différentes régions de l'Arctique canadien et de la mer des Tchouktches.

OBJECTIFS ET HYPOTHÈSES

C'est parce que les changements sont perceptibles et multiples qu'il convient de prévoir leurs effets sur l'écosystème marin de l'Arctique en évaluant la résilience de cet écosystème. La présente étude vise donc à caractériser la structure et la résilience des réseaux trophiques benthiques à l'aide d'isotopes stables du carbone et de l'azote et à évaluer l'importance des algues sympagiques dans les réseaux trophiques benthiques à l'aide du biomarqueur IP₂₅, dans l'Arctique canadien et la mer des Tchouktches.

Les différentes questions de recherche et hypothèses émises sont :

(1) Est-ce que la valeur isotopique de la matière organique particulaire en suspension et de la matière organique sédimentaire sera différente entre les régions ? L'hypothèse émise est que la région de la Mer de Beaufort sera caractérisée par des signatures en ¹³C appauvries par rapport aux autres régions, due à la proximité du fleuve Mackenzie.

(2) Est-ce que la concentration en IP₂₅ au sein des sédiments et des organismes diffère entre les régions et est-ce que les concentrations seront différentes entre les guildes trophiques ? L'hypothèse émise est que de plus fortes concentrations en IP₂₅ seront retrouvées dans le sédiment et les organismes dans la polynie des eaux du Nord et dans l'archipel canadien, qui sont caractérisés par des niveaux de production élevés en algues de glace et que le IP₂₅ sera détecté en plus fortes concentrations chez les déposivores de surface et de subsurface.

(3) Est-ce que la structure des réseaux trophiques diffère entre les régions en réponse aux différences d'apports en matière organique ? L'hypothèse émise est que les consommateurs de la mer de Beaufort seront appauvris en ¹³C, et que la plupart de ces consommateurs occuperont des niveaux trophiques inférieurs aux autres régions, en réponse d'une plus grande assimilation de matière organique terrestre.

(4) Est-ce que la longueur des chaînes trophiques varie entre les régions ? L'hypothèse émise est que la longueur de la chaîne trophique de la mer de Beaufort sera plus courte, reflétant un plus faible couplage pélogo-benthique et une plus grande dépendance à de la matière organique réfractaire. L'hypothèse émise est également que la longueur des chaînes trophiques de la polynie des eaux du Nord et de la mer des Tchouktches seront plus longs, reflétant un plus fort couplage-pélogo-benthique.

5) Existe-il une différence dans la résilience des réseaux trophiques entre les régions ? La région de la mer de Beaufort sera caractérisée par une faible redondance trophique et une forte séparation trophique en comparaison des autres régions, surtout par rapport à la polynie des eaux du Nord et la mer des Tchouktches, dû à un plus faible couplage pélogo-benthique et des apports en matière organique terrestre plus importants.

CHAPITRE1

STRUCTURE AND RESILIENCE OF THE BENTHIC FOOD WEB ACROSS THE CANADIAN ARCTIC AND THE CHUKCHI SEA

1.1 INTRODUCTION

The Arctic Ocean is characterized by high temporal variation, inter-annual and seasonal, particularly in ice cover and extent, light conditions, primary and secondary production (Carmack *et al.*, 2006; Carmack and Wassmann, 2006; Grebmeier *et al.*, 1995; Peterson and Fry, 1987). Furthermore, there are also some ecologically important regional contrasts between the various marginal seas and the Arctic Ocean, due to differences in geographical position, topography, climate, and hydrography (Curtis 1975; Grebmeier and Barry 1991) as can be observed in sea ice cover, freshwater input and primary productivity (Piepenburg, 2005). There is not just one typical Arctic benthic community, but a wide variety of communities found in distinct depth zones (shelf, slope, and basin) and regions, which differ considerably in almost all aspects of benthic ecology. This variation is caused by differences in, water depth, geographical setting, biogeographical history, water current and advection regime, river runoff, ice cover, seafloor composition, and food availability. (Piepenburg *et al.*, 2005).

Continental-shelf benthic ecosystems depend mainly on inputs of organic matter originating from the water column, which settles to the seafloor (Piepenburg, 2005; Roy *et al.*, 2014). Phytoplankton and organic matter produced by secondary pelagic consumers (carcasses of animals, fecal pellets) are the main food sources for benthic communities (McTigue *et al.*, 2015; Piepenburg, 2005; Piepenburg *et al.*, 1997; Sokolowski *et al.*, 2012). Ice algae are also important for benthic organisms (Boetius *et al.*, 2013). In the Arctic Ocean, coastal erosion, freshwater runoff, and glacial discharge can be important sources of terrestrial organic matter that can also be used by benthic heterotrophs (Dunton *et al.* 2006; Dunton *et al.* 2012; Kędra *et al.*, 2012; Morata *et al.*, 2008). The supply of pelagic and

terrestrial organic matter affects a wide variety of benthic community's characteristics, including diversity, density, biomass and consequently ecosystem functioning (Graf, 1992; Grebmeier and Barry, 1991; Dunton *et al.*, 2005; Piepenburg, 2005; Roy *et al.*, 2014; Roy *et al.*, 2015; Worm and Duffy, 2003), which cascades through the food webs. This pelagic-benthic coupling has a key role in the structure of benthic communities (Dunton *et al.*, 2005). Tight pelagic-benthic coupling can be found in shallow Arctic shelves, when there is a large export of organic matter to the benthos due to low grazing in the water column during the bloom in spring (Tamelander *et al.*, 2006; Tamelander *et al.*, 2008; Grebmeier *et al.*, 2006).

The Arctic Ocean is experiencing rapid changes due to climate change (Brown and Belt 2012; Carmack and Wassmann, 2006; Piepenburg, 2005; Wassmann, 2006), including increasing temperature of surface waters, increased freshwater runoff (Peterson *et al.*, 2002; Wassman *et al.*, 2011), changes in the thickness and extent of the mixing layer and a reduction in the extent and thickness of the ice cover (Comiso, 2003; Comiso *et al.*, 2008; Stroeve *et al.*, 2007; Parkinson and Comiso, 2013). The Arctic shelves are likely to be particularly sensitive because of their shallowness, their seasonally varying ice cover, and their dependence upon inflowing waters from the oceans and continents (Piepenburg *et al.*, 2005). The patterns indicate a shift towards an earlier spring transition between sea-ice-covered and sea-ice-free conditions (Grebmeier, *et al.*, 2006) and the Arctic Ocean may become seasonally ice-free by 2040 (Polyakov *et al.*, 2010). The decrease in the extent and duration of the occurrence of sea ice could have significant impacts on the duration, intensity and spatial distribution of primary production (Caroll and Carroll, 2003; Grebmeier *et al.*, 2006; Hansen *et al.*, 2003, Wassmann *et al.*, 2006). Consequently, those changes in the primary production could impact the intensity of the pelagic-benthic coupling (Caroll and Carroll, 2003; Dunton *et al.*, 2005; Grebmeier *et al.*, 1988; Hansen *et al.*, 2003, Piepenburg, 2005). Indeed, this could lead to possible changes in carbon flows switching from an "ice algae-benthos" dominance to a "phytoplankton-zooplankton" dominance pathways. This may alter the amount and quality of organic material which settle on the seafloor and ultimately affecting benthic food webs (Carmack *et al.*, 2006; Carroll and Carroll, 2003;

Hansen *et al.*, 2003; Mäkelä and Archambault, 2017; Morata *et al.*, 2008; Piepenburg, 2005; Wassmann, 2006).

Sea ice algae can represent an important carbon contribution to marine Arctic pelagic and benthic organisms (Boetius *et al.*, 2013; Brown *et al.*, 2016), even though they constitute only a moderate portion of total annual primary production (Gradinger 2009). Ice algae develop at the base of the first-year sea ice with the spring increase in solar radiation (Michel *et al.*, 2006). The ice melt results in significant export of organic matter to the seafloor and the benthos (Grebmeier *et al.* 2006), especially in spring, when primary production is far greater than zooplankton consumption (Tamelander *et al.* 2006). In some regions of the Arctic, those supplies of organic matter do support high biomass, abundance, and diversity of benthic organisms (Grebmeier and McRoy 1989; Grebmeier *et al.*, 2006; Iken *et al.*, 2010; Bodil *et al.*, 2011). This ice algal contribution to the sea floor is important in areas where sea-ice cover lasts longer in the year (Gosselin *et al.*, 1997) but is expected to decrease with current sea-ice retreat (Leu *et al.*, 2011). Climate warming induces an advance in the timing of annual sea ice melt/breakup, which would reduce the growth period of ice algae, thus potentially decreasing their annual production (Michel *et al.*, 2006).

In the changing Arctic Ocean, species shifts, local extinctions, and invasions may occur, leading to new interactions between species (Hobbs *et al.* 2006; Kędra *et al.*, 2015). This phenomenon is especially observed with the sea-water temperature rise and warmer Atlantic and Pacific waters advected in the Arctic Ocean, which can represent a threat to Arctic biodiversity (Kędra *et al.*, 2015). These changes could impact species interactions of which many are sea-ice related (Fortier *et al.* 2002; Gradinger and Bluhm, 2004; Søreide *et al.*, 2006; Gradinger 2009), as well as trophic transfer efficiency (efficiency to transfer energy from one trophic level to the next), changes in energy pathways, and food-web stability (Vander Zander *et al.*, 1999; Pauly *et al.*, 2002; Kędra *et al.*, 2015).

Consequently, global changes can be responsible for multiple ecological changes on ecosystem functioning, including food-web structure, stability, and efficiency, especially by affecting components at the base of the food web (Kędra *et al.*, 2015). Because these changes are multiple and perceptible, it is important to understand how Arctic food webs are structured and how they can react to climate change. The impact of those changes depends on the level of resilience of the food web, which means the capacity to regain normal functioning, development, and stability after a phase of instability caused by environmental changes (Layman *et al.*, 2007). Despite numerous recent studies, major gaps remain in the knowledge of food-web structure and resilience of Arctic ecosystem (Kędra *et al.*, 2015). To date, most of the studies on Arctic food webs are limited in space and taxonomic levels and large-scale studies of food webs across Arctic regions highlighting differences among regions are still lacking (Kędra *et al.*, 2015). They are marked differences in geographical and environmental setting, impact of fluvial runoff, pelagic production regime, strength of pelago-benthic coupling and food supply among the Arctic seas, impeding large-scale generalization of local and regional findings (Piepenburg *et al.*, 2005). Therefore, it is difficult to evaluate the impact of those changes and human activities on benthic food webs, because of the lack of baseline data on the structure and resilience of these food webs, as well as the lack of information on the importance of the ice algae in the benthic food web (Soreide *et al.*, 2013; Wassmann *et al.*, 2011). There is a growing need to collect basic data on the structure and resilience of such communities for the Canadian Arctic and Chukchi Seas, and how they rely on the ice algae (Carmack *et al.*, 2006; Piepenburg, 2005; Wassmann *et al.*, 2011).

Measures of stable carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) isotopes are commonly used to determine the structure of food webs and carbon sources (Bearhop *et al.*, 2004; Carmack *et al.*, 2006; Layman *et al.*, 2007; Peterson, 1999; Phillips *et al.*, 2014; Vander Zanden and Rasmussen, 2001) as they provide a snapshot in time and space of trophic relationships between organisms. They can, therefore, be used to develop trophic structure models (Layman *et al.*, 2011). The stable carbon isotope is used to trace the origin of the organic matter with a low enrichment from the prey to the predator (0-1 ‰) and a distinct isotopic

signature between carbon sources (Layman *et al.*, 2012; Post 2002b; Vander Zanden and Rasmussen 2001). Stable nitrogen isotopes are used to estimate the trophic position of organisms (trophic level), thanks to the strong enrichment between the food source and the consumers (3-4 ‰) (Layman *et al.*, 2011; Post, 2002b; Vander Zanden and Rasmunssen, 2001). The relative numbers of taxa at different trophic levels define the trophic structure of the food web. Those data can give us information about the pelagic-benthic coupling. For example, a small range and low $\delta^{15}\text{N}$ values in consumer tissues within the benthic food web is linked to tight pelagic-benthic coupling (Dunton *et al.*, 2005; Iken *et al.*, 2010; Kędra *et al.*, 2015). As such, the relative position of organisms in $\delta^{13}\text{C}$ – $\delta^{15}\text{N}$ bi-plot space can reveal important aspects of the trophic structure and novel quantitative metrics which are based on these representations of the niche. They may be powerful tools to test ecological theory and study ecological responses to anthropogenic impacts (Layman *et al.*, 2007a, 2007b). Interpreting the $\delta^{15}\text{N}$ of consumers relative to the $\delta^{15}\text{N}$ characterizing the base of the food web, provides a time-integrated measure of trophic position (Vander Zanden and Rasmussen, 1999), and can be used to evaluate the food-web length (Post 2002a). Biological and biogeochemical processes like microbial alteration or enzymatic activity can change the $\delta^{15}\text{N}$ signature in organic matter, leading to water depth-dependent increases in $\delta^{15}\text{N}$ values in the organic matter and in the consumer tissue (Mintenbeck *et al.*, 2007, Roy *et al.*, 2015). In addition to depth-related trends, different isotope fractionation processes related to temperature or variation in the isotopic composition of basal carbon and nitrogen sources can lead to large-scale regional differences. Lower $\delta^{15}\text{N}$ values of zooplankton and benthic fauna in the Beaufort Sea have been shown in comparison to those in the Bering and Chukchi seas (Dunton *et al.*, 1985, Dunton *et al.*, 1989).

Food webs depict the complex trophic interactions inherent among organisms within ecosystems (Post 2002a). The number of transfers of energy or nutrients from the base to the top of a food web is often called food-chain length, which can be determine using stable isotopes of nitrogen (Post 2002). Food-chain length is a central characteristic of ecological communities that influences community structure and stability of the food web by altering the organization of trophic interactions (Steiner *et al.*, 2005; Post, 2002a; Worm *et al.*, 2002)..

Functional food-chain length is typically estimated by converting interaction webs to trophic levels. Energy or resource availability and pelagic-benthic coupling might limit the food-chain length (Grebmeier and McRoy, 1989; Moore *et al.*, 2004), therefore his argument predicts that food-chain length should increase and as the amount of resources available at the base of the food web increases. (Post 2002).

Stable isotopes have not been applied to quantitatively characterize community-wide aspects of trophic structure at the level of an entire food-web. Layman *et al.* (2007) proposed quantitative metrics that can be used to this end. Stable isotope signatures can also be used to evaluate the vulnerability or resilience of a community to changes (natural or anthropogenic disturbance), by measuring community-wide measures of trophic niche space. Those metrics include the trophic redundancy (degree of dietary overlap among taxa within a food web) and the trophic separation (degree of dietary separation among taxa within a food-web, the $\delta^{13}\text{C}$ range (distance between the two species with the most enriched and most depleted $\delta^{13}\text{C}$ values) and $\delta^{15}\text{N}$ range (distance between the two species with the most enriched and most depleted $\delta^{15}\text{N}$ values) (Bearhop *et al.*, 2004; Layman *et al.*, 2007). Increased in $\delta^{13}\text{C}$ range would be expected in food webs in which there are multiple basal sources with varying $\delta^{13}\text{C}$ values, providing for niche diversification at the base of a food web. A food web with a high trophic separation and a low trophic redundancy will be considered as less stable and more sensitive to disturbances because the removal of one species could leave a vacant niche that could not be easily replaced by another consumer. In contrast, in a system with a high trophic redundancy and a low trophic separation, other consumers occupying a similar trophic role could likely compensate for the role of the removed species (Layman *et al.*, 2007). These metrics can be useful for relative comparisons among regions (Layman *et al.*, 2007; Divine *et al.*, 2015). Since many species at the base of the Arctic food webs are sea-ice dependent, the stability of food webs will likely be negatively affected in areas where trophic redundancy is low (Kędra *et al.*, 2015).

To assess the impacts of climate changes on benthic communities we need to assess organic matter pathways in benthic food webs (Chukchi: Iken *et al.*, 2010, Feder *et al.*, 2011, McTigue and Dunton 2013; Beaufort: Dunton *et al.*, 1989, 2006, 2012; Divine *et al.*, 2015). Carbon stable isotope values can provide information about the relative contribution of the different sources of organic matter because sea ice organic matter is usually more enriched in ^{13}C than the pelagic one. However, some studies found overlap in those signatures making difficult the interpretation of the data (Tremblay *et al.*, 2006; Forest *et al.*, 2011a). In recent years, Belt *et al.* (2007) have described a new proxy for Sea ice algae, which is based on the occurrence and distribution of a mono-unsaturated highly branched isoprenoid (HBI) lipid (Brown *et al.*, 2014), biosynthesised by sea ice diatoms during the spring bloom period (April-May), and deposited in underlying sediments following ice melt in the summer (Belt *et al.*, 2010). This lipid, call Ice-Proxy 25 (IP₂₅) has been detected in sediments (Belt and Muller 2013), and it has been shown to be stable. IP₂₅ has also been identified in pelagic POM (Brown 2011) and diverse components of the pelagic and benthic ecosystem (Brown and Belt 2012b; Brown *et al.*, 2012; Brown *et al.*, 2013; Brown *et al.*, 2014), highlighting the importance of the ice algae for some components of the arctic ecosystem. However, we need a thorough study of the role of ice algae for the benthic food webs on a larger scale.

The current study represents a large-scale analysis of the structure and resilience of benthic food webs using stable isotopes of carbon and nitrogen, along with the characterization of the importance of ice algae in benthic food webs using of the IP₂₅ biomarker. This study was performed along five regions of the Canadian Arctic: the North Water Polynya, the Canadian Archipelago, the Amundsen Gulf, the Beaufort Sea, and the Chukchi Sea.

We addressed the following research questions and hypotheses:

- 1) Is the isotopic values of suspended particulate organic matter and sediment organic matter vary between the regions? We hypothesized that the Beaufort Sea suspended particulate

organic matter and sediment organic matter will be depleted in ^{13}C compared to the other regions, because of the influx of terrestrial carbon from the Mackenzie River.

2) Is the concentration in IP_{25} in the sediment and the organisms differ between the regions, and is the concentration will be different between the trophic guilds? We hypothesized larger concentrations of IP_{25} will be found in the sediment and organisms in the North Water Polynya and the Canadian Archipelago which are characterized by high ice algal production and that the ice algae biomarker will be detected in subsurface deposit feeders and surface deposit feeders.

3) Do the general structure of the food web differ between the regions, affected by the various contributions in organic matter? We hypothesized that the Beaufort Sea's consumers will be depleted in ^{13}C , and that most of those consumers will occupy lower trophic level due to the assimilation of terrestrial materials.

4) Does the food chain length vary between the regions? We hypothesized that the food chain length will be shorter for the Beaufort Sea, reflecting a weaker pelagic-benthic coupling, and dependence on the refractory terrestrial organic matter, and longer in the North Water Polynya and Chukchi Sea, reflecting a high pelagic-benthic coupling

5) Is there a difference in the resilience of the food webs between the regions? We expected a weaker trophic redundancy and stronger trophic separation in the Beaufort Sea compared to the other regions, due to a weaker pelagic-benthic coupling, and more terrestrial carbon source.

1.2. MATERIALS AND METHODS

1.2.1. Study areas

This study was conducted across the Canadian Arctic and the Chukchi Sea. We assigned five regions based on different oceanographic conditions, like in ice trends and biological productivity: the North Water Polynya, the Canadian Archipelago, the Amundsen Gulf, the Beaufort Sea and the Chukchi Sea. Strong variations in the intensity of primary production were observed in those regions.

Polynyas are permanent or recurrent ice-free areas in polar pack-ice zones, which have been identified to be of special importance for both physical and ecological processes (Smith *et al.*, 1990; Gradinger 1995; Grebmeier and Cooper 1995). Compared with surrounding ice-covered areas, pelagic production is often higher (Gradinger and Baumann 1991). The North Water Polynya exhibits intense marine biological productivity and tight pelagic-benthic coupling, as revealed by field observations of diatom-based communities (Ardyna *et al.*, 2011), satellite-derived high annual primary production estimates (Bélanger *et al.*, 2013) around $150 \text{ gCm}^{-2}\text{y}^{-1}$ (Carmack *et al.*, 2006; Ardyna *et al.*, 2011; Forest *et al.*, 2011) and high sediment chlorophyll *a* (Chl *a*) concentrations (Link *et al.*, 2013a).

The Canadian Archipelago is characterized by a complex network of channels and sounds with extreme topographic complexity and numerous islands. Those can have an influence on sea ice dynamics and marine biological productivity (Michel *et al.* 2006). Ice stays longer in summer in the central part of the Canadian Arctic Archipelago than in the other parts of the Canadian Arctic (Michel *et al.* 2006). This region had been defined as an oligotrophic system (Ardyna *et al.*, 2011), with a primary productivity around $20\text{-}40 \text{ gCm}^{-2}\text{y}^{-1}$ (Carmack *et al.*, 2006; Ardyna *et al.*, 2011; Forest *et al.*, 2011). The Archipelago is considered to be a key area for freshwater fluxes from the Arctic Ocean (Melling, 2000, Michel *et al.*, 2006) and moderately sized rivers enter from the Canadian mainland (Carmack and Wassmann 2006).

The Amundsen Gulf is a large channel (400 km length and 170 km width) that connects the southeast Beaufort Sea to the Canadian Archipelago (Forest *et al.*, 2011). The seasonal sea ice cover begins to form in October and the sea ice retreat typically starts in early June when winds and/or surface circulation push sea ice away from the Gulf (Galley *et al.*, 2008; Forest *et al.*, 2008). This region is influenced by the anticyclonic Beaufort Gyre (Lanos, 2009) and both Pacific and Atlantic waters (Barber *et al.*, 2010). A polynya is formed annually at Cape Bathurst and the primary production in this region is estimated at 90-175 gCm⁻²y⁻¹, but estimated at 52 gCm⁻²y⁻¹ for the entire Gulf (Arrigo and van Dijken, 2004 ; Forest *et al.*, 2011). The benthic communities of the Amundsen Gulf are comparable to those of the Beaufort Sea, despite the presence of the polynya (Conlan *et al.*, 2008; Majewski *et al.*, 2016a, Majewski *et al.*, 2016b). This area is also influenced by the Mackenzie River, whose sediment plume can span more than 400 km (Macdonald *et al.*, 1999).

The Beaufort Sea is characterized by a complex hydrography and physical characteristics (Dunton 2006; Divine *et al.*, 2015). Nutrient-rich, low salinity waters originating from the Bering Sea enter in the western Beaufort Sea and continuing eastward along the shelf in a jet, delivering nutrients and resuspending particulate organic matter (Ashjian *et al.*, 2005; Kędra *et al.*, 2015). These waters encounter flows in the opposite direction: the oligotrophic Beaufort Gyre (Pickart, 2004). Upwelling events may occur along any portion of the shelf break during the open water period (Tremblay *et al.*, 2011, Pickart *et al.*, 2013). The Beaufort Sea is highly influenced by the Mackenzie River that discharges approximately 340 km³ y⁻¹ of freshwaters (McLaughlin *et al.*, 2004). This discharge delivers more terrestrial carbon than all other Arctic rivers combined (Rachold *et al.*, 2004). The sediment plume from the Mackenzie River extending over 400 km off the shelf (Macdonald *et al.*, 1999). Primary productivity is between 30 and 70 gCm⁻²y⁻¹ (Carmack *et al.*, 2006; Ardyna *et al.*, 2011; Forest *et al.*, 2011). In contrast to the adjacent Bering and Chukchi Seas, the Beaufort Sea is characterized by relatively low productivity and benthic faunal biomass (Dunton *et al.*, 2005).

The Chukchi Sea is characterized by high productivity, rich benthic communities, as the consequence of tight pelagic–benthic coupling, specifically because of a lack of significant grazing of the primary production in the water column, resulting in large amounts of organic material settling onto the sea floor (Grebmeier and Barry, 1991; Carroll and Carroll, 2003; Grebmeier *et al.*, 2006; Campbell *et al.*, 2009; Iken *et al.*, 2010). Primary productivity varies between 20 and 400 gCm⁻²y⁻¹ and can exceed 430 gCm⁻²y⁻¹ along the south-eastern Chukchi shelf. (Sakshaug 2004; Carmack *et al.*, 2006; Ardyna *et al.*, 2011; Forest *et al.*, 2011). About 70% of the primary production reaches the seafloor in the Chukchi Sea (Walsh *et al.*, 1989). Infaunal and epifaunal communities of the Chukchi Sea are among the most productive in the world (Grebmeier *et al.*, 1988; Grebmeier *et al.*, 2006; Feder *et al.*, 2007).

1.2.2. Field sampling

Fourteen stations were sampled from July to October 2014, on board the *NGCC Amundsen*. Sampling stations were located from 157°W to 71°W and from 76°N to 68°N (Figure 3). Five stations (101, 105, 108, 111, 115) were sampled in the North Water Polynya, three stations (309, 312, 314) in the Canadian Archipelago, two stations (405, 407) in the Amundsen Gulf, three stations (437, 472, 470a) in the Beaufort Sea and one station (1044) was sampled in the Chukchi Sea. Depths at these stations ranged from 48 to 656m. Bottom water temperature (°C) and salinity were measured at each station using a CTD Seabird™ profiler (SBE911 Plus) and combined with a SBE 43 dissolved oxygen sensor.

At each station, water samples were collected in triplicate with Niskin bottles at 10 meters above the sediment surface for the analysis of suspended particulate organic matter (SPOM). Water samples were filtered through pre-combusted GF/F filters (21 mm diameter,

0.7 μm) and frozen at -80°C , after removing visible zooplankton swimmers from the filters.

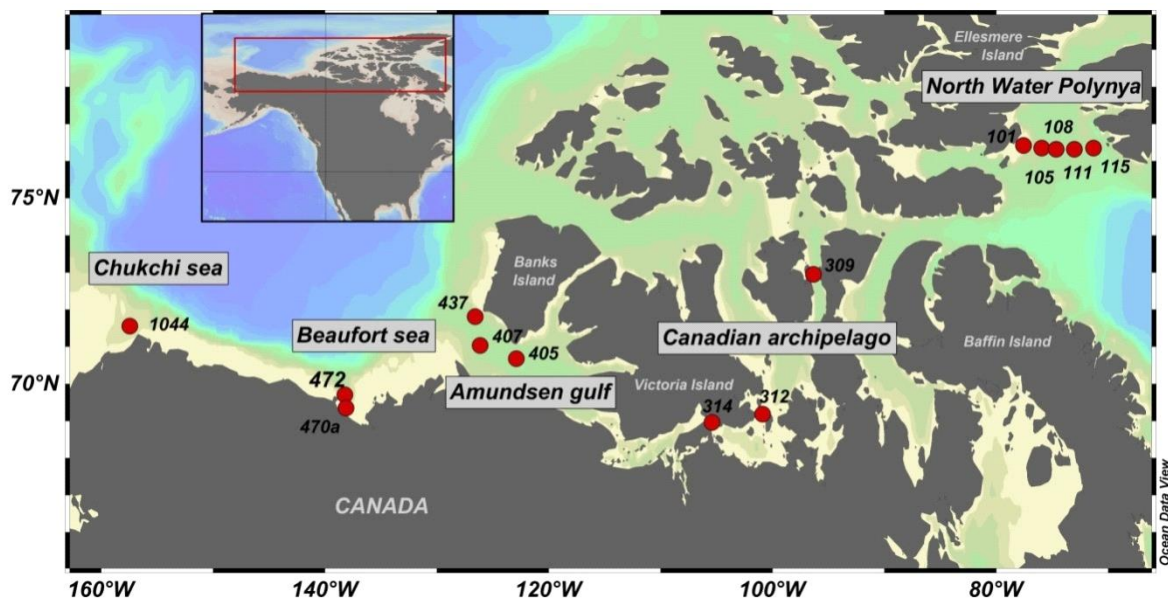


Figure 3. Locations of stations sampled in 2014 across the Canadian Arctic and the Chukchi Sea.

A box core (0.25 m^2) was deployed at each station to collect surface sediments. Three sub-samples were collected using 60 ml syringes for the isotope composition of the sediment organic matter (SOM). Three sub-samples were also collected using 10 ml syringes for pigment (chlorophyll *a* and phaeopigments) determination. Sediment samples were frozen at -20°C for further stable isotope analyses and at -80°C for further pigment analyses.

Benthic invertebrates and fishes were collected using an Agassiz trawl (1.5 m opening, 40 mm net mesh), with an average trawling time of 4 min and average speed of two knots. Specimen were identified to the lowest taxonomic level and frozen at -20°C before laboratory analysis. The taxonomy was verified using the World Register of Marine Species (marinespecies.org).

Table 1. Stations location, bottom oceanographic variables and granulometry

Region	Station	Station depth	Date	Latitude	Longitude	Bottom temp (°C)	Bottom salinity	Ganulometry
North Water Polynya	115	656	30/07/2014	76°18.998	71°07.196	0.0	34.4	Mud
	111	594	31/07/2014	76°18.376	73°13.156	-0.0	34.4	Mud
	108	447	01/08/2014	76°16.274	74°36.417	-0.0	34.4	Mud
	105	343	01/08/2014	76°19.558	75°48.123	-0.0	34.2	Sandy Mud
	101	360	01/08/2014	76°21.293	77°33.200	0.5	34.2	Mud
Canadian Archipelago	309	335	10/08/2014	72°58.494	96°02.536	-1.1	33.0	Mud
	312	66	11/08/2014	69°10.269	100°41.636	-1.5	29.8	Mud
	314	84	12/08/2014	68°58.234	105°28.276	-1.3	29.0	Mud
Amundsen Gulf	405	608	17/08/2014	70°38.422	123°02.279	0.4	34.8	Mud
	407	392	18/08/2014	71°00.380	126°04.010	0.4	34.8	Mud
Beaufort Sea	437	318	19/08/2014	71°47.180	126°29.980	0.4	34.8	Mud
	470a	48	04/09/2014	69°21.960	138°13.968	1.6	30.8	Mud
	472	125	06/09/2014	69°36.632	138°13.360	-0.8	33.0	Mud
Chukchi sea	1044	65	11/09/2014	71°34.713	157°50.423	-1.7	32.5	Mud

1.2.3. Pigments analyses

Chlorophyll *a* and phaeopigment concentrations ($\mu\text{g pigment g}^{-1}$ dry sediment) were measured fluorometrically at UQAR ISMER, following a modified protocol by Riaux-Gobin and Klein (1993). Samples for pigment analysis (1g) were extracted in 10ml 90% acetone and kept cool and dark for 24h. Concentrations were determined with a fluorometer.

1.2.4. Fauna analysis

Faunal taxa were sorted according to their feeding guilds as predator/scavenger (P/S), suspension feeder (SF), suspension feeder/surface deposit feeder (SF/SDF), surface deposit feeder (SDF), subsurface deposit feeder (SSDF) and fish (Fish). Feeding information was based on the World Register of Marine Species (WoRMS) and publications (Divine *et al.*, 2015; Iken *et al.*, 2010; Roy *et al.*, 2015).

1.2.5. Sample preparation for stable isotope analyses

Filters for the analysis of SPOM isotopic signatures were freeze-dried for 48h fumed with saturated HCl vapors for 24h, and dried at 60°C for 24h before isotope analysis. For the analysis of SOM, sediments were freeze-dried, acidified with an aqueous solution of 1N HCl until bubbling ceased and dried at 60°C for 24h. For the macrofauna and the fishes, whole organisms were used (several individuals when tissue samples were not sufficient), after the removal of the gut content. Individual specimens were freeze-dried for at least 72 h, and grounded using a pestle and a mortar. Samples were treated with an aqueous solution of 1N HCl until bubbling ceased and dried at 60°C for 24h. Before stable isotopes analyses, lipids were removed from sediment and organisms, and conserved further for IP_{25} analysis on the same sample (see *IP₂₅ analysis*).

1.2.6. Stable isotopes analysis

Stable isotope and elemental composition ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$, C, N) analysis were performed in Continuous-flow Isotope Ratio Mass Spectrometry (CF-IRMS) using a Deltaplus XP mass spectrometer (ThermoScientific) coupled with an elemental analysis (EA) COSTECH 4010 (Costech Analytical) at the Marine Chemistry and Mass Spectrometry Laboratory of Université du Québec à Rimouski, Canada. Analytical error (n=50) on measurement was 0.4‰ and 0.2‰ for $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ respectively. System suitability prior to analysis was evaluated using the standard deviation of zero reference gas (nitrogen and carbon dioxide) over 10 measurements and maximum acceptable variation was set to 0.06‰. A linear correction was applied in respect to the secondary standard. Quantification was based on external secondary standard with calibration range of 0.025 to 0.250 mg and 0.040 to 0.400 mg for nitrogen and carbon respectively.

Trophic levels (TL) of consumers were determined for each station and region using the following formula:

$$\text{TL}_{\text{consumer}} = (\delta^{15}\text{N}_{\text{consumer}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{primary consumer}})/3.4 + 2$$

Where 3.4 is the assumed mean enrichment in $\delta^{15}\text{N}$ between trophic level and 2 the trophic level of the suspension feeder (Vander Zanden and Rasmussen 2001, Post 2002); $\delta^{15}\text{N}_{\text{primary consumer}}$ refers to the mean $\delta^{15}\text{N}$ value for the selected suspension feeder (SF) used as the food-web baseline in each region (*Lyocima fluctuosa* for the Chukchi Sea and the Beaufort Sea; *Ciliatocardium ciliatum* for the North Water Polynya and the Amundsen Gulf; *Hiatella arctica* for the Canadian Archipelago). Primary consumers were chosen as baseline indicators, because they have less seasonality in $\delta^{15}\text{N}$ signatures (Vander Zanden and Rasmussen 1999).

1.2.7. Community-wide measures calculations

Community-wide measures were calculated using MATLAB R2014a, based on the method of Layman *et al.* (2007). Trophic separation was calculated as the mean distance to the centroid (CD) and the trophic redundancy was calculated as the mean nearest-neighbor distances (NDD). Larger mean CD values indicate higher trophic separation and smaller NND values indicate higher trophic redundancy. The $\delta^{15}\text{N}$ Range (NR) represents the distance between the two species with the most enriched and most depleted $\delta^{15}\text{N}$ values. NR is one representation of vertical structure within a food web. A larger range in $\delta^{15}\text{N}$ among consumers suggests more trophic levels and thus a greater degree of trophic diversity. The $\delta^{13}\text{C}$ range (CR) represents the distance between the two species with the most enriched and most depleted $\delta^{13}\text{C}$ values. Increased CR would be expected in food webs in which there are multiple basal resources with varying $\delta^{13}\text{C}$ values, providing for niche diversification at the base of a food web. Data of the studies of Iken *et al.*, 2010 and Roy *et al.*, 2014 were added to the region of Chukchi Sea and Amundsen Gulf respectively to have a more representative community-wide measures.

1.2.8. IP₂₅ analysis

Lipid extraction

Lipids were extracted from the sediment and organism samples using chloroform-methanol (2:1). An internal standard (7-hexylnonadecane; 10 μl) was added to enable the quantification of the IP₂₅ biomarker. Tissue powder was mixed with solvent three times, sonicated for 15 min and centrifuged (2500 rpm) for 5 min at room temperature.

Lipid purification

We used the analytical protocols for the identification and quantification of IP₂₅ developed in (Belt and Müller, 2013; Brown and Belt, 2012a; Brown and Belt, 2012b; Brown *et al.*, 2011). After lipid extraction, the supernatant was saponified (KOH/MeOH; 5% KOH;

90°C, 1H) to remove triglyceride esters of fatty esters and the non-saponifiable lipids were re-extracted with hexane (3x1ml). Isolation and purification of highly branched isoprenoid (HBI) were achieved using column chromatography (SiO²/hexane).

IP₂₅ measurement

Fractions from the column chromatography were analyzed by GC-MS and identification of IP₂₅ was achieved by selective ion monitoring (SIM; *m/z* 350.3). For quantification of IP₂₅, concentrations were normalized with the calibration of the IP₂₅ standard (7-hexylnonadecane).

1.2.9. Data analyses

Isotope data for SPOM, SOM and fauna, and pigments concentrations data adhered to parametric assumptions and were compared across the region using analysis of variance (ANOVA; $\alpha = 0.05$) followed by Tukey's *post hoc* test using JMP Pro 12.0.1 software. Assumptions of normality (Shapiro-Wilk test) and homogeneity of variances were verified and data transformations (logarithmic, cubic-root or square transformation; see Annex 3, 4, 5) were carried out when it was necessary to meet to these assumptions. IP₂₅ concentrations for SOM and fauna met parametric assumptions and were compared among regions using ANOVA ($\alpha = 0.05$) followed by Tukey's *post hoc* test (Annex 6). TLs values violated the parametric assumptions of normality. They were compared among regions and guilds using the non-parametric Kruskal-Wallis test ($\alpha = 0.05$), followed by Steel-Dwass *post hoc* comparisons (Annex 7).

1.3. RESULTS

1.3.1. Pigments

Sediment chlorophyll *a* and phaeopigment concentrations differed significantly among regions (ANOVA; $P < 0.001$; Annex 4, Table 2). Lowest chlorophyll *a* concentrations were found in the Amundsen Gulf (*post-hoc* Tukey test; Table 2). Highest phaeopigments concentrations were found in North Water Polynya, and lowest concentrations in the Amundsen Gulf (*post-hoc* Tukey test; Table 2). Highest chlorophyll *a* /phaeopigment ratios occurred in the Beaufort Sea while lowest ratios were measured in the Amundsen Gulf (Table 2).

Table 2. Chlorophyll *a* and phaeopigment mean concentrations, standard error (SE), and chlorophyll*aa*/phaeopigment ratio in five regions: North Water Polynya, Canadian Archipelago, Amundsen Gulf, Beaufort Sea and Chukchi Sea

Region	Mean Chloro a ($\mu\text{g/g}$) \pm SE	Mean Phaeo ($\mu\text{g/g}$) \pm SE	Chloro a/ Phaeo
North Water Polynya	19.2 \pm 7.5	1.8 \pm 0.4	10.6
Canadian Archipelago	7.5 \pm 3.0	1.2 \pm 0.1	6.3
Amundsen Gulf	1.1 \pm 0.2	0.5 \pm 0.1	2.2
Beaufort Sea	14.1 \pm 7.1	1.0 \pm 0.4	14.1
Chukchi Sea	9.1 \pm 0.3	1.0 \pm 0.1	9.1

1.3.2. Isotopic signatures of SPOM and SOM

$\delta^{15}\text{N}$ values were similar for SPOM and SOM, ranging from 5.5 to 7.8‰ for the SPOM and from 4.6 to 7.0‰ for the SOM (Table 3). $\delta^{13}\text{C}$ values were slightly different between the SPOM and SOM, with values ranging from -26.2 to -23.5‰ for the SPOM and from -25.2 to -22.1‰ for the SOM.

There were no significant differences in SPOM $\delta^{15}\text{N}$ values between regions (ANOVA; $P=0.3866$; Annex 3, Table 3). On the other hand, there were significant differences in SPOM $\delta^{13}\text{C}$ values between regions (ANOVA; $P=0.0004$; Annex 3, Table 3). The Chukchi Sea was characterized by a SPOM enriched in ^{13}C compared to the other regions (*post-hoc* Tukey test; Table 3, Figure 4).

SOM $\delta^{15}\text{N}$ values varied significantly among regions (ANOVA; $P=0.0002$; Annex 3, Table). SOM $\delta^{15}\text{N}$ values were higher in the Canadian Archipelago, the Chukchi Sea and the Amundsen Gulf compared to the other regions (*post-hoc* Tukey test; Table 3, Figure. 4). SOM $\delta^{13}\text{C}$ values varied among regions (ANOVA; $P<0.0001$; Annex 3, Table 3). The Beaufort Sea was characterized by lower $\delta^{13}\text{C}$ values for SOM (*post-hoc* Tukey test; Table 3, Figure. 4). The Amundsen Gulf exhibited intermediate SOM $\delta^{13}\text{C}$ values between those of the Beaufort Sea and the other regions (*post-hoc* Tukey test; Table 3, Figure. 4).

Table 3. $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$, mean, standard error (SE), and trophic level (TL) for SOM, SPOM and 6 feeding guilds in the 5 regions: North Water Polynya, Canadian Archipelago, Amundsen Gulf, Beaufort Sea and Chukchi Sea. SF: suspension feeders; SF/SDF: suspension feeders/surface deposit feeders; SDF: surface deposit feeders; SSDF: subsurface deposit feeders; PS: predator/scavenger

	$\delta^{15}\text{N}$ (‰) \pm SE	$\delta^{13}\text{C}$ (‰) \pm SE	Mean TL \pm SE	IP ₂₅ (ng.g ⁻¹) \pm SE
North Water Polynya				
SPOM	7.8 \pm 0.5	-25.3 \pm 0.3		
SOM	5.7 \pm 0.2	-22.5 \pm 0.1		93.4 \pm 23.5
SF	11.3 \pm 0.7	-18.3 \pm 0.2	2.3 \pm 0.2	44.7 \pm 24.6
SF/SDF	13.0 \pm 0.3	-18.7 \pm 0.4	2.8 \pm 0.1	135.1 \pm 51.2
SDF	12.2 \pm 0.5	-17.4 \pm 0.4	2.6 \pm 0.1	101.0 \pm 31.8
SSDF	9.0 \pm 0.6	-18.5 \pm 0.4	1.63 \pm 0.2	115.9 \pm 73.2
PS	13.7 \pm 0.4	-17.5 \pm 0.2	3.0 \pm 0.1	143.3 \pm 80.1
Fish	15.4 \pm 0.2	-19.3 \pm 0.0	3.5 \pm 0.2	NA
Canadian Archipelago				
SPOM	6.1 \pm 0.4	-25.6 \pm 1.1		
SOM	7.0 \pm 0.2	-22.7 \pm 0.2		214.1 \pm 24.6
SF	10.8 \pm 0.9	-20.5 \pm 0.2	2.4 \pm 0.3	NA
SF/SDF	12.3 \pm 0.8	-20.4 \pm 0.3	2.8 \pm 0.2	NA
SDF	11.0 \pm 0.4	-19.9 \pm 0.6	2.4 \pm 0.1	538.6 \pm 108.3
SSDF	11.5 \pm 0.7	-19.3 \pm 0.3	2.6 \pm 0.2	61.7 \pm 9.6
PS	15.0 \pm 0.2	-18.4 \pm 0.2	3.6 \pm 0.1	307.1 \pm 170.7
Fish	14.7 \pm 0.4	-20.8 \pm 0.4	3.5 \pm 0.1	22.0 \pm 3.2
Amundsen Gulf				
SPOM	5.5 \pm 1.0	-26.2 \pm 0.3		
SOM	6.0 \pm 0.4	-23.8 \pm 0.1		109.2
SF	14.1 \pm 0.2	-20.8 \pm 0.3	2.6 \pm 0.1	15.83
SF/SDF	14.5 \pm 1.1	-19.1 \pm 0.6	2.8 \pm 0.3	16.36
SDF	14.8 \pm 0.3	-15.6 \pm 0.7	2.8 \pm 0.1	NA
SSDF	NA	NA	NA	NA
PS	15.8 \pm 0.3	-19.2 \pm 0.3	3.2 \pm 0.1	105.5 \pm 71.0
Fish	15.8	-23.1	3.2	NA
Beaufort Sea				
SPOM	7.1 \pm 0.7	-25.1 \pm 0.3		
SOM	4.6 \pm 0.7	-25.2 \pm 0.2		37.3 \pm 11.3
SF	9.3 \pm 0.6	-21.0 \pm 0.1	2.5 \pm 0.1	23.8 \pm 1.7
SF/SDF	12.3 \pm 1.5	-20.2 \pm 0.3	3.4 \pm 0.4	NA
SDF	11.3 \pm 0.3	-19.7 \pm 0.4	3.1 \pm 0.1	94.8 \pm 42.4
SSDF	11.5 \pm 0.9	-19.7 \pm 0.5	3.2 \pm 0.3	14.0 \pm 2.8
PS	13.5 \pm 0.6	-20.8 \pm 0.4	3.8 \pm 0.2	116.7 \pm 114.4
Fish	16.2 \pm 0.4	-21.3 \pm 0.5	4.6 \pm 0.1	10.3 \pm 3.7
ChukchiSea				
SPOM	7.0 \pm 1.2	-23.5 \pm 0.3		
SOM	6.5 \pm 0.9	-22.1 \pm 0.7		76.4
SF	11.4 \pm 1.3	-19.1 \pm 0.3	2.4 \pm 0.4	82.2
SF/SDF	11.8 \pm 0.3	-19.3 \pm 0.2	2.4 \pm 0.1	NA
SDF	13.3 \pm 0.3	-18.4 \pm 0.5	2.9 \pm 0.1	NA
SSDF	NA	NA	NA	NA
PS	15.1 \pm 0.3	-18.8 \pm 0.6	3.4 \pm 0.1	1.1 \pm 0.7
Fish	17.1 \pm 1.1	-20.4 \pm 1.4	4.0 \pm 0.3	1.2 \pm 0.23

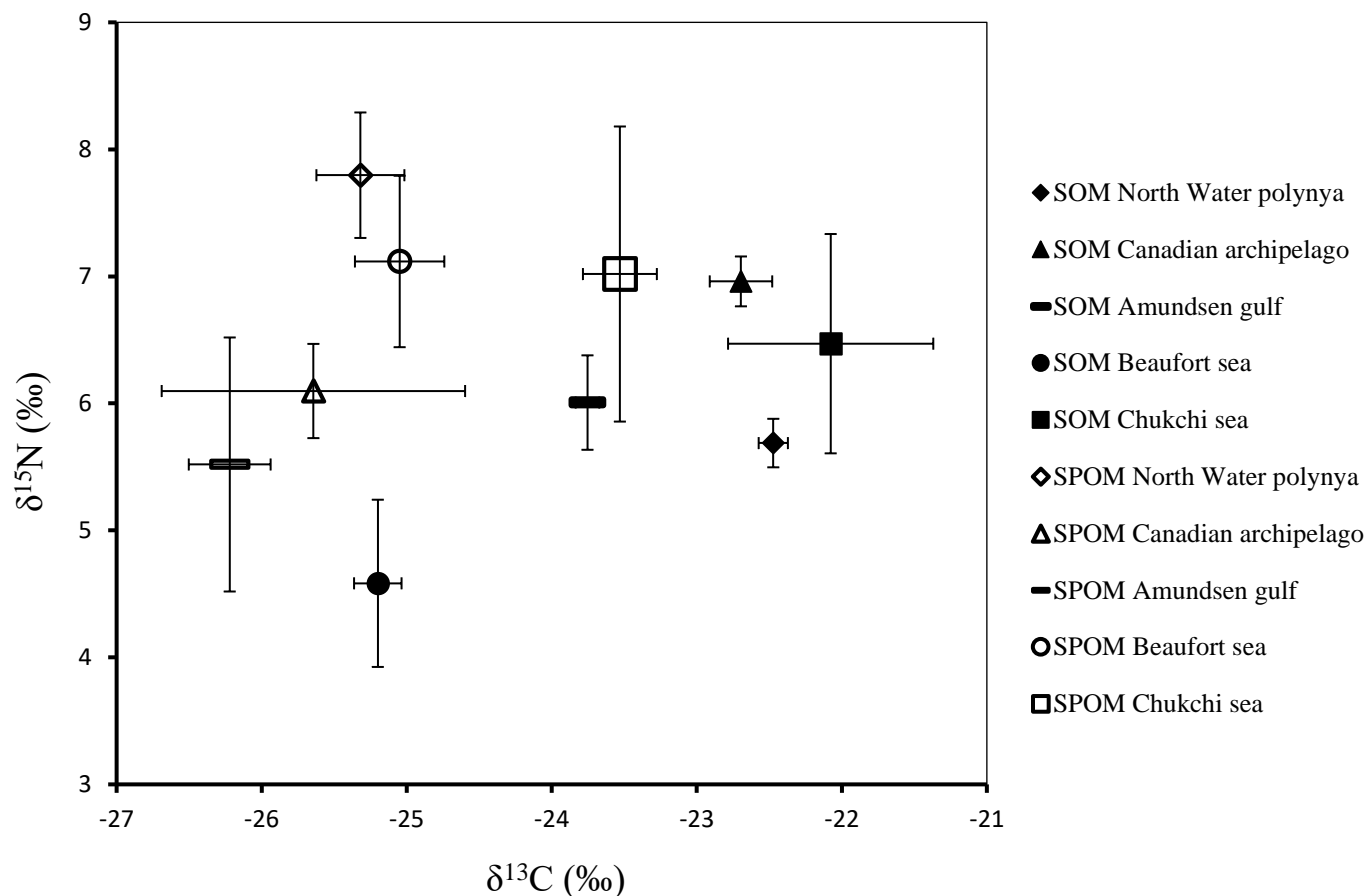


Figure 4. Isotopic composition ($\delta^{15}\text{N}$ ‰ versus $\delta^{13}\text{C}$ ‰) of SOM (black symbols) and SPOM (white symbols) in the five regions: North Water Polynya, Canadian Archipelago, Amundsen Gulf, Beaufort Sea and Chukchi Sea. Errors bars represent standard error of the mean of each isotopic data

1.3.3. Structure of the benthic food web

Consumers covered a wide range of isotopic values within and across regions (Table 3, Figure 5). Isotopic signatures of the consumers varied between -23.1 and -15.6‰ for the $\delta^{13}\text{C}$ and between 9.3 and 17.1 ‰ for the $\delta^{15}\text{N}$ (Table 3, Figure 5.). The general structure of the food web was slightly the same among the regions, with primary consumers at the bottom and secondary consumers at the top with a more enriched isotopic signature, excepted for the

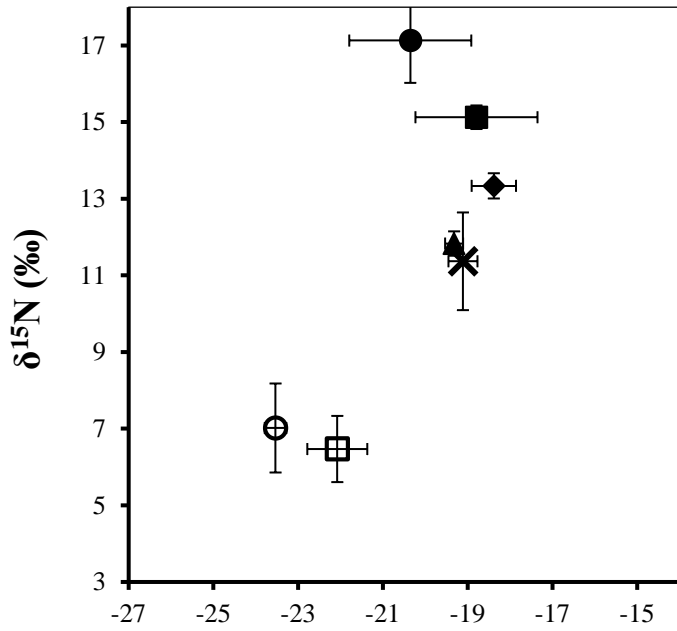
Amundsen Gulf. Consumers occurring in this area exhibited the same range of $\delta^{15}\text{N}$ values, but a wide range of $\delta^{13}\text{C}$, in the contrary of the other regions where the consumers exhibited a wide range of $\delta^{15}\text{N}$, and a narrow range of $\delta^{13}\text{C}$ values (Table 3, Figure 5). Fish were more depleted in ^{13}C than the other predators with values ranging from -19.3 to -23.1‰. Isotopic signatures in $\delta^{15}\text{N}$ of the consumers differed significantly among regions (ANOVA; $P < 0.001$; Annex 5, Table 3). The Beaufort Sea was characterized by a more depleted signature in ^{13}C in the benthic organisms than the other regions, and on the contrary, North Water Polynya showed a more enriched signature in ^{13}C than the other regions (*post-hoc* Tukey test; Table 3, Figure 5). Isotopic signatures in $\delta^{15}\text{N}$ of the consumers differed significantly among regions (ANOVA; $P < 0.001$; Annex 5). Amundsen Gulf consumers showed a more enriched signature in ^{15}N than those from other regions (*post-hoc* Tukey test, Table 3, Figure 5).

Consumers covered a wide range of trophic levels (TLs) within and across regions (Table 1, Figure 6, Figure 6). The trophic structure regarding the relative composition of the TLs varied significantly among regions (Kruskal-Wallis, $P < 0.001^*$; Annex 7, Table 3, Figure 6), with lower TLs in the North Water Polynya (Steel-Dwass-Critchlow-Fligner comparison). Relative proportions of taxa within TLs were similar between the Canadian Archipelago and the Chukchi Sea, with most taxa occupying the intermediate TL 2 and 3 (89% and 95% respectively) (Figure 6). The trophic structure in the North Water Polynya was similar to the Canadian Archipelago and the Chukchi Sea, but with more taxa exhibiting TL 1 and 2 (80%) (Figure 6). The trophic structure was unique in the Beaufort Sea with a high proportion of the taxa occupying TL4 of 3 and even organisms in the TL 5 (Figure 6). The trophic structure in the Amundsen Gulf was also different from the other regions with the majority of the taxa having a TL of 3 (60%), and a lack of TL 4 (Figure 6).

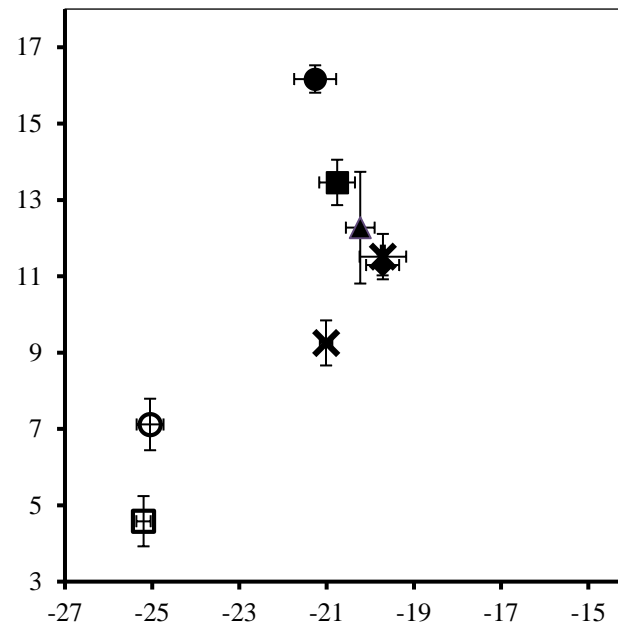
The TLs varied significantly among regions (Kruskal-Wallis, $P < 0.001^*$; Annex 7, Table 3, Figure 7). Fish exhibited highest TLs, followed by PS, SDF and SF/SDF (Steel-Dwass-Critchlow-Fligner comparison, Annex 7, Figure 7). SF presented the lowest TLs (Steel-Dwass-Critchlow-Fligner comparison, Annex 7, Figure 7). No significant differences

were found between the regions for the SF, SF/SDF (Kruskal-Wallis, $P=0.684$, $P=0.569$ respectively, Annex 7, Figure 7), but TLs varied significantly between regions for the SDF, SSDF, PS and Fish (Kruskal-Wallis, $P=0.0003$; $P=0.0002$; $P<0.0001^*$; $P=0.0003$ respectively, Annex 7, Figure 7). The TLs occupied by the fish in the Beaufort Sea were significantly higher than the TLs occupied by the fish in the Canadian Archipelago (Steel-Dwass-Critchlow-Fligner comparison, Annex 7, Figure 7). The TLs occupied by the PS in the Beaufort Sea were significantly higher than the TLs occupied by the PS in the North Water Polynya (Steel-Dwass-Critchlow-Fligner comparison, Annex 7, Figure 7). The TLs occupied by the SSDF in the Beaufort Sea and in the Canadian Archipelago were significantly higher than the TLs occupied by the SSDF in the North Water Polynya (Steel-Dwass-Critchlow-Fligner comparison, Annex 7, Figure 7). The TLs occupied by the SSDF in the Beaufort Sea and in the Canadian Archipelago were significantly higher than the TLs occupied by the SSDF in the North Water Polynya (Steel-Dwass-Critchlow-Fligner comparison, Annex 7, Figure 7). The SSDF and PS of the Beaufort Sea exhibited a wide range of TLs (Figure 7). The TLs occupied by the SDF in the Beaufort Sea and in the Amundsen Gulf were significantly higher than the TLs occupied by the SDF in the Canadian Archipelago and in the North Water Polynya (Steel-Dwass-Critchlow-Fligner comparison, Annex 7, Figure 7).

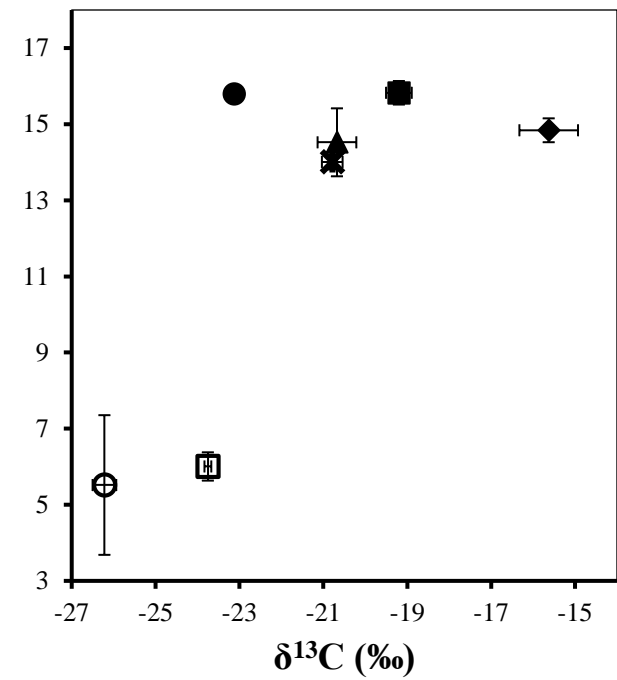
Chukchi Sea



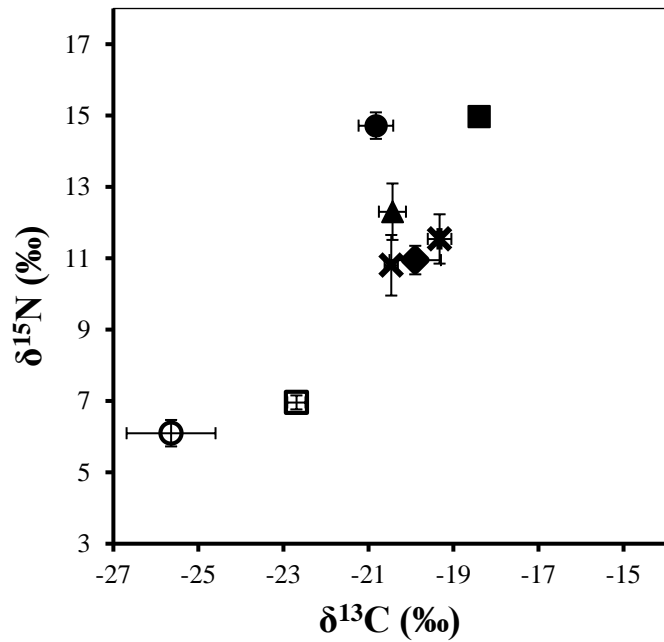
Beaufort Sea



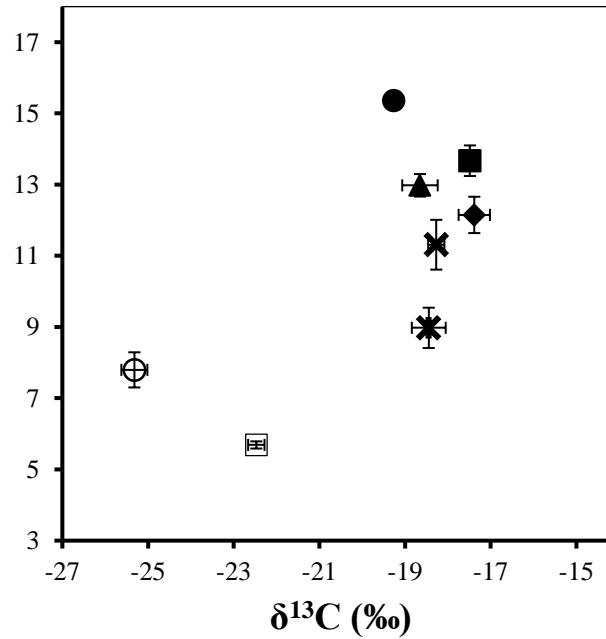
Amundsen Gulf



Canadian Archipelago



North Water Polynya



- ✕ SF
- ▲ SF/SDF
- ◆ SDF
- ✕ SSDF
- PS
- Fish
- SPOM
- SOM

Figure 5. Isotopic signatures ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) of the primary and secondary consumers and SOM and SPOM across the Canadian arctic and Chukchi Sea (North Water Polynya, Canadian Archipelago, Amundsen Gulf, Beaufort Sea and Chukchi Sea). Error bars represent standard error of the mean of the food sources. Each data point represents a pool of organisms

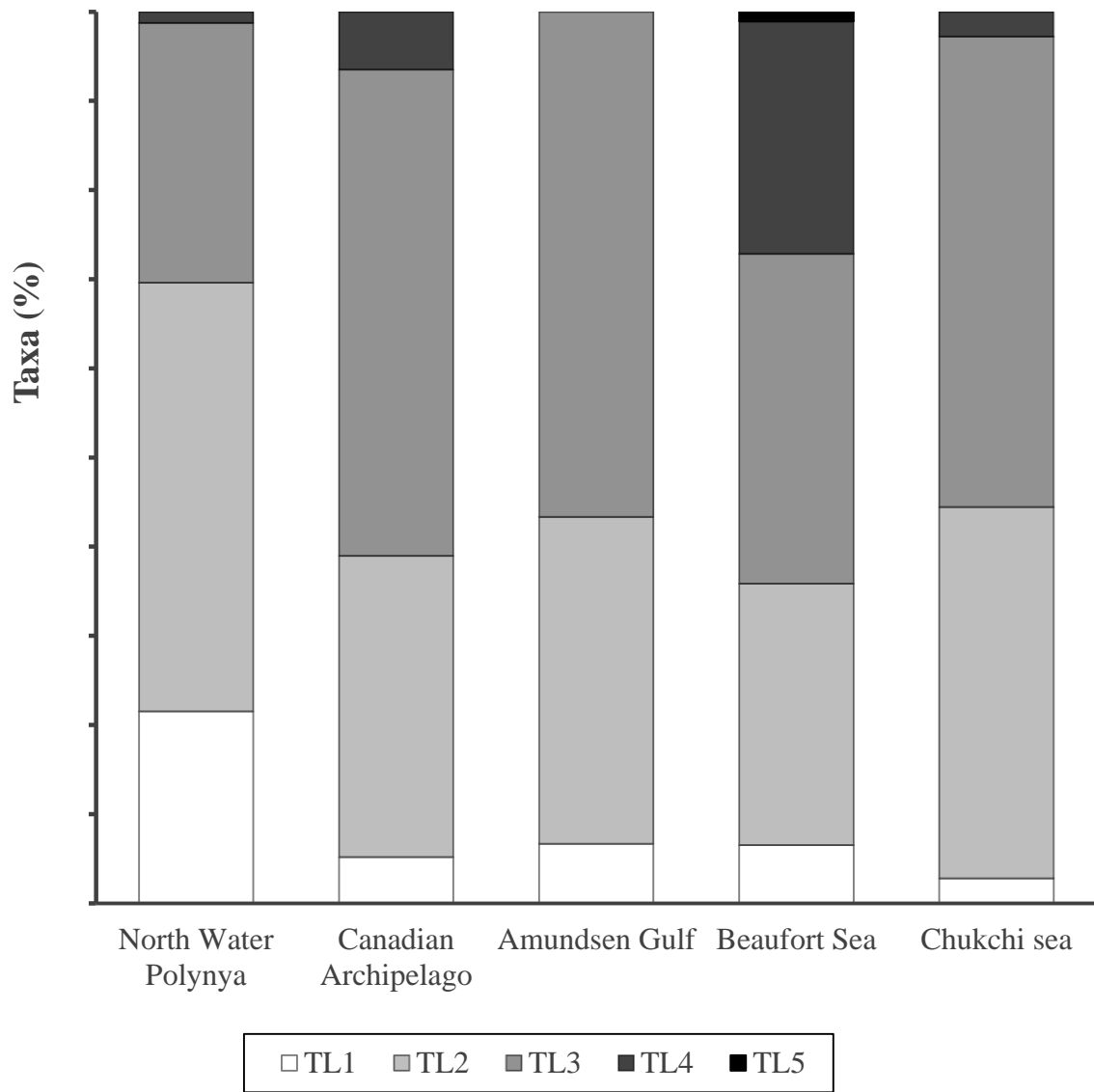


Figure 6. Benthic food web among the five regions studied in percentage of taxa within each trophic level. North Water Polynya (n=79); Canadian Archipelago (n=77); Amundsen Gulf (n=28); Beaufort Sea (n=92); Chukchi Sea (n=25)

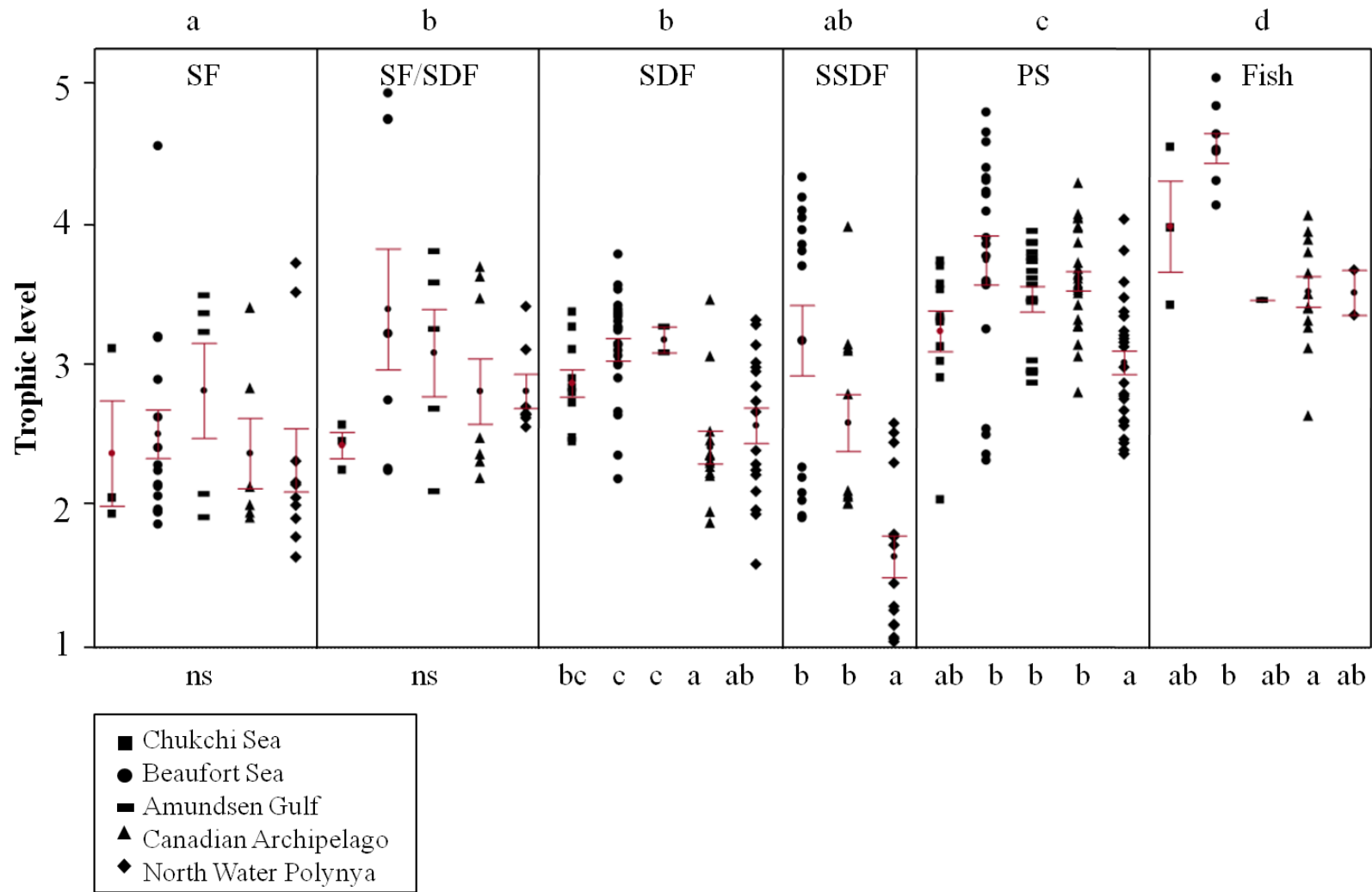


Figure 7. Trophic level (TL) of each consumer of the different feeding guilds across the Canadian Arctic and Chukchi Sea. Each data point represents an individual. For each feeding guild, mean TL \pm standard deviation is shown (black circles and red lines). Different letters above the figure indicate significant regional differences for one type of feeding guild; different letters below the figure indicate significant trophic guild differences all regions included; ns: not significant

1.3.4. Community-wide measures

Community-wide measures varied among regions. The trophic separation was highest in the Beaufort Sea (CD = 3.23), similar among the North Water Polynya (CD = 2.63), the Canadian Archipelago (CD = 2.69), and the Chukchi Sea (CD = 2.64), and was the lowest in the Amundsen Gulf (Figure 8). The trophic redundancy was highest in the Canadian Archipelago (NND= 0.33), followed by the North Water Polynya (NND= 0.44) and the Beaufort Sea (NDD=0.45). The Chukchi Sea and the Amundsen Gulf presented the lowest redundancies (NND= 1.65 and 2.06 respectively; Figure 8). $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ ranges differed among regions. The $\delta^{15}\text{N}$ range was highest in the Beaufort Sea and in the North Water Polynya (NR=10.1), and the lowest in the Amundsen Gulf (NR=6.3). The North Water Polynya was characterized by a low $\delta^{13}\text{C}$ range in comparison with the other regions (CR= 5.3; Figure 8).

1.3.5. IP₂₅ biomarker

The IP₂₅ biomarker was detected in the sediment and feeding guilds of all the regions (Figure 9, Table 3). Sediment IP₂₅ concentrations differed significantly among regions (ANOVA, P=0.0126, Annex 6, Table 3, Figure 9). Highest IP₂₅ concentrations occurred in the SOM of the Canadian Archipelago, and the lowest concentrations occurred in the SOM of the Beaufort Sea (*post-hoc* Tukey test; Annex 6, Figure 9). Differences in IP₂₅ concentrations in organisms were also observed among the regions, all feeding guilds included (ANOVA, P<0.0001, Annex 6). Highest IP₂₅ concentrations in the organisms were found in the Canadian Archipelago and North Water Polynya, and the lowest concentrations in IP₂₅ in the organisms occurred in the Chukchi Sea (*post-hoc* Tukey test, Figure 9, Table 3). IP₂₅ concentrations in the organisms differed significantly among feeding guilds (ANOVA, P=0.378, Annex 6, Table 3, Figure 9). Highest IP₂₅ concentrations were found among SDF, and the lowest concentrations in the fish (*post-hoc* Tukey test, Table 3).

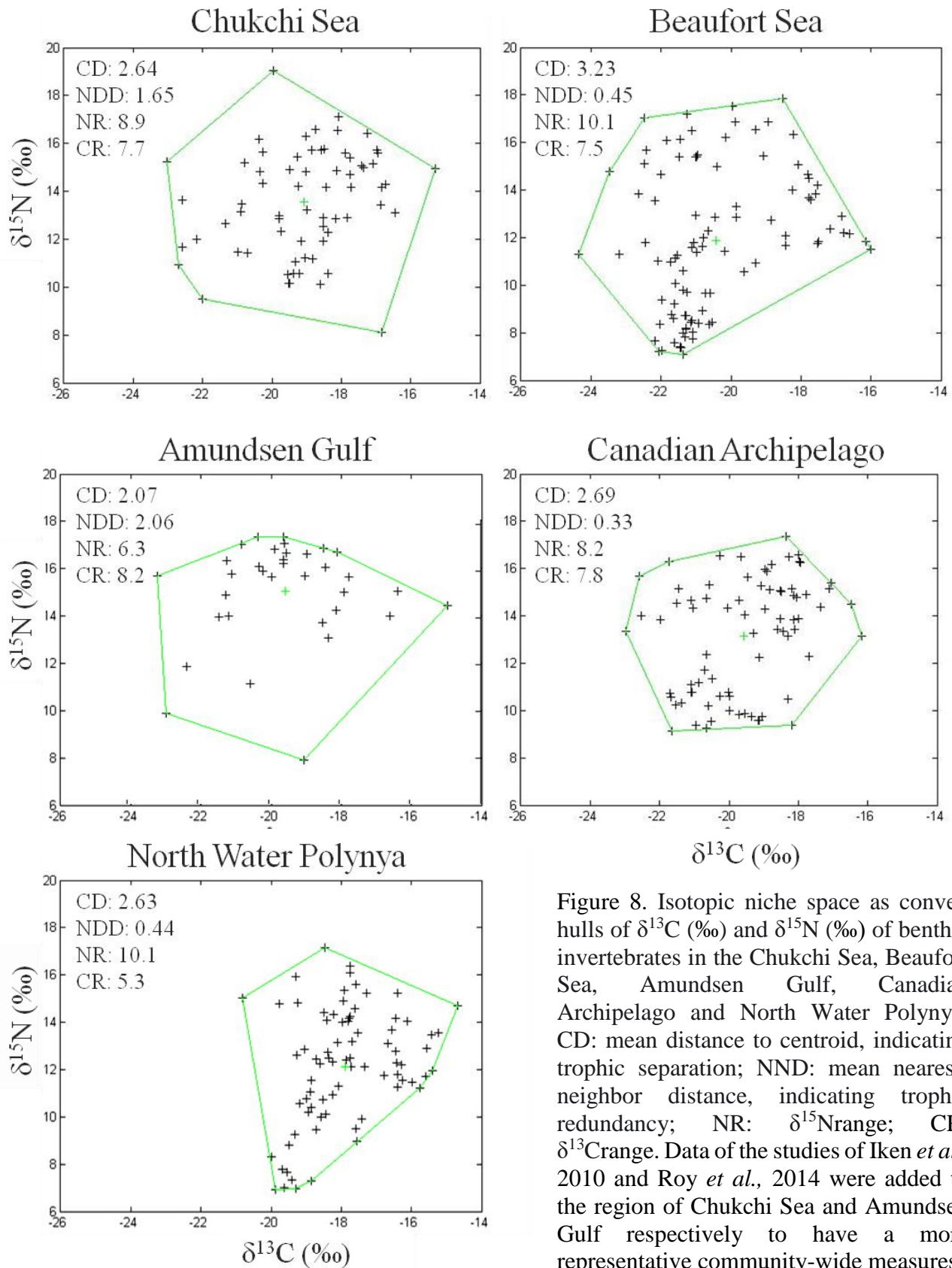
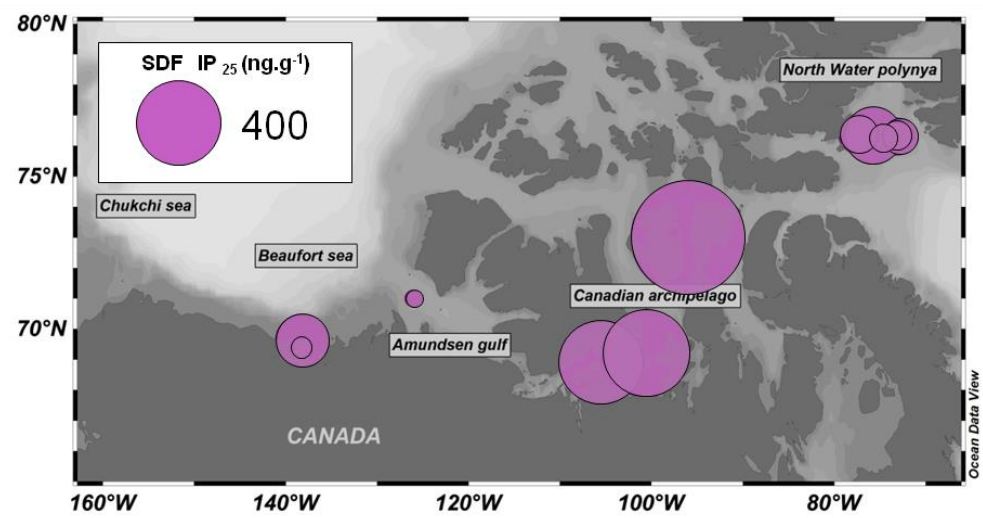
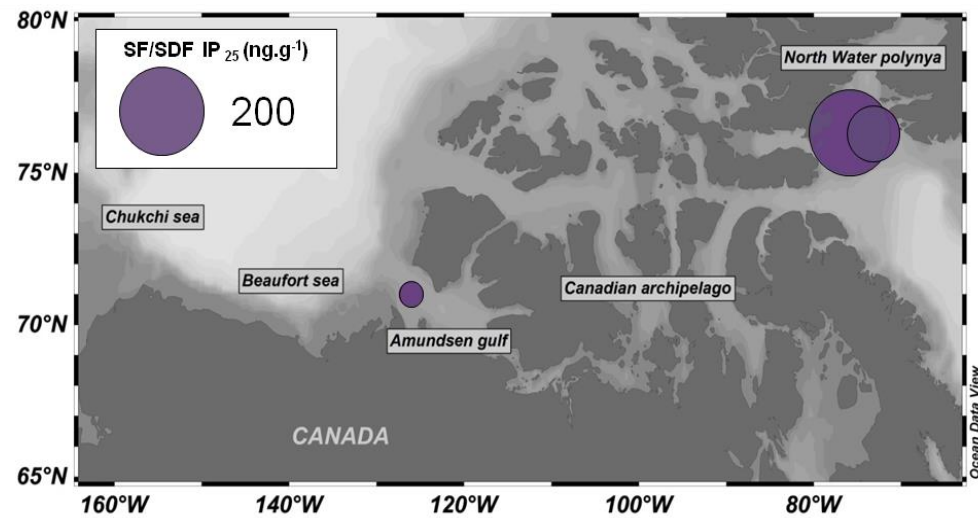
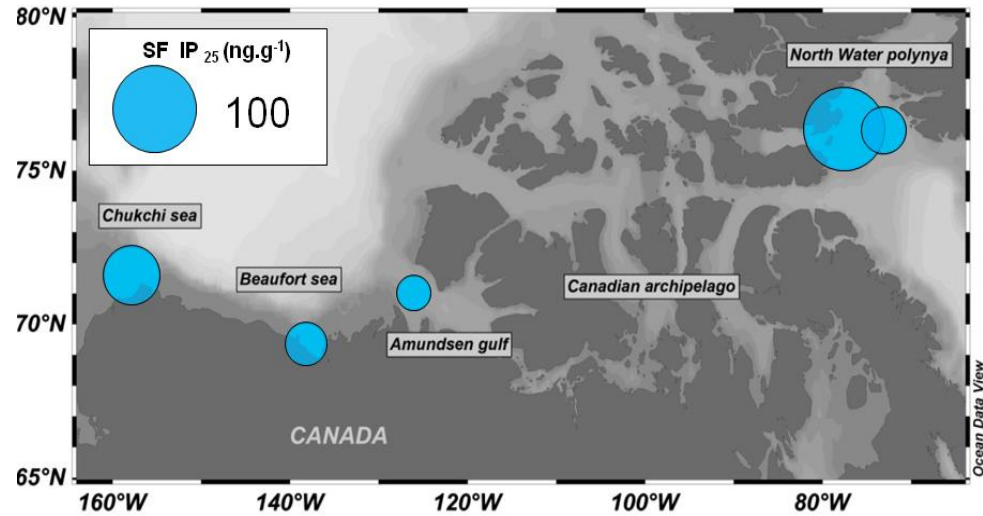
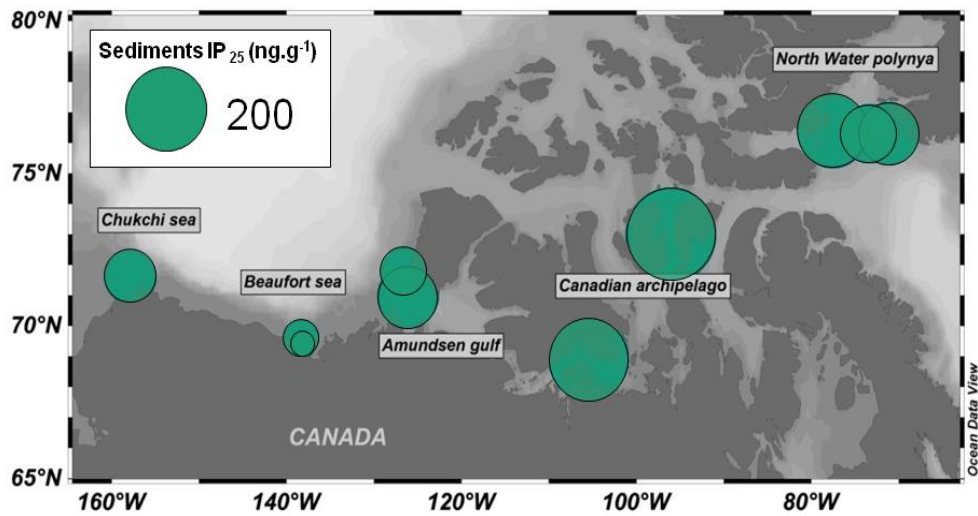
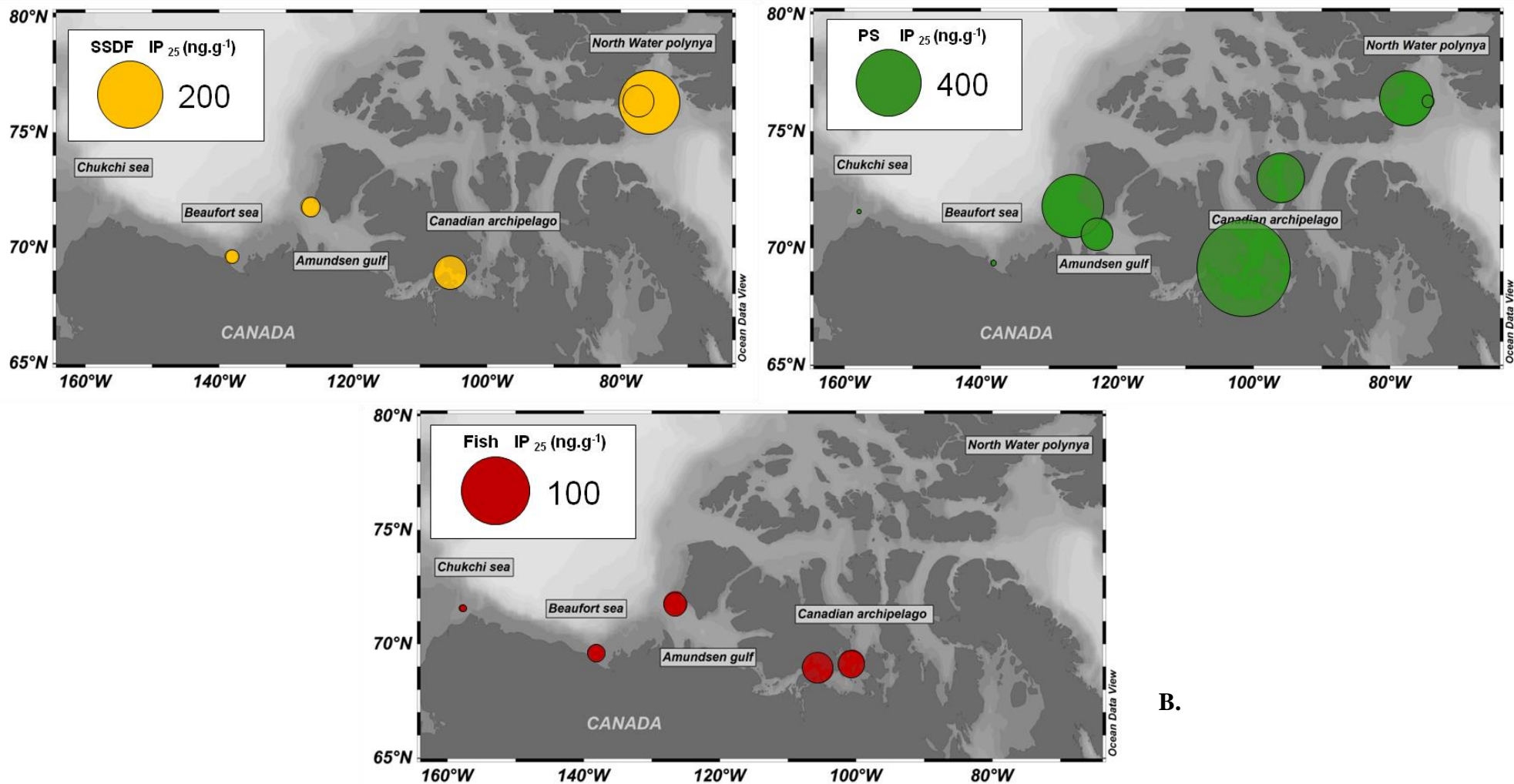


Figure 8. Isotopic niche space as convex hulls of $\delta^{13}\text{C}$ (‰) and $\delta^{15}\text{N}$ (‰) of benthic invertebrates in the Chukchi Sea, Beaufort Sea, Amundsen Gulf, Canadian Archipelago and North Water Polynya. CD: mean distance to centroid, indicating trophic separation; NND: mean nearest-neighbor distance, indicating trophic redundancy; NR: $\delta^{15}\text{N}$ range; CR: $\delta^{13}\text{C}$ range. Data of the studies of Iken *et al.*, 2010 and Roy *et al.*, 2014 were added to the region of Chukchi Sea and Amundsen Gulf respectively to have a more representative community-wide measures



A.



B.

Figure 9. Spatial variation in IP₂₅ concentrations in the sediment (ng.g⁻¹) and in benthic invertebrates and fish. **A.**, SOM: turquoise blue circle (n=11), SF: suspension feeder, blue circle (n=7), SF/SDF: suspension feeders/surface deposit feeders, violet circle (n=3), SDF: surface deposit feeders, pink circle (n=12). **B.**, SSDF: subsurface deposit feeders, yellow circle (n=7), PS: predator-scavengers, green circle (n=18), Fish: red circle (n=8)

DISCUSSION

1.4.1. Pigments

Sedimentary pigments provide an estimate of the amount of pelagic production exported to the benthos and can indicate how this organic matter degrades on the seafloor (Morata and Renaud 2008, McTigue *et al.*, 2015). The ratio of chlorophyll *a* to total phaeopigments was > 1 in all the regions, indicating that chlorophyll *a* was preserved despite grazing and senescent degradation pathways that produced accumulated phaeopigments. In the summer, even if limited nutrients support a low phytoplankton biomass (Wassmann and Reigstad, 2011), there may be episodic bloom conditions facilitated by occasional nutrient availability (Grebmeier, *et al.*, 2006). In general, high sediment chlorophyll *a* concentrations indicated a tight pelagic-benthic coupling (Piepenburg, 2005). The North Water Polynya exhibit intense marine biological productivity and tight pelagic-benthic coupling and high annual primary production (Carmack *et al.*, 2006; Bélanger *et al.* 2013) around $150 \text{ gCm}^{-2}\text{y}^{-1}$ (Ardyna *et al.*, 2011; Forest *et al.*, 2011), and high sediment chlorophyll *a* concentrations in our results corroborate this feature. In the Beaufort Sea, the higher concentrations in chlorophyll and the high chlorophyll *a*/phaeopigment ratio can be the result of an upwelling events that occur along the shelf break during the open water period (Tremblay *et al.*, 2011, Pickart *et al.*, 2013).

1.4.2. Isotopic signatures for the SOM and SPOM

The signature in $\delta^{13}\text{C}$ of the organic matter of water column and the sediment can give information about the origin of the organic matter. It is generally agreed that $\delta^{13}\text{C}$ values for marine-derived organic matter ranged within -19 to -24‰ (Belt *et al.*, 2008; Goni *et al.*, 2000; Vare *et al.*, 2009). The $\delta^{13}\text{C}$ value of the terrigenous organic matter is generally lighter than that of the marine-derived organic matter. Terrigenous organic matter $\delta^{13}\text{C}$ values

ranging from -26 to -28‰ (Stein and McDonald 2004). It was hypothesized that both the SPOM and SOM of the Beaufort Sea would be depleted in ^{13}C compared to those of the other studied regions, because of the influx of terrestrial carbon from the Mackenzie River (Morata *et al.*, 2008).

According to our hypothesis, $\delta^{13}\text{C}$ values in SPOM and SOM varied among regions and reflected the difference between the terrestrial and marine origin of the organic matter (Figure 4). A terrestrial influence can be observed in the $\delta^{13}\text{C}$ values of SOM and SPOM of the Beaufort Sea, which varied between -25.5 and -25‰, similar to those reported by Morata *et al.*, (2008) in the same region. Indeed, the Beaufort Sea is strongly influenced by inputs of terrestrial organic matter (Morata *et al.*, 2008), which can be explained by the general circulation patterns in the Beaufort Sea shelf that advects the freshwater discharge of the river mostly farther east, onto the Mackenzie Shelf and Amundsen Gulf (O'Brien *et al.*, 2006). Interestingly, we also observed in the Amundsen Gulf a strong terrestrial influence for SPOM and an intermediate isotopic signature between terrestrial and marine for the SOM, which suggests that the sediment of the Mackenzie River can also be brought in this region (Morata *et al.*, 2008).

As expected, $\delta^{13}\text{C}$ values measured in the SOM of the other studied regions were indicative of a marine origin, but the signature was not so clear for the water column organic matter, with only a strong marine influence in the Chukchi Sea. It may be due to the fact that the SOM signature may be interpreted as a long-term record, while SPOM represents a short-term snapshot of the signature of the organic matter. Those results highlight the long-term accumulation of marine carbon in this region, but a more terrestrial input at the time of the sampling. For example, even if larger rivers are missing in the Canadian Archipelago, moderately sized rivers enter from the Canadian mainland and local freshwater run-off can supplied the Archipelago in terrestrial organic matter (Carmack and Wassmann, 2006). SPOM $\delta^{15}\text{N}$ values in the Chukchi Sea, Beaufort Sea and North Water Polynya were higher than those of SOM, which suggests a long-term integration of the sediment compared to the water column POM (Divine *et al.*, 2015).

The unique signature in $\delta^{13}\text{C}$ measured in the SPOM of the Chukchi Sea can be the result of a local peak of primary production. Indeed, Ardyna *et al.* (2014) showed that recent Arctic Ocean Sea ice loss triggers novel fall phytoplankton blooms in the Arctic, with 35% of change in occurrence of double bloom in the Chukchi Sea, which was the period of our sampling.

1.4.3. IP₂₅ and ice-algae in the food-web

IP₂₅ concentrations found in the sediment were comparable to the concentrations reported in other studies (Belt *et al.*, 2016; Brown *et al.*, 2012; Brown and Belt, 2012a, 2012b). Previous studies using IP₂₅ analysis in benthic arctic ecosystems were mainly limited-scale data sets (Brown *et al.*, 2013; Brown and Belt, 2012a, 2012b), whereas this study provided information on a large scale. Since the IP₂₅ biomarker is biosynthesized selectively by sea ice diatoms (Belt *et al.*, 2007) which bloom typically in April and May (Vare *et al.*, 2009), it was expected that there will be IP₂₅ in the sediment from spring to August (Fahl and Stein, 2012). In our study, we observed, that IP₂₅ can be measured also in September and October, in the sediment, and organisms. Moreover, we identified IP₂₅ in each of our samples, for each of our regions. This ubiquitous presence of the IP₂₅ biomarker in every organism collected from July to October indicates that sea ice algae is a food source for the benthic food web in this period.

We hypothesized that the ice algae biomarker will be detected in SSDF and SDF. As expected, the SSDF and SDF showed high concentrations in IP₂₅, so high trophic dependency on the ice algal production. Surprisingly, SF/SDF and P showed also an input of ice algae-produced carbon, further emphasizing the importance of ice algae for the entire benthic food web. Low IP₂₅ concentrations were found in SF, except in one station of the North Water Polynya. The fact that we measured high IP₂₅ concentrations in predators could either indicate that they may not be a strict predator or that the ice algal lipids bioaccumulate in the food web. Having confirmed the occurrence of IP₂₅ in Arctic sediments and benthic

organisms, it will be interesting to establish how its concentration in organisms can be used to estimate the importance of ice algae in their diet. For now, their detection in an organism can be used as indicative of consumption, and little is known about the fate of the IP₂₅ in the organism, his metabolization or accumulation. But even if our understanding of IP₂₅ metabolism in an organism is limited, our results led us to add some new information regarding the behavior of IP₂₅ after the ingestion, and the transfer through the benthic food web. Indeed, the occurrence of an IP₂₅ signal in all trophic levels, even in predators suggested that it can be transferred to trophic level; which is consistent with the findings of a previous study by Brown and Belt (2012b). The ice algae dependency of some organism seems to be highly variable, depending on the region and environmental properties: we observed a different range of concentrations in *Ophiopleura borealis*, *Ctenodiscus crispatus* between the regions, but also in the same region (Annex 1). Ice-algae may reach the seafloor and support SF and SDF (especially in Canadian Archipelago and North Water Polynya).

We predicted that higher concentrations in IP₂₅ will be found in the sediment and organisms in the North Water Polynya and the Canadian Archipelago which are characterized by high production in ice algae, and our results corroborate this hypothesis. A higher concentration of IP₂₅ in the SOM has been found in the Canadian Archipelago in comparison to the North Water Polynya. In the Canadian Archipelago, the phytoplankton bloom develops in July–August, following ice break-up, while the release of ice algae takes place at the end of May or in early June (Michel *et al.*, 2006). However, the timing of the release of the ice algae is highly variable among years (larger than one month) (Michel *et al.*, 2006). Therefore, the highest concentration in IP₂₅ may be explained by the fact that the Canadian Archipelago is characterized by high year-to-year variability in the magnitude of ice cover, ice algae and phytoplankton bloom, and in the timing of ice algae sedimentation in the spring (Michel *et al.*, 2006). The ice algal contribution is proportionally more important in areas where sea-ice cover last later in the year (Gosselin *et al.*, 1997), a fact that we can correlate with the later debacle of the ice in the Canadian Archipelagos compared to the North Water Polynya in 2014 (minimum ice-cover in early September, National snow and ice data center).

The deposition of IP₂₅ in Arctic sediments depends on the strength of the pelagic-benthic coupling (Belt and Müller, 2013). Transport of sea-ice algae organic matter through the water column is also made by the heterotrophic grazing, like zooplankton (Belt and Müller, 2013). Differences in the regions may be attributed to greater preservation or degradation in some regions, or a bigger biomass of sea ice algae at the first place, like in Barrow Strait which is a region with high productivity (Belt and Müller, 2013).

1.4.4. Structure of the food web

We hypothesized differences among the regions in the general structure of the food web. The stable isotopic signatures of the organisms from the North Water Polynya were different from those of the other regions. All consumers were more enriched in ¹³C than in the other regions (Figure 5). This can be explained by a higher contribution of sea ice algae in their diet (Roy *et al.*, 2014) since ice algae signatures typically lie towards the highest end of the marine organic matter range, usually between -19 and -21‰ (Vare *et al.*, 2009). It seems that the food web of the North Water Polynya relied mostly on this source of carbon as demonstrated by the ¹³C signature of the organisms and the high concentration of IP₂₅ in the organisms and sediments. This dependence on one or two sources of carbon is enhanced by the low $\delta^{13}\text{C}$ range found in this region. On the other hand, organisms living in the Beaufort Sea were depleted in ¹³C. This can be explained by a higher contribution of terrestrial-derived organic matter in their food. Therefore, even if most of the imported fluvial organic matter is considered as fairly degraded (Stein, 1996; Fahl *et al.*, 2001) and, consequently, of probably rather poor nutritional quality, it can represent a significant food source for the bottom fauna of the Beaufort Sea. Allochthonous organic matter advected from adjacent areas has repeatedly been shown to be an additional major food source of benthic communities (Grebmeier 1993; Feder *et al.* 1994a, b, 2005). This is particularly true in the Amundsen Gulf, where fish, SF and SF/SDF were depleted in ¹³C. The great range in ¹³C in the Amundsen Gulf food web demonstrate the dependence of those food webs on alternative sources of carbon and the presence of a low trophic diversity. Contrary to what one would

expect from top-predators, fish were more depleted in ^{13}C than macrofauna (Figure 5), suggesting that their prey was not sampled. Indeed, the fish that we sampled were mostly small-sized *Lycodes sp.*, *Tryglop sp.* which mostly feed on amphipods, isopods, and mysids (fishbase.org), preys which were not sampled in this study.

The comparison of TLs provides information regarding the relative strength of pelagic-benthic coupling among regions (Divine *et al.*, 2015). The food chain length is an indicator of the communities' structure, the stability of the food web, functional diversity, and ecosystem functioning (Steiner *et al.*, 2005; Post, 2002a; Worm *et al.*, 2002). It is governed by several factors like energy availability, and pelagic-benthic coupling (Grebmeier and McRoy, 1989; Moore *et al.*, 2004). We hypothesized that the food chain length will be shorter for the Beaufort Sea, reflecting a weaker pelagic-benthic coupling, and a dependence on the refractory terrestrial organic matter (Carmack *et al.*, 2004; Dunton *et al.*, 2012). Contrary to our hypothesis, the food chain length was similar among all regions, with mostly 4 trophic levels (Figure 6, Figure 7), as reported by previous studies in the Arctic (Divine *et al.*, 2015; Feder *et al.*, 2011; Iken *et al.*, 2010; McTigue and Dunton, 2014). However, the Amundsen Gulf differed from the other region with the absence of organism with a TL superior to 4 (Figure 6), a small gap between the values in $\delta^{15}\text{N}$ and the shortest food chain length. This result highlights a weaker pelagic-benthic coupling in this region.

The Beaufort Sea was characterized by significantly higher levels occupied by all the consumers compared to the other regions, and even an organism TL5 (Figure 6). Iken *et al.*, (2005) and Divine *et al.*, (2015) also found benthic organisms at TL5, in the Canadian basin and in the central part of the Beaufort Sea, respectively. This pattern may be due to regionally different prey spectra for predators/ scavengers, and a large proportion of higher TL (Divine *et al.*, 2015). This can also be explained by the fact that those organisms feed on degraded organic matter (microbial alteration or enzymatic activity can change the $\delta^{15}\text{N}$ signature). Indeed, food webs based on detritus contain more consumers with a higher degree of

plasticity in the feeding strategy (Divine *et al.*, 2015; Moore *et al.*, 2004). We can observe this trend in the Beaufort Sea which is characterized by high variation in the TL occupied by the PS, SF, SF/SDF and SSDF. Divine *et al.* (2015) showed that in regions strongly influenced by terrestrial organic matter, predators were more likely to occupy lower trophic levels than in the other regions, because of the assimilation by their prey of a depleted ^{13}C SOM. This trend was not observed in our results: trophic levels of the predators were significantly higher in the Beaufort Sea and Canadian Archipelago (Figure 7).

The within-guild variability in the trophic position of the SSDF and PS in the Beaufort Sea can be attributed to one of two factors: either highly flexible and opportunistic feeding of these organisms or variation in the trophic position of prey organisms for the PS (Vander Zanden and Rasmussen 1997). Trophic generalists may be less susceptible to extinction (or extirpation) because of their ability to shift towards alternative food resources (Purvis *et al.* 2000; Hopkins *et al.* 2002). As such, those organisms with a broad trophic niche may be expected, other factors being equal, to be most resilient to changes in the food-source quality and quantity.

1.4.5. Community-wide measures and resilience of the food web

Stable isotope ratios, cannot provide a complete description of food web structure and function (Layman *et al.*, 2007). Use of community-wide metrics based on stable isotope representations of the trophic niche of species is one additional tool that deserves consideration. This approach may reveal important insights into food web structure by providing quantitative response variables that reflect specific characteristics of trophic structure (Layman *et al.*, 2007). The community-wide metrics provide a novel framework which quantifies trophic diversity and trophic redundancy in food webs, as well as to link individual species to characteristics of the food web in which they are embedded. Since many species at the base of the Arctic food webs are sea-ice dependent, the stability of food web will likely be negatively affected in areas where trophic redundancy is low (Kędra *et al.*, 2015). We hypothesized high trophic redundancy and low trophic separation in the North

Water Polynya and in the Chukchi Sea due to a strong benthic-pelagic coupling. Conversely, we hypothesized a weaker trophic redundancy and stronger trophic separation in the Beaufort Sea in comparison to the other regions due to a weaker benthic-pelagic coupling, and more terrestrial carbon inputs (Divine *et al.*, 2015).

We noticed several differences between the regions for the trophic redundancy and trophic separation. The North Water Polynya and the Canadian Archipelago were characterized by high redundancy and a low trophic separation. So, they were supposed to be more stable, more resilient facing potential changes in trophic structure (Layman *et al.*, 2007). This can be explained by the diversity of organic matter on which organisms feed: ice algae (high IP₂₅ concentrations), terrestrial (SPOM stable isotopic signature) and marine (POM isotopic signature), phytoplankton highest concentrations in chlorophyll *a* (Layman *et al.*, 2007), and also by the fact that the North Water Polynya is considered to be the most productive region in the Arctic, as evidenced by high phytoplankton production (Tremblay *et al.*, 2002) and high sedimentation of organic matter (Michel *et al.*, 2002a). For the Canadian Archipelago, our result were consistent with those of Michel *et al.*, (2006), who suggested that the Canadian Archipelago might be resilient to the increase variability in climatic conditions occurring in the past decade, because it is characterized by a high year-to-year variability in production and carbon transfer pathways (pelagic versus benthic).

In the contrary, the food web in the Beaufort Sea was characterized by high trophic separation. This large spread may indicate that these taxa exhibited strong resource partitioning, resulting in the lack of niche overlap (Divine *et al.*, 2015). The Amundsen Gulf and the Chukchi Sea were characterized by a lower redundancy. Therefore, the Beaufort Sea, the Amundsen Gulf and the Chukchi Sea are more sensitive to disturbances than the other two regions (Layman *et al.*, 2007).

1.5. CONCLUSIONS

We provided a large-scale study of benthic food webs across Canadian Arctic regions and Chukchi Sea, coupling the two production pathways (sea ice algae and pelagic algae production) by combining different methods. This study enabled us to provide a quantitative aspect of food-web length, structure and resilience, and a better understanding of the possible impact of climate changes on polar food webs.

The biomarker IP₂₅ was detectable in all the trophic guilds and we highlighted the transfer of ice algae across the different trophic levels, further emphasizing the importance of ice algae as a food source for benthic invertebrates. The link between ice algae and benthic communities was particularly visible in the North Water Polynya and in the Canadian Archipelago, where the higher concentrations in IP₂₅ were found and for the North Water Polynya, where the carbon stable isotopic signatures indicate ice algae assimilation. Sediment $\delta^{13}\text{C}$ values were generally indicative of a marine origin of the organic matter, especially for the North Water Polynya. Sediment $\delta^{13}\text{C}$ values measured in the Beaufort Sea were indicative of terrestrial organic matter. In the Amundsen Gulf sediment $\delta^{13}\text{C}$ values revealed a mix between terrestrial and marine organic matter. These differences in the origin of organic matter were mirrored in consumer isotopic signatures in all regions. The Beaufort Sea differed from the other regions in terms of isotopic signatures of benthic organisms and in terms of the composition of trophic levels (with a lot of consumers at high trophic level). The Amundsen Gulf was the region with the shortest food chain length. The great range in ^{13}C in the Amundsen Gulf food web demonstrate the dependence of those food webs on alternative sources of carbon and the presence of a low trophic diversity.

These data coupled with the community-wide measures suggest that regions in the Canadian Arctic and the Chukchi Sea may be differentially susceptible to the effects of climatic changes. The low trophic separation and high redundancy of consumers make the North Water Polynya and the Canadian Archipelago regions with the higher potential of

resilience facing environmental changes. On the contrary, the Chukchi Sea, the Beaufort Sea and the Amundsen Gulf emerge as more vulnerable regions to changes.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Cette étude avait pour objectif de décrire la structure des réseaux trophiques benthiques de l'Arctique Canadien (polynie des eaux du Nord, archipel canadien, golfe d'Amundsen, mer de Beaufort, mer des Tchouktches) et de la mer des Tchouktches, à l'aide des isotopes stables du carbone et de l'azote, d'évaluer leur résilience face à de possibles perturbations et d'évaluer l'importance des algues de glace pour ces réseaux trophiques, à l'aide du biomarqueur d'algues de glace IP₂₅ (Ice Proxy 25).

Cette étude nous aide à mettre en évidence diverses caractéristiques des réseaux trophiques benthiques, tels que leur structure et leur résilience ou la longueur des chaînes trophiques, pour nous permettre une meilleure compréhension des possibles impacts des changements climatiques sur ces réseaux trophiques. Nous avons mis en évidence la présence du marqueur d'algues de glace à travers les différents niveaux trophiques, avec des concentrations en biomarqueur d'algues de glace détectables dans tous les groupes alimentaires, soulignant l'importance des algues de glace en tant que source de nourriture pour ces réseaux trophiques benthiques. Les plus fortes concentrations ont été retrouvées chez les déposivores de surface, atteignant jusqu'à 750 ng.g⁻¹. Les algues de glace semblent être une source de nourriture importante pour les organismes de l'archipel canadien, où les plus fortes concentrations en biomarqueurs d'algues de glace ont été retrouvées (en particulier chez les déposivores et les prédateurs) et pour la polynie des eaux du Nord où les signatures en carbone des organismes indiquent une assimilation d'algues de glace. Les valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ mesurées dans les sédiments de la polynie des eaux du Nord, de l'archipel canadien et de la mer des Tchouktches étaient généralement indicatrices d'une origine marine de la matière organique sauf pour la mer de Beaufort et le golfe d'Amundsen, caractérisés par des apports terrigènes et des apports mixtes (terrigenes et marins) respectivement. Ces différences dans l'origine de matière organique se retrouvent dans les signatures isotopiques des organismes et dans la structure des réseaux trophiques. La mer de Beaufort se distingue

de la polynie des eaux du Nord, et de l'archipel canadien et de la mer des Tchouktches dans la structure des réseaux trophiques par des signatures appauvries en ^{13}C chez les consommateurs et par de nombreux organismes avec de hauts niveaux trophiques. Les réseaux trophiques du golf d'Amundsen reposent sur diverses sources de carbone comme le montre les diverses signatures en ^{13}C .

L'ensemble de ces données, couplées aux métriques trophiques, suggèrent que les régions de l'Arctique canadien et de la mer des Tchouktches auraient des niveaux de résilience différents face aux changements climatiques. La faible séparation trophique et la haute redondance retrouvées au sein de la polynie des eaux du Nord et de l'archipel canadien, mettent en évidence le plus fort potentiel de ces deux régions à faire face à des changements environnementaux. Au contraire, la mer des Tchouktches, la mer de Beaufort et le golfe d'Amundsen apparaissent comme plus vulnérables aux changements environnementaux.

À la lumière de nos résultats et des informations déjà existantes, nous pouvons définir plusieurs scénarios quant aux impacts de changements climatiques sur les communautés benthiques en fonction des différentes régions.

Dans le cas de la polynie des eaux du Nord, le couvert de glace menant à la formation de la polynie déjà limité de manière saisonnière devrait encore plus diminuer. La production des algues de glace dans cette région s'en verrait alors considérablement réduite. Or nous avons observé par la signature isotopique des organismes et par la présence du marqueur d'algues de glace dans de nombreux organismes de cette région dépendent de cet apport d'algue de glace. Ainsi, malgré leur haute résilience mesurée à l'aide des métriques trophiques, face par exemple à la disparition ou l'introduction d'autres espèces, les changements dans la couverture de glace et dans les apports en algue de glace devraient fortement modifier les réseaux trophiques de cette région.

L'archipel canadien est la région où nous avons mesuré les plus grandes concentrations en IP₂₅. Les algues de glaces semblent donc être une source majeure de nourriture pour les organismes benthiques de cette région. L'étendue en été de la couverture de glace a diminué de près de 50% dans la dernière décennie, et l'océan Arctique est passé d'un régime de glaces pluriannuelles, à une couverture plus saisonnière, et moins épaisse (Comiso 2012). L'un des effets des changements climatique dans cette région est la diminution dans l'épaisseur du couvert de glace, or, les algues de glace se développent à la base de la glace peu épaisse, la glace de première année (Comiso, 2012 ; Michel *et al.*, 2006). Cette diminution dans l'épaisseur de la glace pourrait permettre une plus grande production par les algues de glaces dans le futur dans l'archipel canadien (Michel *et al.*, 2006). De plus, des changements dans la distribution des masses d'eau suggèrent une augmentation dans l'apport d'eaux du Pacifique riche en nutriments dans l'archipel (Mclaughlin *et al.*, 2002), ce qui devrait favoriser encore plus leur production. L'archipel canadien est aussi caractérisé par une forte variabilité interannuelle dans les nutriments, la biomasse et la production en algues de glace, la période de libération des algues de glace et dans la biomasse du zooplancton (Michel *et al.*, 2006). Par exemple, les comparaisons entre les années dans la biomasse et la production à Barrow Strait révèlent une forte variabilité interannuelle, avec une biomasse et production pouvant varier de 77 à 350 mg chl am^2 et de 2 à 23 gCm²an⁻¹ respectivement et la période de libération des algues de glace au printemps peut varier de plus d'un mois (Michel *et al.*, 2006). Les communautés benthiques sont donc adaptées à de grandes variations dans les apports d'algues de glace (Michel *et al.*, 2006). La variabilité dans le couplage entre les algues de glace et le pélagos ou le benthos permet de soutenir une forte production globale de l'écosystème, par exemple au niveau de Lancaster Sound (Thomson, 1982). D'après ces conclusions et nos données de résilience, on peut donc considérer ces réseaux trophiques comme résilients à de possibles changements environnementaux.

L'un des impacts des changements climatiques serait une augmentation des apports terrigènes par les fleuves, rivières, et fonte de calottes glaciaires (Wassmann and Reigstad,

2011). Or, nous avons vu à travers les signatures isotopiques des sédiments de surface et des organismes de la région de la mer de Beaufort, que les réseaux trophiques de cette région dépendent principalement des apports terrigènes comme source de matière organique. On peut donc supposer que les plus grands apports de matière organique terrigène prévus soient favorables à ces réseaux trophiques, malgré leur faible résilience. Dans le cas du golfe d'Amundsen, nous avons pu voir que la matière organique terrigène était aussi une source de carbone pour les réseaux trophiques, mais qui était complétée aussi par les algues de glaces. Ainsi, malgré l'augmentation des apports terrigènes qui devraient être favorable à ces organismes, la diminution dans la couverture de glace limitera les apports d'algues de glace, ce qui pourrait leur être défavorable. Ceci pourrait fortement impacter les communautés benthiques de cette région qui d'après notre étude, à cause de la faible longueur de chaîne trophique et de la faible redondance trophique que nous avons mesurés, auraient une résilience limitée face à des changements environnementaux.

La mer des Tchouktches est caractérisée par un fort couplage-pélago benthique, qui permet la présence d'une forte biomasse benthique (Carmack and Wassmann, 2006; Renaud, et 2008; Grebmeier *et al.*, 2006) et d'une grande densité de pinnipèdes et de baleines qui s'en nourrissent (Kędra *et al.*, 2015). Des étés libres de glace, et une fonte plus précoce de la glace de mer sont prévus dans le futur, et vont mener à des changements dans la quantité et qualité de la matière organique (Piepenburg, 2005; Kędra *et al.*, 2015). La reproduction et l'activité des certains organismes benthiques coïncidant avec le pic de dépôt de matières organiques (Renaud *et al.*, 2007), ces changements pourraient mener à un décalage entre l'offre et la demande de matière organique, et impacter négativement ces communautés. Une augmentation dans la production primaire et la biomasse du phytoplancton est prédite et a même déjà été mesurée dans cette région (Arrigo *et al.*, 2011; Arrigo *et al.*, 2008; Wassmann and Reigstad 2011). Ces changements pourraient être à l'origine d'un transfert d'un écosystème orienté vers le benthos, avec un fort couplage pélogo-benthique, vers un système dominé par les réseaux trophiques pélagiques, où l'on observerait une diminution de la productivité benthique, ce qui a déjà été observé au sud de la mer des Tchouktches (M

Grebmeier *et al.*, 2006; Grebmeier, 2012). Or, d'après nos données de métriques trophiques, nous avons vu que les réseaux trophiques de la mer des Tchouktches auraient une résilience limitée face à des changements environnementaux. En plus d'impacter négativement les communautés benthiques, et il est donc attendu globalement que les prédateurs d'organismes benthiques (ex. morses, phoques barbus) seront désavantagés par rapport aux prédateurs pélagiques (ex. poissons, baleines, oiseaux) (Carroll and Carroll 2003; Carmack and Wassmann 2006). Cependant Brown *et al.* (2014) ont montré que dans le cas d'une réduction de la couverture de glace, la réponse des phoques dont une partie de leur diète repose sur la consommation de benthos, complèteraient leur diète en augmentant la proportion de proies pélagiques.

CONTRIBUTIONS DE L'ÉTUDE

Nous apportons la première étude à large échelle des réseaux trophiques benthiques de l'arctique canadien et de la mer des Tchouktches, en couplant les deux voies de production (algues de glace de mer et production pélagique) à l'aide de différentes méthodes scientifiques (isotopes stables du carbone et de l'azote et le biomarqueur d'algues de glace). Cette étude apporte des données qualitatives mais aussi quantitatives sur certaines caractéristiques des réseaux trophiques de ces régions, qui nous permettent de mieux cerner les possibles effets des changements climatiques sur ces communautés benthiques. Nous apportons les premières données de résilience de ces réseaux trophiques face à de possibles changements à cette échelle spatiale. Nous avons mis en évidence des différences régionales dans les valeurs de résilience, avec une plus grande possibilité de résilience pour la polynie des eaux du Nord et l'archipel canadien.

Cette étude apporte les premières données du marqueur d'algues de glace IP₂₅ à travers les réseaux trophiques benthiques à l'échelle de l'Arctique canadien et de la mer des Tchouktches. Nous avons vu que les algues de glace semblent être la source de carbone pour

ces réseaux trophiques, même en automne. Ce couplage algues de glace–benthos était particulièrement évident dans deux des régions étudiées. Premièrement dans l’archipel canadien où les plus grosses concentrations en IP₂₅ ont été trouvées dans les sédiments de surface et dans les organismes. De même que dans la polynie des eaux du Nord où les signatures isotopiques en carbone des sédiments de surface et des organismes indiquaient une assimilation d’algues de glace.

Cette étude a permis d’ajouter des données de référence sur la structure des réseaux trophiques benthiques dans l’Arctique Canadien à celles de Divine *et al.*, 2015 et Roy *et al.*, 2015. Nous avons mis en évidence une différence de structure des réseaux trophiques entre les régions étudiées, particulièrement entre la polynie des eaux du Nord et la mer de Beaufort, qui sont caractérisées par des signatures très enrichies et très appauvries en carbone respectivement chez les consommateurs. La mer de Beaufort se distingue des autres régions dans sa composition en niveaux trophiques, avec de nombreux individus caractérisés par des hauts niveaux trophiques.

LIMITATIONS ET PERSPECTIVES

Les communautés benthiques sont des indicateurs à long terme des changements environnementaux (Roy *et al.*, 2014). Afin de suivre ces changements, il est primordial de maintenir un effort de récolte de données sur plusieurs années. Il serait donc intéressant de continuer de collecter des données semblables afin de compléter les bases de données existantes.

Le biomarqueur d’algues de glace IP₂₅ constitue un outil très intéressant pour évaluer l’importance des algues de glace dans le fonctionnement des réseaux trophiques. N’étant produit que par un nombre réduit d’espèces de diatomées de glace, il serait intéressant de compléter cette évaluation avec d’autres biomarqueurs lipidiques de la famille des HBI, dont certains constituent des marqueurs d’espèces phytoplanctoniques. Il est difficile d’évaluer à

ce jour de manière précise les mécanismes de transfert des algues glaces à travers les organismes et les réseaux trophiques, d'où la nécessité de plus d'études sur la dégradation des algues de glace dans les sédiments, et leur bioaccumulation et métabolisation dans les organismes.

Brown and Belt (2012a) ont montré que le zooplancton assimile les algues de glace 4 à 6 semaines après le pic de production de ces algues et Soreide *et al.* (2006) ont mis en évidence des différences saisonnières dans la signature isotopique du zooplancton. Morata *et al.* (2008) ont mis en évidence des différences saisonnières dans les apports de matière organique dans la mer de Beaufort. Il serait intéressant de faire une étude similaire à travers notre zone d'étude, mais en prenant compte le facteur de saisonnalité, en réalisant des échantillonnages étalés sur toute l'année, pour pouvoir évaluer l'évolution de la consommation des algues de glace et de la signature isotopique des sédiments et des individus. De plus, comme nous l'avons vu dans cette étude, les métriques trophiques sont un outil très intéressant pour comparer les réseaux trophique entre différentes zones géographiques, mais il pourrait être aussi très utile dans la comparaison de réseaux trophiques d'un point de vue temporel (Layman *et al.*, 2007). Ceci pourrait être particulièrement intéressant dans l'archipel canadien qui est caractérisé par de fortes variations interannuelles dans la couverture de glace.

Pour permettre d'établir un lien plus concret entre les algues de glace et les communautés benthiques, il serait nécessaire de collecter des données d'algues de glace en même temps que les données de faune benthique. Nous avons mis en évidence de grandes variations interspécifiques dans les valeurs en IP_{25} , même au sein d'une même région, d'où la nécessité de compléter nos données avec plus de répliques.

Dans le cas des données de pigments, il est probable que la profondeur des stations ait eu un effet sur la quantité et la fraîcheur des pigments dans les sédiments, ce qui nous a limité dans la discussion.

En plus de l'utilisation des espèces, nous avons pu voir que les traits fonctionnels comme le mode alimentaire constituent un outil intéressant pour détecter et évaluer les

changements dans le fonctionnement des écosystèmes. Cet angle d'étude mériterait d'être plus développé dans de futures études.

ANNEXES

Region	Station	Station depth	Date	Latitude	Longitude	Bottom temp (°C)	Bottom salinity	Chloro a (µg/g)	Phaeo (µg/g)	Ganulometry	
										Textural group	Sediment name
North Water Polynya	115	656	30/07/2014	76°18.998	71°07.196	0.0	34.4	53.0	3.0	Mud	Medium Silt
	111	594	31/07/2014	76°18.376	73°13.156	-0.0	34.4	23.1	2.7	Mud	Medium Silt
	108	447	01/08/2014	76°16.274	74°36.417	-0.0	34.4	11.1	1.1	Mud	Medium Silt
	105	343	01/08/2014	76°19.558	75°48.123	-0.0	34.2	6.5	1.2	Sandy Mud	Very Fine Sandy Medium Silt
	101	360	01/08/2014	76°21.293	77°33.200	0.5	34.2	2.3	1.1	Mud	Medium Silt
Canadian Archipelago	309	335	10/08/2014	72°58.494	96°02.536	-1.1	33.0	2.3	1.1	Mud	Medium Silt
	312	66	11/08/2014	69°10.269	100°41.636	-1.5	29.8	12.8	1.4	Mud	Medium Silt
	314	84	12/08/2014	68°58.234	105°28.276	-1.3	29.0	7.3	1.0	Mud	Medium Silt
Amundsen Gulf	405	608	17/08/2014	70°38.422	123°02.279	0.4	34.8	0.9	0.4	Mud	Medium Silt
	407	392	18/08/2014	71°00.380	126°04.010	0.4	34.8	1.2	0.5	Mud	Medium Silt
Beaufort Sea	437	318	19/08/2014	71°47.180	126°29.980	0.4	34.8	0.9	0.4	Mud	Medium Silt
	470a	48	04/09/2014	69°21.960	138°13.968	1.6	30.8	25.3	1.8	Mud	Very Fine Silt
	472	125	06/09/2014	69°36.632	138°13.360	-0.8	33.0	16.0	0.8	Mud	Medium Silt
Chukchi Sea	1044	65	11/09/2014	71°34.713	157°50.423	-1.7	32.5	9.1	1.0	Mud	Medium Silt

Annex 1. Station location, bottom oceanographic variables, pigments concentrations in the sediments, and sediment granulometry.

Species/Taxon	North Water Polynia						Canadian Archipelagos						Amundsen Gulf						Beaufort sea						Chukchi sea							
	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	N	TL	IP25 (ng.g ⁻¹)	N	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	N	TL	IP25 (ng.g ⁻¹)	N	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	N	TL	IP25 (ng.g ⁻¹)	N	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	N	TL	IP25 (ng.g ⁻¹)	N	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	N	TL	IP25 (ng.g ⁻¹)	N		
SPOM	7.8	-25.3	12										5.5	-26.3	7					7.7	-25.6	11				7.0	-23.5	3			0	
SOM	5.7	-22.5	10		93.4	4	7.0	-23.0	6		214.1	2	6.0	-23.8	4		109.2	1	4.6	-25.2	6		37.3	3	6.5	-22.1	2		76.4	1		
Porifera																																
Sponge sp. (SF)																									14.2	-18.4	1	3.1	82.2	1		
Mollusca																																
Bivalvia																																
Ciliatocardium ciliatum (SF)	10.3	-18.8	4	2.3	92.4	1							11.8	-20.5	2	2.0			8.2	-21.7	2	2.2	22.0	1								
Musculus niger (SF)	10.8	-18.5	2	2.2															7.2	-21.4	2	2.0	25.5	1								
Astarte borealis (SF)	9.4	-17.5	2	1.8	10.9	1													9.4	-20.9	6	2.6										
Astarte montagui (SF)	15.7	-17.8	2	3.6	30.8	1	12.4	-20.7	1	2.8									12.8	-20.3	3	2.9										
Bathyarca glacialis (SF/SDF)	13.2	-18.8	3	2.9	83.9	1	10.7	-20.6	5	2.3			13.7	-20.4	2	2.6			10.9	-20.0	2	3.0			11.8	-19.3	3	2.4				
Megayoldia (SSDF)	8.0	-19.7	8	1.3	42.7	1																										
Hiatella arctica (SF)							9.5	-20.5	4	2.0																						
Similipecten greenlandicus (SDF)							10.5	-21.3	8	2.3	430.6	1							10.0	-21.4	5	2.7	186.5	1								
Nunucula pernula (SSDF)							11.4	-20.0	4	2.6									7.8	-21.7	6	2.1	8.5	1								
Yoldia hyperborea (SSDF)							9.7	-19.2	3	2.1																						
Cuspidaria glacialis (SF)													16.1	-20.8	3	3.1	15.8	1														
Macoma calcarea (SF/SDF)																			8.4	-20.7	3	2.3										
Portlandia arctica (SDF)																			8.4	-21.3	2	2.3										
Liocyma fluctuosa (SF)																										10.4	-19.5	2	2.0			
Ennucula tenuis (SSDF)	11.8	-16.2	4	2.5	189.2	1	13.4	-18.6	3	3.1	61.7	2							14.2	-17.7	5	4.0	16.8	2								
Gastropoda																																
Buccinum spp (P/S)	13.2	-18.1	1	2.9	10.7	1	15.0	-17.8	1	4.0																						
Tachyrhynchus erosus (P/S)																			9.0	-21.7	4	2.4										
Cephalopoda																																
Bathypolypus (P/S)							14.0	-19.5	1	3.3	683.4	1																				

Annex 2. PART 1. Stable isotope values ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) of SOM (sediment organic matter), SPOM (suspended particulate organic matter), benthic organisms, number of replicates (N), trophic level (TL), IP₂₅ concentrations in SOM and benthic organisms.

Species/Taxon	North Water Polynia						Canadian Archipelagos						Amundsen Gulf						Beaufort sea						Chukchi sea									
	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	N	TL	IP25 (ng.g ⁻¹)	N	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	N	TL	IP25 (ng.g ⁻¹)	N	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	N	TL	IP25 (ng.g ⁻¹)	N	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	N	TL	IP25 (ng.g ⁻¹)	N										
SPOM	7.8	-25.3	12										5.5	-26.3	7					7.7	-25.6	11				7.0	-23.5	3					0	
SOM	5.7	-22.5	10		93.4	4	7.0	-23.0	6		214.1	2	6.0	-23.8	4		109.2	1		4.6	-25.2	6		37.3	3	6.5	-22.1	2		76.4		1		
Crustacea																																		
Amphipoda																																		
Saduria sabinii (P/S)							14.9	-18.1	1	3.6																								
Anonyx sp. (P/S)							15.0	-18.6	3	3.6			15.1	-21.1	3	3.0	25.0	1								15.3	-19.1	2	3.5					
Stegocephalus sp. (P/S)																				15.4	-22.1	5	4.3			14.8	-20.5	3	3.3					
Decapoda																																		
Eualus gamardii belcheri (P/S)	13.8	-18.2	6	3.1									16.2	-19.6	4	3.3				12.9	-20.4	2	3.6	2.3	2	15.4	-18.2	3	3.5	1.1		2		
Sclerocrangon boreas (P/S)							15.7	-18.2	2	3.8			17.1	-19.4	3	3.6	9.1	2																
Crab sp. (P/S)																										14.4	-15.4	2	3.2					
Pycnogonia																																		
Boreonymphon (P/S)																				11.8	-22.5	1	3.3											
Cnidaria																																		
Anemone sp. (P/S)	15.2	-17.3	1	3.5			15.1	-18.2	1	3.7																								
Umbellula sp. (SF)																																		
Echinodermata																																		
Asteroidea																																		
Ctenodiscus crispatus (SDF)	12.5	-16.9	8	2.7	147.6	3	13.8	-15.8	2	3.3	755.2		14.8	-15.6	2	2.9				12.4	-18.0	9	3.4	95.3	2	12.9	-18.3	5	2.8					
Urasterias lincki (P/S)							15.5	-18.6	5	3.8										16.1	-18.9	3	4.5											
Echinoidea																																		
Strongylocentrotus (SSDF)	9.4	-18.5	3	2.4			12.2	-19.1	1	2.8										11.5	-16.0	1	3.2											
Ophiuroidea																																		
Ophiacantha bidentata (SF/SDF)	12.8	-18.6	4	2.8	186.3	1	15.0	-20.2	3	2.8			15.1	-18.2	3	3.0	16.4	1		17.1	-19.9	3	4.8											
Ophiocten sericeum (SDF)	11.8	-17.8	4	2.5	31.1	2					430.1									11.7	-19.6	6	3.2	2.1	1	13.7	-18.4	5	3.0					
Gorgonocephalus sp. (P/S)	12.0	-17.2	3	2.6			15.5	-18.8	5	3.7	118.9	2	16.5	-19.6	1	3.4				14.2	-22.3	2	4.0											
Ophiopleura borealis (P/S)	13.6	-17.3	17	3.0	187.6	3	13.8	-18.0	6	3.3	8060.2		15.2	-17.9	6	3.0	242.1	2		14.0	-17.7	3	3.9	345.4										
Holothuroidea																																		
Molpadia sp. (SSDF)																				11.2	-21.4	3	4.1											
Actinopterygii																																		
Lycodes sp.	15.4	-19.3	2	3.5			14.5	-21.3	9	3.4	27.3	2								15.8	-21.4	4	4.4	6.6	1	18.1	-19.0	2	4.3	1.2		2		
Myoxocephalus sp.							15.3	-19.8	4	3.7	16.6	2								16.9	-21.2	2	4.8			15.2	-23.0	1	3.4					
Triglop sp.													15.8	-23.1	1	3.2				16.3	-21.0	2	4.6	14.0	1									

Annex 2. PART 2. Stable isotope values ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) of SOM (sediment organic matter), SPOM (suspended particulate organic matter), benthic organisms, number of replicates (N), trophic level (TL), IP₂₅ concentrations in SOM and benthic organisms.

SPOM					SOM				
ANOVA $\delta^{13}\text{C}$					ANOVA Square $\delta^{13}\text{C}$				
Source	df	SS	Rapport-F	Prob. > F	Source	df	SS	Rapport-F	Prob. > F
Model	13	60.9156	5.6395	0.0004*	Model	13	81947.195	16.2747	<.0001*
Residuals	19	15.7869			Residuals	16	6197.242		
Total	32	76.7024			Total	32	88144.437		
Test of effects					Test of effects				
Source	df	SS	Rapport-F	Prob. > F	Source	df	SS	Rapport-F	Prob. > F
Region	4	15.5172	4.6689	0.0086*	Region	4	78067.480	50.3885	<.0001*
Station	9	47.6322	6.3696	0.0004*	Station	9	3314.308	0.9508	0.5112
ANOVA $\delta^{15}\text{N}$					ANOVA $\delta^{15}\text{N}$				
Source	df	SS	Rapport-F	Prob. > F	Source	df	SS	Rapport-F	Prob. > F
Model	13	55.9949	1.1410	0.3866	Model	13	36.3926	7.1781	0.0002*
Residuals	19	71.7234			Residuals	16	6.2399		
Total	32	127.7184			Total	29	42.6325		
Test of effects					Test of effects				
Source	df	SS	Rapport-F	Prob. > F	Source	df	SS	Rapport-F	Prob. > F
Region	4	20.2337	1.3400	0.2916	Region	4	19.1852	12.2984	<.0001*
Station	9	33.9045	0.9979	0.4740	Station	9	17.3011	4.9292	0.0028*

Annex 3. ANOVA table results for the isotopic signature of the SPOM (suspended particulate organic matter) and the SOM (sediment organic matter) between regions and stations.

Phaeopigment					Chlorophylle <i>a</i>				
ANOVA					ANOVA Log10 chloro a				
Source	df	SS	Rapport-F	Prob. > F	Source	df	SS	Rapport-F	Prob. > F
Model	13	2.4873	9.1429	<0.0001*	Model	13	11.2965	13.2481	<0.0001*
Residuals	23	0.4813			Residuals	23	1.5086		
Total	36	2.9686			Total	36	12.8051		
Test of effects					Test of effects				
Source	df	SS	Rapport-F	Prob. > F	Source	df	SS	Rapport-F	Prob. > F
Region	4	4	16.6291	<0.0001*	Region	4	4.6653	17.7818	<0.0001*
Station	9	9	4.7931	0.0011*	Station	9	6.1450	10.4096	<0.0001*

Annex 4. ANOVA table results for chlorophyll *a* and the phaeopigment between regions and stations.

Fauna				
ANOVA $\delta^{13}\text{C}$				
Source	df	SS	Rapport-F	Prob. > F
Model	13	294.9661	9.3009	<.0001*
Residuals	291	709.9026		
Total	304	1004.8707		
Test of effects				
Source	df	SS	Rapport-F	Prob. > F
Region	4	4	24.8837	<.0001*
Station	9	9	1.3232	0.2242
ANOVA $\delta^{15}\text{N}$				
Source	df	SS	Rapport-F	Prob. > F
Model	13	818.3949	12.3069	<.0001*
Residuals	291	1488.579		
Total	304	2306.9428		
Test of effects				
Source	df	SS	Rapport-F	Prob. > F
Region	4	266.7136	13.0351	<.0001*
Station	9	463.2302	10.0620	<.0001*

Annex 5. ANOVA table results for the isotopic signature of the fauna between regions and stations

Sediment and fauna				
ANOVA log IP25				
	df	SS	Rapport-F	Prob. > F
Model	4	57.3779	7.0900	<.0001*
Residuals	61	123.4150		
Total	65	180/7929		
Test of effects				
Source	df	SS	Rapport-F	Prob. > F
Region	4	4	7.0900	<.0001*

Sediment				
ANOVA IP25				
	df	SS	Rapport-F	Prob. > F
Model	4	38613.243	8.3314	0.0126*
Residuals	6	6951.959		
Total	10	45565.202		
Test of effects				
Source	df	SS	Rapport-F	Prob. > F
Region	4	4	8.3314	0.0126*

Fauna				
ANOVA log IP25				
	df	SS	Rapport-F	Prob. > F
Model	4	58.8828	6.7300	0.0002*
Residuals	50	109.3670		
Total	54	168/2498		
Test of effects				
Source	df	SS	Rapport-F	Prob. > F
Region	4	4	6.7300	0.0002*

Guilds				
ANOVA $\sqrt[3]{IP25}$				
	df	SS	Rapport-F	Prob. > F
Model	5	48.7067	2.5795	0.0378*
Residuals	49	185.0467		
Total	54	233.7534		
Test of effects				
Source	df	SS	Rapport-F	Prob. > F
Guilds	5	5	2.5795	0.0378*

Annex 6. ANOVA table results for the IP₂₅ values in the sediments and fauna between regions and stations

Kruskal-Wallis Test (TL among regions)	
K (Observed value)	34.234
K (Critical value)	9.488
DDL	4
p-value (bilateral)	< 0.0001
alpha	0.05

Kruskal-Wallis Test (TL among guilds)	
K (Observed value)	101.023
K (Critical value)	11.070
DDL	5
p-value (bilateral)	< 0.0001
alpha	0.05

Kruskal-Wallis Test (TL of SF among regions)	
K (Observed value)	2,280
K (Critical value)	9,488
DDL	4
p-value (bilateral)	0,684
alpha	0,05

Kruskal-Wallis Test (TL of SF/SDF among regions)	
K (Observed value)	2,933
K (Critical value)	9,488
DDL	4
p-value (bilateral)	0,569
alpha	0,05

Kruskal-Wallis Test (TL of SDF among regions)	
K (Observed value)	21,089
K (Critical value)	9,488
DDL	4
p-value (bilateral)	0,0003
alpha	0,05

Kruskal-Wallis Test (TL of SSDF among regions)	
K (Observed value)	17,115
K (Critical value)	5,991
DDL	2
p-value (bilateral)	0,0002
alpha	0,05

Kruskal-Wallis Test (TL of PS among regions)	
K (Observed value)	26,048
K (Critical value)	9,488
DDL	4
p-value (bilateral)	< 0,0001
alpha	0,05

Kruskal-Wallis Test (TL of Fish among regions)	
K (Observed value)	16,312
K (Critical value)	9,488
DDL	4
p-value (bilateral)	0,003
alpha	0,05

Annex 7. Kruskal-Wallis table results for the trophic levels values compared between the regions all guilds included, between the guilds, all regions included, between the regions for each guild.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Aagaard, K., Roach TA (1990). Arctic ocean-shelf exchange: measurements in Barrow Canyon. *Journal of Geophysical Research*, 95, 18163–18175
- Ambrose, W.G., Clough, L.M., Tilney, P.R., and Beer, L. (2001). Role of echinoderms in benthic remineralization in the Chukchi Sea. *Marine Biology*, 139, 937–949.
- Arrigo, K. R., Matrai, P. A., & Van Dijken, G. L. (2011). Primary productivity in the Arctic Ocean: Impacts of complex optical properties and subsurface chlorophyll maxima on large-scale estimates. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 116(11), 1–15. <https://doi.org/10.1029/2011JC007273>
- Arrigo, K. R., van Dijken, G., & Pabi, S. (2008). Impact of a shrinking Arctic ice cover on marine primary production. *Geophysical Research Letters*, 35(19), 1–6. <https://doi.org/10.1029/2008GL035028>
- Biology, G. C., Ji, R., Hole, W., & Fairbanks, A. (2013). Sea ice phenology and timing of primary production pulses in the Arctic Ocean Sea ice phenology and timing of primary production pulses in the Arctic Ocean, (March). <https://doi.org/10.1111/gcb.12074>
- Branch, C. S. (2011). Large Decadal Decline of the Arctic Multiyear Ice Cover, 1176–1193. <https://doi.org/10.1175/JCLI-D-11-00113.1>
- Brown, T. A., & Belt, S. T. (2012). Closely linked sea ice pelagic coupling in the Amundsen Gulf revealed by the sea ice diatom biomarker IP25. *Journal of Plankton Research*, 34(8), 647–654. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbs045>
- Brown, T. a, Belt, S. T., Tatarek, A., & Mundy, C. J. (2014). Source identification of the Arctic sea ice proxy IP25. *Nature Communications*, 5(May), 4197. <https://doi.org/10.1038/ncomms5197>
- Carmack, E., & Wassmann, P. (2006). Food webs and physical-biological coupling on pan-Arctic shelves: Unifying concepts and comprehensive perspectives. *Progress in*

Oceanography, 71(2–4), 446–477. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2006.10.004>

- Divine, L. M., Iken, K., & Bluhm, B. A. (2015). Regional benthic food web structure on the Alaska Beaufort Sea shelf. *Marine Ecology Progress Series*, 531, 15–32. <https://doi.org/10.3354/meps11340>
- Duarte, C. M., Renaud, P. E., Carroll, M. L., & Jr, W. G. A. (2008). *Impacts of Global Warming on Polar Ecosystems 5 . EFFECTS OF GLOBAL WARMING ON ARCTIC SEA-FLOOR COMMUNITIES AND ITS CONSEQUENCES*.
- Fortier, M., Fortier, L., Michel, C., & Legendre, L. (2002). Climatic and biological forcing of the vertical flux of biogenic particles under seasonal Arctic sea ice, 225, 1–16.
- Grebmeier, J. M., Cooper, L. W., Feder, H. M., & Sirenko, B. I. (2006). Ecosystem dynamics of the Pacific-influenced Northern Bering and Chukchi Seas in the Amerasian Arctic. *Progress in Oceanography*, 71(2–4), 331–361. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2006.10.001>
- Grebmeier, J. M., Overland, J. E., Moore, S. E., Farley, E. V, Carmack, E. C., Cooper, L. W., ... McNutt, S. L. (2006). A Major Ecosystem Shift in the Northern Bering Sea. *Science*, 311(2006), 1461–1464. <https://doi.org/10.1126/science.1121365>
- Grebmeier, J., & McRoy, C. (1989). Pelagic-benthic coupling on the shelf of the northern Bering and Chukchi Seas. III Benthic food supply and carbon cycling . *Marine Ecology Progress Series*, 53(July 2015), 79–91. <https://doi.org/10.3354/meps053079>
- Kędra, M., Moritz, C., Choy, E. S., David, C., Degen, R., Duerksen, S., ... Węśławski, J. M. (2015). Status and trends in the structure of Arctic benthic food webs. *Polar Research*, 34(2015), 1–23. <https://doi.org/10.3402/polar.v34.23775>
- Mclaughlin, F., Carmack, E., Macdonald, R., Weaver, A. J., & Smith, J. (2002). The Canada Basin , 1989 – 1995 : Upstream events and far-field effects of the Barents Sea, 107, 1989–1995.

- Michel, C., & Michel, C. (2006). Michel C , Ingram RG , Harris LR .. Variability in oceanographic and ecological processes in the Canadian Arctic Archipelago . *Prog Oceanogr* 71 : 379-401 Progress in Oceanography Variability in oceanographic and ecological processes in the Canadian Arctic Archipelago, (August 2016). <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2006.09.006>
- Morata, N., Renaud, P. E., Brugel, S., Hobson, K. A., & Johnson, B. J. (2008). Spatial and seasonal variations in the pelagic- benthic coupling of the southeastern Beaufort Sea revealed by sedimentary biomarkers. *Marine Ecology Progress Series*, 371, 47–63. <https://doi.org/10.3354/meps07677>
- Renaud, P. E., Riedel, A., Michel, C., Morata, N., Gosselin, M., Juul-Pedersen, T., & Chiuchiolo, A. (2007). Seasonal variation in benthic community oxygen demand: A response to an ice algal bloom in the Beaufort Sea, Canadian Arctic? *Journal of Marine Systems*, 67(1–2), 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2006.07.006>
- Roy, V., Iken, K., Gosselin, M., Tremblay, J., Bric, B., Langer, S., & Archambault, P. (2015). Benthic faunal assimilation pathways and depth-related changes in food-web structure across the Canadian Arctic. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 102, 55–71. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2015.04.009>
- Sørenseide, J. E., Hop, H., Carroll, M. L., Falk-Petersen, S., & Hegseth, E. N. (2006). Seasonal food web structures and sympagic-pelagic coupling in the European Arctic revealed by stable isotopes and a two-source food web model. *Progress in Oceanography*, 71(1), 59–87. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2006.06.001>
- Sørenseide, J. E., Leu, E. V. A., Berge, J., Graeve, M., & Falk-Petersen, S. (2010). Timing of blooms, algal food quality and *Calanus glacialis* reproduction and growth in a changing Arctic. *Global Change Biology*, 16(11), 3154–3163. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02175.x>

